



**MINISTÉRIO DA CIÊNCIA TECNOLOGIA E INOVAÇÃO - MCTI**  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA**

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E VARIAÇÃO TEMPORAL DE TÉRMITAS  
(BLATTODEA:ISOPTERA): USO COMO BIOINDICADORES NA AMAZÔNIA CENTRAL**

**JOÃO RAFAEL ALVES DE OLIVEIRA**

Manaus, Amazonas

2016

**JOÃO RAFAEL ALVES DE OLIVEIRA**

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E VARIAÇÃO TEMPORAL DE TÉRMITAS  
(BLATTODEA:ISOPTERA): USO COMO BIOINDICADORES NA AMAZÔNIA CENTRAL**

**ORIENTADORA: Dra. ELIZABETH FRANKLIN CHILSON**  
**COORIENTADOR: Dr. JOSÉ WELLINGTON DE MORAIS**

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

Manaus, Amazonas

2016

## AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores, Dra. Elizabeth Franklin e Dr. José Wellington de Moraes, exemplares em suas funções. Por todo o suporte oferecido, além da amizade.

À Jorge Souza e Pedro Pequeno, pela grande ajuda nas análises estatísticas e receptividade na hora de tirar alguma dúvida ou discutir alguma ideia

A todos os membros do Laboratório de Sistemática e Ecologia de Invertebrados do Solo. A Samuel Azevedo e Thais Vincente, por terem cedido os dados de serapilheira coletados por eles. Devo destacar aqueles que dividiram sala comigo: André Silva, Gustavo Tavares, Renato Azevedo e Rafael Sobral, pelas discussões muito proveitosas, ânimo para o trabalho e pelas conversas e brincadeiras que fazem vir ao INPA algo muito mais prazeroso do que ficar em casa. A Renato devo um agradecimento especial, por ter generosamente compartilhado seu conhecimento de termitologia e me orientado na taxonomia do grupo.

À Cristian Dambros, por ter me permitido a oportunidade de dar continuidade a um trabalho iniciado por ele.

Aos meus colegas da turma de mestrado de 2014 (melhor turma). O convívio com vocês tornou a adaptação a esta cidade muito mais fácil e divertida. Em especial aos meus amigos mais próximos com quem trabalhei durante várias madrugadas: Diego Mendes, Douglas Campos, Guilherme Marques e Raphael Heleodoro. Evoluí muito com o convívio com vocês. À Alberto Neto, membro honorário da turma, pela amizade e sábios conselhos sobre a vida academia.

A todos os professores do INPA pelos ensinamentos.

Aos irmãos Aires e Paulo Lopes, pelo auxílio no campo e por serem sempre incansáveis e muito animados durante as coletas.

À minha família, pelo suporte infindável e pelo esforço que sempre fizeram para permitir eu estudar longe de casa.

À Alexandra Elbakyan e a sua luta pelo conhecimento livre e uma ciência mais acessível, que muito me ajudou na elaboração dessa dissertação e na minha formação.

Ao pessoal do Laboratorio de Ecologia Bêntica da UESC e às Dras. Erminda Couto e Fernanda Guimarães, por terem me acolhido no período entre a graduação e o ingresso no mestrado, me permitindo manter a proximidade com a ciência.

À CAPES, pela bolsa concedida, que me permitiu dedicação exclusiva ao mestrado. À FAPEAM pelos recursos investidos no INPA e no curso de Entomologia, e ao CENBAM, pelos recursos que permitiram o trabalho de campo.

*“Living is easy with eyes closed  
Misunderstanding all you see”*  
John Lennon

## Lista de figuras

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figura 1:</b> Reserva Ducke, local das coletas, localizada ao norte da cidade de Manaus, Amazonas. Modificado de maps.google.com.....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 4  |
| <b>Figura 2:</b> Grade de trilhas do PPBIO, instaladas na Reserva Ducke. Cada parcela, representada por um ponto preto, dista um quilômetro da outra. (fonte: <a href="https://ppbio.inpa.gov.br/">https://ppbio.inpa.gov.br/</a> ).....                                                                                                                                                                                                                                                                          | 5  |
| <b>Figura 3:</b> Esquema de distribuição das subparcelas ao longo das parcelas. As parcelas consistem em trilhas de 250 m de comprimento, que seguem a curva de nível do terreno, portanto, não são retas. As subparcelas foram dispostas em lados alternados da trilha, a distância de 45 m uma da outra.....                                                                                                                                                                                                    | 5  |
| <b>Figura 4:</b> Exemplo de subparcela, cercada por estacas amarradas com fitilho para demarcar as áreas de 5m x 2m. Os microhabitats mais comuns estão representados: o solo, que é escavado à procura de térmitas (A); a madeira, composta por galhos (B), troncos caídos (C) e árvores vivas (D), que foram vistoriadas a até 2m de altura; a serapilheira (E); as palmeiras (F); os ninhos, que podem ser arborícolas (G), epígeos (H) (acima da linha do solo) e hipógeos (I) (abaixo da linha do solo)..... | 6  |
| <b>Figura 5:</b> Material utilizado na busca por térmitas. Picareta, pá e facão (ou terçado) são utilizados para explorar o ambiente. Quando os térmitas são encontrados, coloca-se o pedaço de madeira, terra ou qualquer outro material que contenha os térmitas na bandeja branca, onde o contraste de cor auxilia na detecção dos indivíduos. A pinça é utilizada para coletá-los e acondicioná-los em frascos contendo líquido conservante.....                                                              | 7  |
| <b>Figura 6:</b> Curva de acúmulo de espécies de térmitas coletados na Reserva Ducke em dezembro de 2014.....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | 14 |
| <b>Figura 7:</b> Parciais do modelo de regressão múltipla, utilizando a assembleia de cupins coletada em 2014, reduzida via técnica de NMDS contra as variáveis. Linha de tendência é mostrada apenas para as correlações significativas ( $p < 0.5$ ). Valor de $R^2$ ajustado = 0.32. P global = 0.008.....                                                                                                                                                                                                     | 15 |
| <b>Figura 8:</b> Parciais do modelo de regressão múltipla, utilizando a proporção de espécies de cupins xilófagos nas parcelas, contra as variáveis. Linha de tendência apenas para as correlações significativas ( $p < 0.5$ ). $R^2$ ajustado = 0.44. P global < 0.001.....                                                                                                                                                                                                                                     | 16 |
| <b>Figura 9:</b> Modelos de regressões múltiplas entre as assembleias de cupins de (a) 2008, (b) 2009 e (c) 2014, reduzidas a um eixo único via NMDS e as variáveis ambientais, sendo estas a proporção de argila no solo, composição vegetal, representada por árvores vivas, palmeiras e lianas reduzidas a um eixo único via NMDS e inclinação do terreno. Linhas de tendência apenas para os resultados estatisticamente significativos.....                                                                  | 17 |
| <b>Figura 10:</b> Número de colônias de térmitas amostradas de cada espécie coletadas na Reserva Ducke em dezembro de 2008, maio de 2009 e dezembro de 2014.....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | 19 |
| <b>Figura 11:</b> Flutuação populacional das espécies mais abundantes, considerando todos os três períodos amostrados.....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 20 |

**Figura 12:** Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) baseado nas assembleias de térmitas coletadas na Reserva Ducke em 2008, 2009 e 2014, com exclusão de Apicotermatinae. As assembleias foram reduzidas a duas dimensões e visualizadas no mesmo espaço.....21

**Figura 13:** Análise de Procrustes das assembleias de térmitas coletadas em diferentes períodos, sendo (A) assembleia total e (B) apenas com as espécies xilófagas. Todos os resultados foram estatisticamente significativos ( $p < 0.05$ ). Neste gráfico foram plotadas as parcelas nos dois períodos distintos, depois do ajuste feito pelo método de Procrustes. Os círculos pretos indicam as parcelas no primeiro período de coleta e, no outro extremo, a mesma parcela no segundo período. A distância entre elas indica o quanto esta parcela variou em relação à composição de espécies.....22

## RESUMO

Os térmitas são um grupo bioindicador com reconhecido potencial, porém poucos estudos visaram entender suas flutuações populacionais, algo primordial para sua utilização em programas de monitoramento. Avaliamos a congruência das composições taxonômicas e a o padrão temporal na distribuição espacial de assembleias de térmitas coletadas em 2008 (período chuvoso), 2009 (período menos chuvoso) e 2014 (período chuvoso). As coletas padronizadas foram feitas em 30 parcelas de 250 m distribuídas a cada 1 km em uma floresta tropical de terra firme. Excluindo os cupins sem soldado (Apicotermatinae), o número de espécies identificadas em 2008, 2009 e 2014 foi de 57, 53 e 44, respectivamente, totalizando 81 espécies. Para a assembleia coletada em 2014, incluindo os os Apicotermatinae morfotipados, foram feitos dois modelos de regressão múltipla. Foram utilizadas a proporção de argila no solo, inclinação do terreno, composição vegetal (representada por árvores, palmeiras e lianas) e altura da serapilheira como variáveis independentes. A composição taxonômica da assembleia total de térmitas foi reduzida a um eixo via NMDS, e o subconjunto resultante da proporção de térmitas xilófagos em relação aos geófagos foram usadas como variáveis dependentes nos modelos de regressão. A composição taxonômica da assembleia total de térmitas teve correlação com a composição vegetal, enquanto a dos cupins xilófagos tiveram correlação com a composição vegetal e a serapilheira. Os Apicotermatinae foram excluídos das análises subsequentes. Modelos de regressão múltiplas foram feitos para as assembleias dos três períodos, utilizando as mesmas variáveis ambientais. A composição de espécies da assembleia de 2008 teve correlação significativa com a proporção de argila do solo, a de 2009 não teve correlação significativa com as variáveis, enquanto a de 2014 teve correlação com a composição vegetal. O teste de MANOVA não detectou diferença significativa entre a composição de espécies entre as assembleias dos três períodos. Análise de Procrustes demonstrou que as assembleias coletadas nos três períodos estão correlacionadas. A similaridade entre as comunidades de estações diferentes (2008-2009) foi de 0.49 e a de seis anos de diferença (2009-2014) foi de 0.40. Para o subconjunto de espécies xilófagas, a similaridade entre estações diferentes foi de 0.56 e a de seis anos de diferença foi de 0.46. Portanto, tanto as assembleias coletadas em estações diferentes e próximas no tempo quanto as com seis anos de diferença mas da mesma estação climática, mantiveram graus de congruências similares. As abundâncias relativas das espécies mais abundantes, todas xilófagas, foram estáveis. A taxa de variação nas composições de espécies das parcelas entre anos diferentes não esteve correlacionada com as variáveis ambientais. Embora seja necessário entender melhor quais os fatores regulam a distribuição espacial deste grupo, sua estabilidade temporal, encontrada nesse estudo, aliada a sua resposta às mudanças ambientais, já documentada na literatura, reforça este táxon como um bioindicador que deve ser utilizado em programas de monitoramento.

## ABSTRACT

Termites are a group that has a recognized potencial as a bioindicator taxon. However, few studies aimed to understand their populational fluctuations, which is essential for the usage of any group in monitoring programs. For this reason, we evaluated the congruency of the taxonomic assemblages and the temporal pattern in the spatial distribution of termites assemblages collected in 2008 (rainy season), 2009 (less rainy season) and in 2014 (rainy season). The samplings were standardized and conducted in a “Terra Firme” tropical forest, in the Central Amazonia, in 30 plots of 250 m length each, distributed at 1 km of each other. Excluding the soldierless termites belonging to Apicotermatinae, the number of identified species for the 2008, 2009 and 2014 samplings are of 57, 53 e 44, respectively, totalizing 81 species. Using the 2014 assemblage with Apicotermatinae morphotyped, two multiple regression models were made. The soil clay content, terrain slope and the plant composition (live trees, palms and lianas) and litter depth were used as the independent variables. The taxonomic composition of total termite assemblage reduced to one axis using NMDS and the proportion of xylophage’s termite species were used as the dependent variables in regression models. The taxonomic composition of the total assemblage was correlated with the plant composition, while the geophagus termites were correlated with the plant composition and litter depth. The Apicotermatinae were excluded from the following analysis. Multiple regression analysis were made to each one of the three temporal assemblages, using the same environmental variables as independent variables. The assemblage captured in 2008 had significant correlation with soil clay content, while the one captured in 2009 did not have a significant correlation with any of the variables and the assemblage captured in 2014 had correlation with plant composition. MANOVA test did not detect any significant difference among the three temporal assemblages. Procrustes analysis demonstrated that all the assemblages were correlated. The similarity between the assemblages captured in different seasons (2008-2009) were of 0.49 and the six-year spaced assemblages (2008-2014) was of 0.40. For the xylophage’s species subset, the similarity between different seasons was of 0.56, and for the six year-spaced assemblage was of 0.46. Therefore, even the assemblages collected in different seasons or spaced by a time gap had a similar congruency. The most abundant species, all classified as xylophages, kept their relative abundances stable along the years. Species compositions of the assemblages captured in the three periods in the plots were not correlated with the environmental variables. Although it is necessary to better understand which factors are regulating the spatial distribution of the termites, their temporal stability, coupled with their response to the environmental changes, which is documented in this study, strengthens their use as a bioindicator group, which should be used in monitoring programs.



## SUMÁRIO

|                                                                                                  |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1. INTRODUÇÃO .....                                                                              | 1  |
| 2. OBJETIVOS .....                                                                               | 2  |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS.....                                                                       | 3  |
| 3.1. Área de Estudo .....                                                                        | 3  |
| 3.2. Delineamento Amostral .....                                                                 | 4  |
| 3.3. Coleta e identificação dos térmitas .....                                                   | 5  |
| 3.4. Variáveis ambientais .....                                                                  | 7  |
| 3.5. Correlações com variáveis ambientais .....                                                  | 8  |
| 3.6. Análise de variação temporal .....                                                          | 9  |
| 4. RESULTADOS .....                                                                              | 10 |
| 4.1. Composição faunística .....                                                                 | 10 |
| 4.2. Correlações das assembleias de cupins com as variáveis ambientais.....                      | 14 |
| 4.3. Análise de variação temporal da assembleia de térmitas com exclusão de Apicotermatinae..... | 18 |
| 5. DISCUSSÃO .....                                                                               | 23 |
| 5.1 Correlações com variáveis ambientais .....                                                   | 23 |
| 5.2 Variação temporal das assembleias de 2008, 2009 e 2014 (com exclusão de Apicotermatinae) ..  | 25 |
| 6. CONCLUSÃO .....                                                                               | 26 |
| 7. REFERÊNCIAS .....                                                                             | 27 |
| 8. APÊNDICES .....                                                                               | 33 |

## 1. INTRODUÇÃO

Uma das questões que intrigam os ecólogos que trabalham com comunidades, é como – e por quais razões – elas variam tanto espacialmente quanto temporalmente (Franklin, 2009). Diversos fatores determinam a forma como as espécies se distribuem no ambiente, seja a interação entre os organismos ou os fatores ambientais. Uma das ferramentas para buscar correlações bióticas e abióticas é a busca de padrões, que auxilia a compreensão de processos ecológicos (Begon et al. 2006). A compreensão dos fatores ambientais que influenciam a distribuição das espécies, aliada ao conhecimento de como é a sua variação ao longo de condições passadas, presentes ou futuras, permite a utilização de um ou mais táxons para monitoramento ambiental (Samways, 2010). Estes táxons, denominados bioindicadores, podem pertencer a diferentes categorias, como a dos indicadores ambientais, que tem uma resposta previsível a uma mudança ambiental. Estes táxons podem indicar uma condição ambiental particular ou estabelecida que possa ser observada e quantificada, ou a de indicadores ecológicos, que podem ser utilizados não apenas como uma medida para quantificar mudanças ambientais, mas também seus efeitos no sistema biótico (Allaby, 1992; McGeoh, 1998).

Tendo como objetivo o monitoramento de longa duração de áreas da Bacia Amazônica, foi proposto o método RAPELD devido a necessidade de se ter um método adequado tanto para estudos ecológicos de longa duração (PELD; Pesquisas Ecológicas de Longa Duração) quanto para inventários rápidos para avaliação da complementaridade biótica e planejamento do uso da terra na Amazônia (RAP; Rapid Biological Inventory) (Magnusson et al., 2005). Isto permitiu que fossem realizados na Reserva Ducke, uma área de Floresta Ombrófila Densa de Terra Firme, estudos de padrões de distribuição e composição de espécies com protocolos padronizados de pseudoescorpiões (Aguiar et al. 2006), formigas (Oliveira et al. 2009; Souza et al., 2009; Baccaro et al., 2012; Souza et al., 2012; Oliveira 2013a), ácaros oribatídeos (Moraes 2010, Moraes et al. 2011, Landeiro et al. 2012, Franklin et al., 2013), térmitas (Dambros, 2010; Pequeno, 2012), baratas (Tarli et al., 2014) e colêmbolos (Oliveira, 2013b). O RAPELD possibilita o monitoramento com a utilização de mais de um táxon indicador, pois diferentes táxons podem fornecer informações complementares, aumentando a confiabilidade das análises (Hilty & Merenlender, 1999).

As espécies de invertebrados geralmente respondem mais rápido e de maneira mais acentuada às mudanças ambientais, em parte por serem menores, terem gerações mais curtas e uma variedade muito grande de modos de vida (Kremen et al., 1993). Os térmitas (Blattodea, Isoptera), possuem qualidades que são necessárias para um táxon ser classificado como biod indicador, como a alta diversidade taxonômica e ecológica, o bom conhecimento taxonômico, especialmente para um grupo de invertebrados, a pouca flutuação populacional, a importância no funcionamento do ecossistema e a resposta rápida e previsível a perturbações ambientais (Brown, 1991; Stork & Eggleton, 1992). No

entanto, alguns fatores essenciais para esse fim (McGeoh, 1998) são desconhecidos, tais como, 1) se o grupo realmente tem distribuição espacial e temporal previsível, 2) se a dinâmica de populações é conhecida e 3) o conhecimento da diferença entre os ciclos naturais de suas populações e alterações na composição taxonômica causadas por mudanças ambientais. Os térmitas reciclam nutrientes no solo por meio de transporte, remoção e de rearranjo de partículas do solo, aumentando o nível de nutrientes no solo como carbono, nitrogênio, fósforo e cálcio (Bandeira, 1985; Lobry de Bruyn & Conacher, 1990). Várias espécies de térmitas podem ser consideradas espécies-chave (Redford, 1984), pois seus ninhos são usados e servem de abrigo para muitas espécies de artrópodes, principalmente besouros, formigas e outras espécies de térmitas inquilinos. Outros grupos como quilópodes, aracnídeos e outros insetos também são encontrados nos ninhos (Costa et al., 2009; Delabie, 1995; Santos et al., 2010). Os térmitas são consumidores primários e decompositores de uma ampla variedade de recursos, como madeira viva ou em diferentes estágios de decomposição, plantas herbáceas, fungos ou produtos animais (Lima & Costa-Leonardo, 2007).

Oliveira (2013a) analisou a congruência da composição de espécies entre as assembleias de formigas coletadas em 2006 e 2012 na Reserva Ducke e investigou se as correlações entre a riqueza e composição das assembleias com algumas variáveis ambientais eram estáveis no intervalo de seis anos. Os resultados foram surpreendentes, pois, apesar do número de espécies de formigas terem sido similares nos dois anos (209 e 207, respectivamente), houve uma mudança significativa na composição da assembleia, uma vez que apenas 115 espécies foram comuns a ambos os anos ou seja, mais de 44% das espécies foram registradas em apenas um ou em outro período. Apesar disso, as correlações com a porcentagem de argila, inclinação do terreno e volume de serapilheira foram similares nos dois anos. Isso demonstra que apenas uma lista de espécies, por mais completa que seja, pode não revelar as reais mudanças que ocorrem dentro do ecossistema. Isso também reforça o fato de que é possível que as espécies raras possam estar sendo localmente ameaçadas ou mesmo extintas no curso de um monitoramento, sem que isso seja detectado pelos pesquisadores (Franklin et al. 2013).

## **2. OBJETIVOS**

i) Detectar a influência das variáveis ambientais (proporção de argila no solo, inclinação do terreno e composição vegetal) sobre as assembleias de térmitas em três períodos (2008, 2009 e 2014).

(ii) Testar a congruência entre a composição e estrutura das assembleias de térmitas amostrada em 2008, 2009 e 2014, para verificar se os padrões detectados poderão ser usados como indicadores permanentes (ou “medidas” para avaliação do grau de estabilidade do ambiente), de modo que possam

orientar e contribuir para o monitoramento de áreas.

### **3. MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1. Área de Estudo**

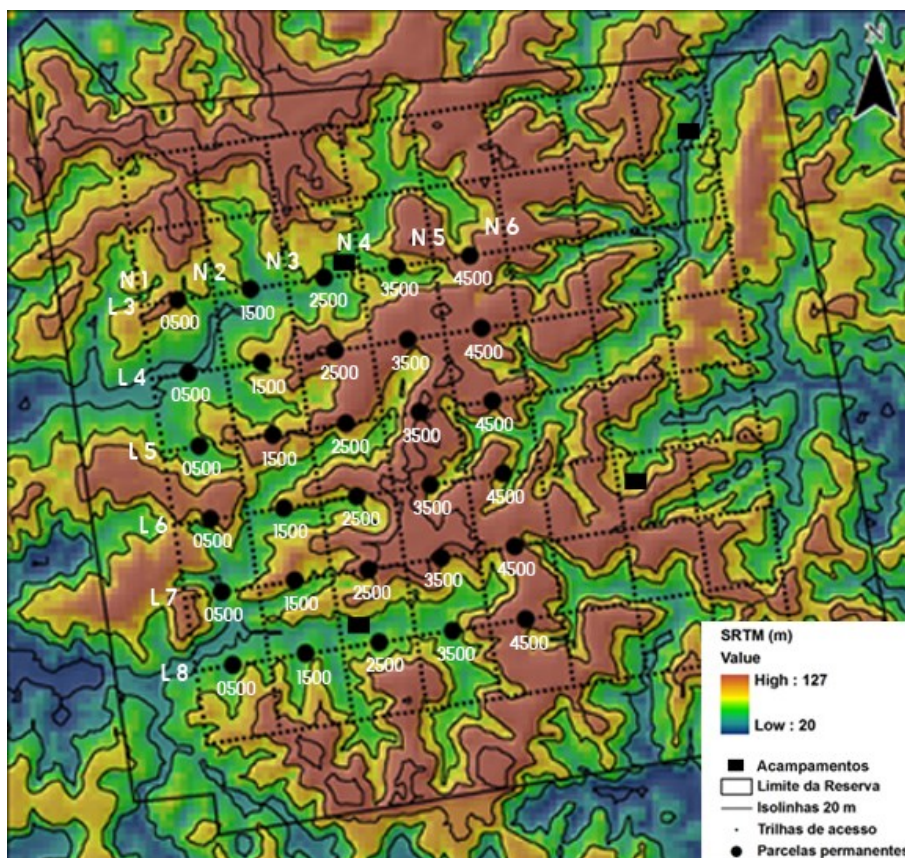
As coletas foram realizadas na Reserva Ducke, localizada ao norte da Cidade de Manaus, Amazonas. A reserva abrange uma área 10.000 ha e mantém conexão com a floresta contínua no seu limite leste (Fig. 1). A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa de Terra Firme. A temperatura média é de 25,5°C com maior volume de chuva entre os meses de novembro e maio (Marques-Filho, 1981). Nos platôs, áreas mais altas que sustentam uma floresta densa, o latossolo consiste de um solo marrom, argiloso, rico em matéria orgânica de 0.3 m de profundidade, seguido por uma camada argilosa amarela permeável, de 0.3 a 0.4 m de profundidade, enquanto que nas partes mais baixas predominam os solos podsólicos arenosos (Chauvel et. al, 1987). A composição vegetal acompanha os tipos de solo e de relevo, predominando floresta de platô, onde estão as maiores árvores, com o dossel atingindo de 30-40 metros de altura, com as maiores árvores podendo atingir 60 metros de altura.. As florestas de vertente ocorrem nas áreas inclinadas, sendo o solo mais arenoso nas porções mais baixas. Esta é uma floresta de transição entre a de platô e a de baixio. As florestas de baixio ocorrem próximo aos igarapés, onde o solo é arenoso e encharcado nas épocas de maior pluviosidade. O dossel é mais baixo, de 25-30 metros, e há muitas palmeiras. As florestas de campinarana ocorrem próximas a igarapés, em áreas baixas e planas. Como na floresta de baixio, o solo é arenoso, porém o dossel é mais baixo, medindo de 15-25m de altura e o volume de serapilheira é maior. (Hopkins, 2005).



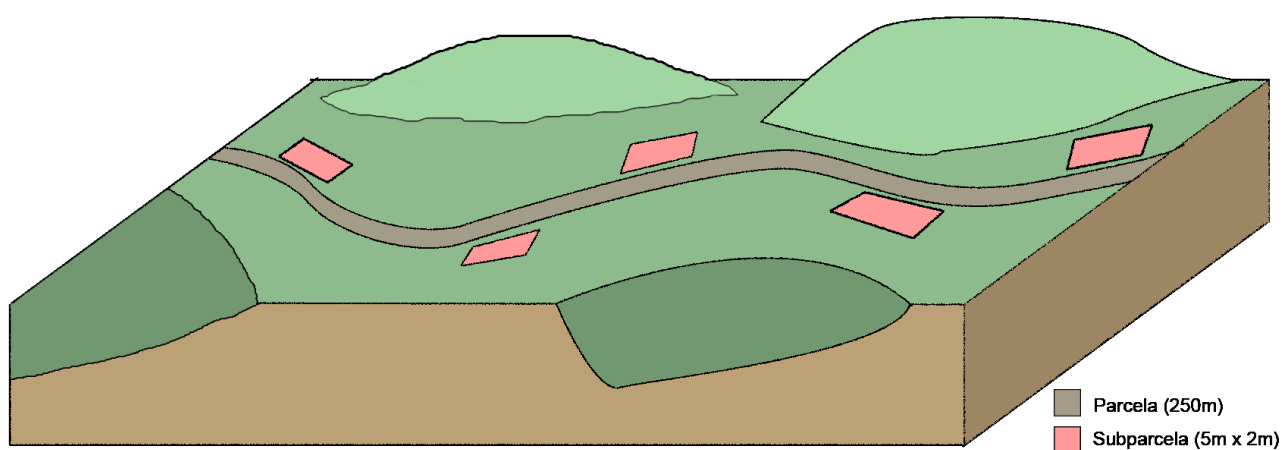
**Figura 1:** Reserva Ducke, local das coletas, localizada ao norte da cidade de Manaus, Amazonas. Modificado de maps.google.com.

### 3.2. Delineamento Amostral

Na Reserva Ducke, foi implementada uma grade de trilhas PPBio de 25 km<sup>2</sup> (Fig. 2). Ao longo das trilhas foram instaladas 30 parcelas permanentes do PPBIO, espaçadas 1 km de distância entre elas, com 250 m de comprimento cada, que seguem a curva de nível (portanto não são retas), de forma a minimizar a variação edáfica dentro das parcelas (Magnusson et al, 2005). Cinco subparcelas de 5 m x 2 m foram instaladas a cada 45 m em cada parcela (Fig. 3). Cada subparcela foi vistoriada a procura de térmitas. Esta é uma modificação do protocolo de Jones e Eggleton (2000), proposta e utilizada por Dambros (2010) e Dambros et al. (2016).



**Figura 2:** Grade de trilhas do PPBIO, instaladas na Reserva Ducke. Cada parcela, representada por um ponto preto, dista um quilômetro da outra. (fonte: <https://ppbio.inpa.gov.br/>)

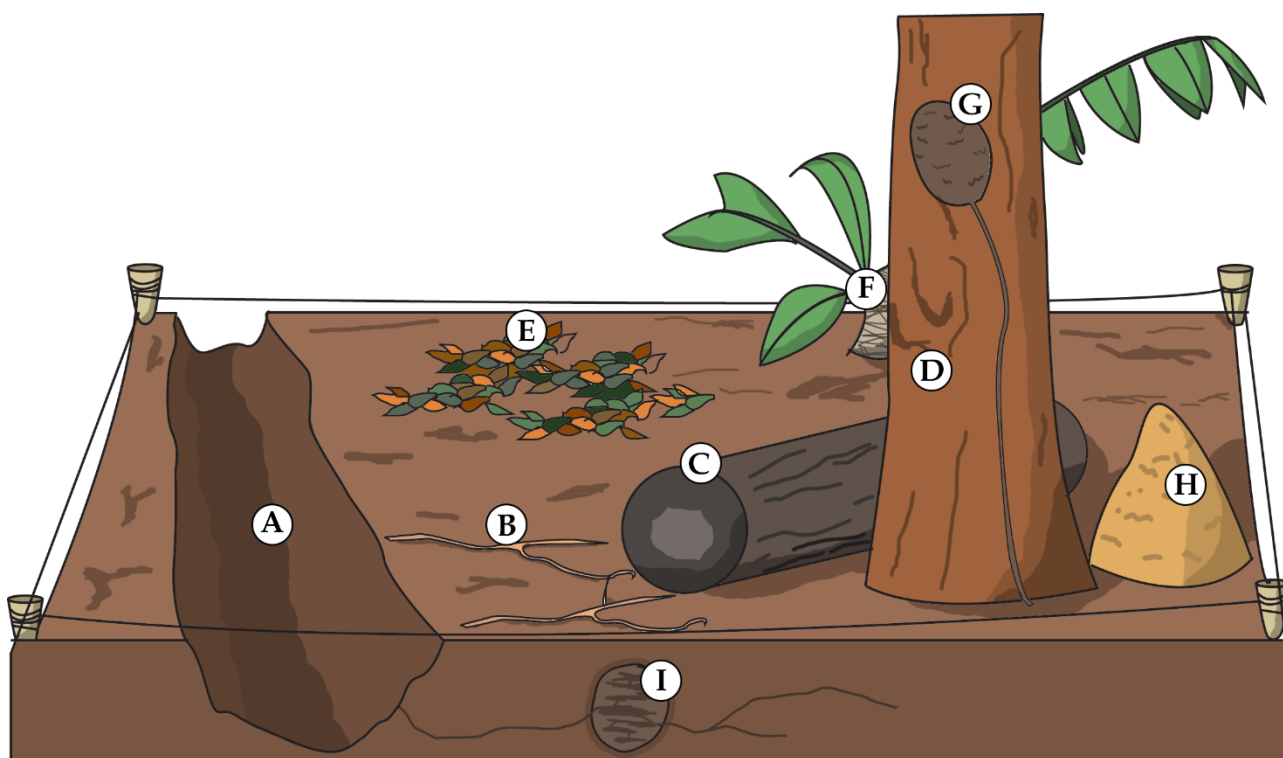


**Figura 3:** Esquema de distribuição das subparcelas ao longo das parcelas. As parcelas consistem em trilhas de 250 m de comprimento, que seguem a curva de nível do terreno, portanto, não são retas. As subparcelas foram dispostas em lados alternados da trilha, a distância de 45 m uma da outra.

### 3.3. Coleta e identificação dos térmitas

As coletas foram realizadas em dezembro de 2008 (no período chuvoso), em maio de 2009, (período menos chuvoso) e em dezembro de 2014 (período chuvoso). As duas primeiras coletas

foram conduzidas por Dambros (2010). Em todos os períodos o método de coleta foi a busca ativa, com esforço amostral de três coletores, que coletaram por 20 minutos em cada subparcela. As subparcelas foram inspecionadas a procura dos térmitas (Fig. 4), que foram coletados com o auxílio de pinças entomológicas, bandeja branca e equipamentos para se vistoriar o ambiente (Fig. 5). As árvores foram examinadas até a altura de 2 m do tronco. O solo foi escavado, com o uso de picaretas. Troncos, galhos e outros microhabitats foram inspecionados. As espécies de térmitas do dossel não foram coletadas. Os espécimes foram preservados em álcool etílico 80%, como recomendado por



Constantino (2014).

**Figura 4:** Exemplo de subparcela, cercada por estacas amarradas com fitilho para demarcar as áreas de 5m x 2m. Os microhabitats mais comuns estão representados: o solo, que é escavado à procura de térmitas (A); a madeira, composta por galhos (B), troncos caídos (C) e árvores vivas (D), que foram vistoriadas a até 2m de altura; a serapilheira (E); as palmeiras (F); os ninhos, que podem ser arborícolas (G), epígeos (H) (acima da linha do solo) e hipógeos (I) (abaixo da linha do solo).





**Figura 5:** Material utilizado na busca por térmitas. Picareta, pá e facão (ou terçado) são utilizados para explorar o ambiente. Quando os térmitas são encontrados, coloca-se o pedaço de madeira, terra ou qualquer outro material que contenha os térmitas na bandeja branca, onde o contraste de cor auxilia na detecção dos indivíduos. A pinça é utilizada para coletá-los e acondicioná-los em frascos contendo líquido conservante.

Os térmitas foram identificados ao menor nível taxonômico possível, com auxílio da coleção de referência do Laboratório de Sistemática e Ecologia de Invertebrados do Solo (LSEIS) e da CBio, INPA. Quando a identificação a nível específico não foi possível, a morfotipagem foi mesma para todas as coletas (2008, 2009 e 2014), com exceção da família Apicotermatinae. De todas as famílias, Apicotermatinae é a menos conhecida taxonomicamente. Tradicionalmente, a taxonomia de Isoptera baseia-se na casta dos soldados, porém esta casta é ausente em Apicotermatinae e suas colônias são compostas apenas por operários, resultando em décadas sem avanço taxonômico no grupo (Scheffran, 2013). Para os Apicotermatinae da coleta de 2014, a morfotipagem foi realizada utilizando os seguintes caracteres: presença ou ausência de glândula torácica, morfologia externa, formato das mandíbulas, formato do tubo digestório e forma da válvula entérica, quando esta tinha estruturas esclerotizadas. O procedimento de dissecação dos térmitas foi feito seguindo Constantino (1999). Os térmitas desta subfamília coletados em 2008 e 2009 não foram utilizados nas análises, e quando as análises são comparativas entre as assembleias dos três períodos, os Apicotermatinae de 2014 também foram excluídos. Por fim, todo o material termitológico coletado foi depositado na coleção do LSEIS do INPA.

### 3.4. Variáveis ambientais

A inclinação do terreno, a proporção de argila no solo e a composição vegetal foram obtidas do repositório de dados do PPBIO (<https://ppbio.inpa.gov.br/repositorio/dados>). A altura da serapilheira foi medida entre os meses de setembro e novembro de 2014, com o uso de uma régua



milimetrada, com 50 medições por parcela, espaçadas a cada cinco metros, e feitas a 1 m de distância da trilha principal, do lado direito, onde considerou-se a altura máxima do folhíço no ponto de amostragem. Os dados foram fornecidos por Samuel Azevedo e Thais Vincente. Os dados de árvores vivas foram obtidos de Castilho *et. al* (2006). A inclinação do terreno foi medida com um clinômetro, a cada 50 metros, totalizando 6 medições por parcela. Estas medidas foram disponibilizadas por Dra. Albertina Lima e Dra. Carolina Volkmer. Neste estudo serão utilizadas as médias da altura da serapilheira e da inclinação por parcela.

### **3.5. Correlações com variáveis ambientais**

#### **3.5.1. Assembleia de 2014.**

Para a assembleia coletada em 2014, dois modelos de regressão linear múltipla foram feitos, utilizando como variáveis independentes a altura da serapilheira, a inclinação do terreno, a proporção de argila no solo e a composição vegetal, esta última representada pelas assembleias de palmeiras, lianas e árvores vivas reduzidas a um eixo por NMDS (*Non-Metric Multidimensional Scaling*). Um dos modelos foi feito utilizando-se a como variável dependente a composição taxonômica da assembleia total, reduzida a um eixo por NMDS e o outro utilizando o subconjunto composto pela proporção de térmitas xilófagos e geófagos, uma medida de diversidade funcional. Essa proporção foi feita através da divisão do número de espécies xilófagas pelo número total de espécies em cada parcela. Os térmitas xilófagos correspondem aos grupos I e II e os geófagos aos grupos III e IV da classificação de Donovan et al. (2001). Esta análise foi feita exclusivamente com a assembleia de 2014 pelo uso de uma variável indisponível para os outros anos, a altura da serapilheira, assim como pela morfotipagem diferente dos térmitas pertencentes a Apicotermatinae.

#### **3.5.2. Assembleias de 2008, 2009 e 2014.**

Pelo fato de serem utilizados caracteres internos dos térmitas, a morfotipagem de Apicotermatinae demanda muito tempo. Desta forma, não foi possível morfotipar as assembleias de 2008 e 2009 e esta subfamília foi excluída das análises subsequentes. Para padronizar os dados, os Apicotermatinae da coleta de 2014 foram excluídos dessa análise. Cada assembleia de térmitas (2008, 2009 e 2014) foi reduzida a um único eixo, por NMDS. A medida de similaridade foi o índice de Bray-Curtis (Legendre & Legendre, 1998). Um modelo de regressão múltipla foi feito para cada assembleia, com as variáveis independentes proporção de argila no solo, inclinação do terreno e composição vegetal.

### 3.6. Análise de variação temporal

Como uma forma de calcular o grau de variação na composição de espécies de cada parcela de forma individual, foi calculada a dissimilaridade entre elas em períodos diferentes com a utilização do índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. Depois, foi efetuado um modelo de regressão múltipla entre os valores de dissimilaridade das parcelas nos três períodos diferentes, utilizando como variáveis independentes a proporção de argila no solo, a composição vegetal e inclinação do terreno, para verificar se elas teriam relação com a proporção da mudança da composição de espécies.

A abundância das dez espécies mais abundantes de cada período foi colocada em um gráfico, assim como a abundância delas nos outros dois períodos, para se verificar a estabilidade na flutuação populacional das espécies-núcleo (*core species*), que, como definem Magurran e Henderson (2010), são as espécies persistentes e mais abundantes de um determinado local.

Para se verificar a congruência das comunidades coletadas em estações diferentes (chuvosa e menos chuvosa) e entre anos, foi realizado Teste de Procrustes, com 999 permutações, comparando as comunidades reduzidas a dois eixos por meio da técnica de NMDS. Em seguida, a comunidade foi compartimentalizada em agrupamentos com base nos grupos tróficos aos quais as espécies pertencem, de forma a medir a congruência dos grupos funcionais. Para isto, foi utilizado uma adaptação da classificação de Donovan et. al (2001). Os térmitas foram separados em duas categorias, em espécies xilófagas (do grupo I e II da classificação original) e as espécies geófagas (dos grupos III e IV da classificação original). Foram ainda utilizados dados disponíveis na literatura que discorressem sobre o hábito alimentar das espécies (Fontes, 1987; Rocha & Constantini, 2015; Moura et al. 2006). Quando não foi possível classificar, o hábito alimentar foi generalizado de acordo com o gênero ou deixado sem classificação. O teste de Procrustes compara duas matrizes (no caso, as comunidades reduzidas por NMDS), superpondo-as em um espaço euclidiano. Enquanto que uma delas permanece fixa, a outra é redimensionada, rotacionada e, se necessário, espelhada, de forma a encontrar uma superposição ótima. A soma dos quadrados dos resíduos transformados resulta em um número de 0 a 1, sendo este um índice de dissimilaridade entre as matrizes (Peres-Neto & Jackson, 2001). Posteriormente, um procedimento de permutação (PROTEST) pode ser utilizado para testar a significância estatística desse ajuste (Jackson, 1995). Um outro método para comparar tabelas de dados multivariados, o teste de Mantel, tem sido historicamente mais utilizado. Porém o teste de Procrustes tem uma performance igual ou superior na maioria das situações, além de permitir uma visualização gráfica, possibilitando observar cada objeto individualmente, neste caso, quanto cada parcela variou (Peres-Neto & Jackson, 2001), assim como tem uma maior gama de usos (Lisboa et.

al, 2014).

Todas as análises foram conduzidas no software R 3.2.3 (R Core Team, 2015), com a utilização do ambiente de desenvolvimento integrado RStudio 0.99.485 (RStudio Team, 2015) e dos pacotes vegan (Oksanen et. al, 2015) e car (Fox & Weisberg, 2011).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Composição faunística

Em 2008 foram coletadas 386 colônias, distribuídas em 53 espécies, no ano 2009 foram coletadas 312 colônias, pertencentes a 57 espécies (quantas famílias?). Em 2014 foram coletadas 261 colônias, distribuídas em 73 espécies e morfoespécies, sendo 69 Termitidae e apenas quatro Rhinotermitidae (Tabela 1). A composição faunística das assembleias de 2008 e 2009 está publicada em Dambros (2016), porém as espécies e suas abundâncias podem ser conferidas na Figura 7. A diferença entre o menor número de espécies encontradas nos anos de 2008 e 2009 em comparação com o ano de 2014, deve-se ao fato dos Apicotermatinae terem sido morfotipados em 2014. Excluindo esta subfamília em todos os três períodos, em 2008 foram coletadas 334 colônias de 57 espécies. Em 2009, foram coletadas 287 colônias de 53 espécies. Em 2014, foram coletadas 230 colônias de 44 espécies, em um total de 81 espécies únicas, considerando todos os períodos.

**Tabela 1:** Lista das espécies coletadas na Reserva Ducke em 2014, número de colônias amostradas e grupo trófico ao qual pertencem.

| Família/Espécie | Número de Encontros | Grupo trófico |
|-----------------|---------------------|---------------|
|-----------------|---------------------|---------------|

#### **Rhinotermitidae**

|                                       |    |                                |
|---------------------------------------|----|--------------------------------|
| <i>Coptotermes testaceus</i>          | 5  | Madeira/Madeira semidecomposta |
| <i>Dolichorhinotermes longilabius</i> | 2  | Madeira/Madeira semidecomposta |
| <i>Heterotermes crinitus</i>          | 8  | Madeira                        |
| <i>Heterotermes tenuis</i>            | 34 | Madeira                        |

#### **Termitidae (Apicotermatinae)**

|                            |   |       |
|----------------------------|---|-------|
| <i>Anoplotermes</i> sp. 01 | 2 | Húmus |
| <i>Anoplotermes</i> sp.02  | 2 | Húmus |
| <i>Anoplotermes</i> sp.03  | 1 | Húmus |

|                                      |   |                                         |
|--------------------------------------|---|-----------------------------------------|
| <i>Anoplotermes</i> sp.04            | 1 | Húmus                                   |
| <i>Anoplotermes</i> sp.05            | 1 | Húmus                                   |
| <i>Anoplotermes</i> sp.06            | 1 | Húmus                                   |
| <i>Anoplotermes</i> sp.07            | 1 | Húmus                                   |
| <i>Anoplotermes</i> sp.08            | 1 | Húmus                                   |
| <i>Anoplotermes</i> sp.09            | 1 | Húmus                                   |
| <i>Anoplotermes</i> sp.10            | 1 | Húmus                                   |
| <i>Anoplotermes</i> sp.11            | 1 | Húmus                                   |
| <i>Aparatermes</i> sp.01             | 1 | Húmus                                   |
| <i>Aparatermes</i> sp.02             | 1 | Húmus                                   |
| <i>Compositermes</i> sp.01           | 1 | Húmus                                   |
| Apicotermitinae sp. 01               | 1 | Húmus                                   |
| <i>Ruptitermes arboreus</i>          | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp.01             | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp.02             | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp.03             | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp.04             | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp.05             | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp.06             | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp.07             | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp.08             | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp. 09            | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp. 10            | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp. 11            | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp. 12            | 1 | Folhiço                                 |
| <i>Ruptitermes</i> sp. 13            | 1 | Folhiço                                 |
| <b>Termitidae (Nasutitermitinae)</b> |   |                                         |
| <i>Angularitermes nasutissimus</i>   | 1 | Húmus                                   |
| <i>Araujotermes nanus</i>            | 4 | Intermediário                           |
| <i>Atlantitermes</i> sp. 6           | 1 | Intermediário                           |
| <i>Caetetermes taquarussu</i>        | 2 | Madeira                                 |
| <i>Constrictotermes cavifrons</i>    | 1 | Madeira                                 |
| <i>Convexitermes</i> sp.01           | 1 | Intermediário/Madeira<br>semidecomposta |

|                                          |    |                        |
|------------------------------------------|----|------------------------|
| <i>Nasutitermes acangussu</i>            | 3  | Madeira                |
| <i>Nasutitermes banksi</i>               | 15 | Madeira                |
| <i>Nasutitermes callimorphus</i>         | 2  | Madeira                |
| <i>Nasutitermes ephratae</i>             | 8  | Madeira                |
| <i>Nasutitermes guayanae</i>             | 21 | Madeira                |
| <i>Nasutitermes octopilis</i>            | 3  | Madeira semidecomposta |
| <i>Nasutitermes</i> sp.01                | 2  | Madeira                |
| <i>Nasutitermes surinamensis</i>         | 2  | Madeira                |
| <i>Subulitermes microsoma</i>            | 1  | Húmus                  |
| <i>Triangularitermes triangulariceps</i> | 4  | Intermediário          |
| <b>Termitidae (Syntermitinae)</b>        |    |                        |
| <i>Cornitermes bequaerti</i>             | 2  | Madeira                |
| <i>Cornitermes pugnax</i>                | 5  | Madeira                |
| <i>Embiratermes neotenicus</i>           | 5  | Intermediário          |
| <i>Labiotermes labralis</i>              | 1  | Húmus                  |
| <i>Mapinguaritermes peruanus</i>         | 1  | Intermediário          |
| <i>Rhynchotermes</i> sp.01               | 2  | Madeira                |
| <i>Silvestritermes holmgreni</i>         | 2  | Intermediário          |
| <i>Silvestritermes</i> sp.01             | 1  | Intermediário          |
| <i>Syntermes</i> sp.06                   | 1  | Folhíço                |
| <i>Syntermes spinosus</i>                | 1  | Folhíço                |
| <b>Termitidae (Termitinae)</b>           |    |                        |
| <i>Crepititermes verruculosus</i>        | 1  | Húmus                  |
| <i>Cylindrotermes flangiatus</i>         | 9  | Madeira                |
| <i>Cylindrotermes parvignathus</i>       | 41 | Madeira                |
| <i>Microcerotermes</i> sp.02             | 3  | Madeira                |
| <i>Neocapritermes Araguaia</i>           | 2  | Madeira semidecomposta |
| <i>Neocapritermes braziliensis</i>       | 18 | Madeira semidecomposta |
| <i>Neocapritermes pumilis</i>            | 1  | Madeira                |
| <i>Neocapritermes utiariti</i>           | 1  | Madeira semidecomposta |
| <i>Orthognathotermes</i> sp.02           | 2  | Húmus                  |
| <i>Planicapritermes planiceps</i>        | 3  | Madeira semidecomposta |
| <i>Termes ayri</i>                       | 1  | Madeira semidecomposta |

|                            |   |                        |
|----------------------------|---|------------------------|
| <i>Termes medioculatus</i> | 4 | Madeira semidecomposta |
| <i>Termes</i> sp. 01       | 1 | Madeira semidecomposta |
| <i>Termes</i> sp. 02       | 2 | Madeira semidecomposta |

---

A família Rhinotermitidae é composta por espécies que consomem madeira e geralmente são subterrâneos (Constantino, 1999). Apesar do baixo número de espécies coletadas dessa família, *Heterotermes tenuis* e *Heterotermes crinitus* estiveram entre as mais abundantes da assembleia, sendo *H. tenuis* a segunda mais abundante, com 34 colônias coletadas em 21 parcelas. *Heterotermes crinitus*, *Coptotermes testaceus* e *Dolichorhinotermes longilabius* tiveram 8, 5 e uma ocorrência, respectivamente. Estas quatro espécies representam 18,4% de todos os encontros. Todas as espécies de Rhinotermitidae são consumidoras de madeira ou madeira semidecomposta.

Termitidae foi a mais rica em espécies e em abundância. Esta família tem uma grande diversidade de espécies e modos de vida, o que reflete em uma subdivisão em subfamílias. São quatro subfamília registradas no Brasil, e foram encontrados representantes de todas neste trabalho. Das espécies coletadas, 28, 16, 14 e 10 pertencem a Apicotermatinae, Nasutitermitinae, Termitinae e Syntermitinae, respectivamente.

Apicotermatinae foi a que teve a maior riqueza, com 29 espécies no total, sendo que 27 tiveram apenas um encontro (espécies consideradas raras). Neste trabalho, com exceção de *Rupitermes arboreus*, as colônias foram classificadas em morfotipos. Todas as espécies se alimentam de húmus, com exceção de *Rupititermes*, que se alimentam do folhíço.

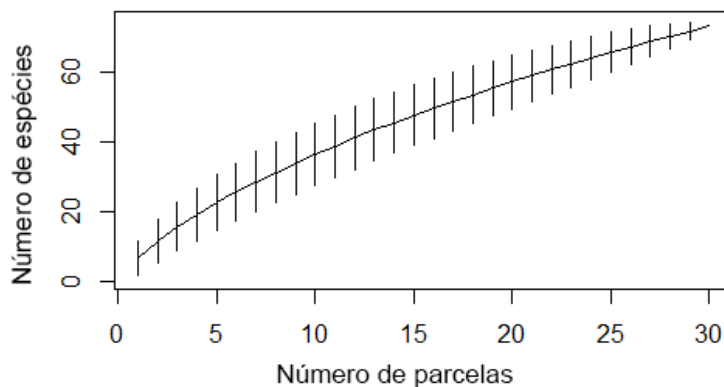
Nasutitermitinae é caracterizada pelo naso de seus soldados, uma conspícua projeção frontal da cabeça que expõe substâncias químicas como forma de defesa (Prestwich, 1984). Foram encontradas 16 espécies dessa família, com destaque para *Nasutitermes*, com oito espécies. Entre elas. As mais abundantes foram *Nasutitermes guayanae*, *Nasutitermes banksi*, e *Nasutitermes ephratae*, com 21, 15 e 10 encontros. Esse gênero é bastante diverso, com mais de 200 espécies descritas. Em geral são arborícolas, construtores de ninhos cartonados e têm a capacidade de digerir madeira (Tokuda, 1997).

Syntermitinae, além do no naso, possui mandíbulas funcionais, e sua forma de defesa é tanto química quanto física. Dez espécies foram coletadas, das quais as mais abundantes, com cinco encontros cada, foram *Cornitermes pugnax* e *Embiratermes neotenicus*. Estas espécies fazem ninhos argilosos conspícuos, no solo.

De todas as subfamílias, Termitinae é a mais diversificada. Ao contrário das outras, não tem caráter morfológico que a defina claramente. De fato, há evidências de que seja polifilética (Donovan et al., 2000, Miura et al., 1998 e Ohkuma et al., 2004). Igualmente, são diversos os modos de vida de

suas espécies. Considerando todas as famílias, a espécie mais abundante foi *Cylindrotermes parvignathus*, com 41 encontros. Não há registro de ninhos construídos por térmitas desse gênero, sendo encontrados em pequenas colônias em galhos mortos, gravetos, tocos de árvores mortas e troncos (Rocha & Cancellato, 2007).

A curva de acúmulo de espécies não atingiu a assíntota, o que é esperado, devido ao grande número de espécies consideradas raras (apenas um encontro), em um total de 42 (Fig. 6).

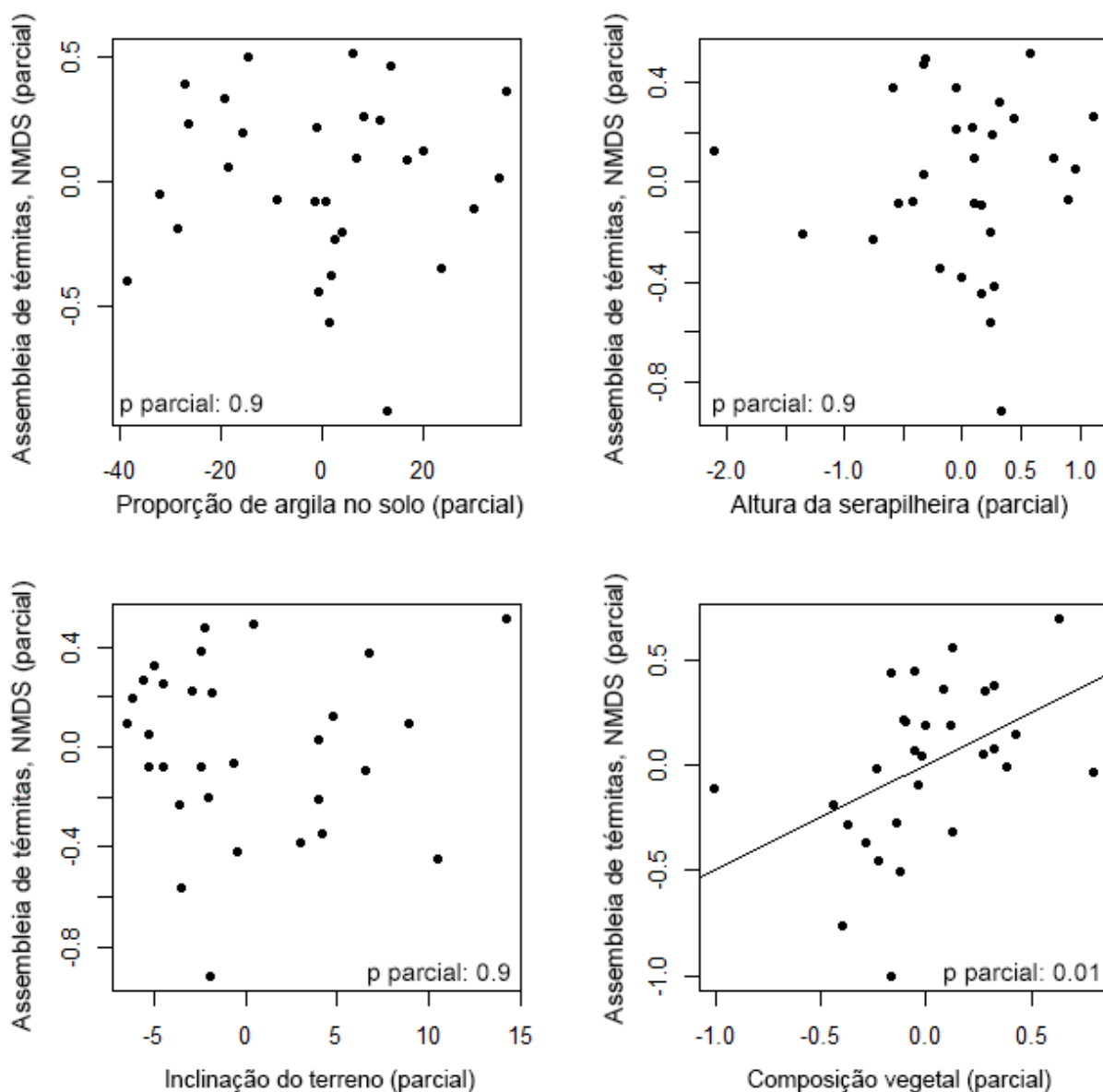


**Figura 6:** Curva de acúmulo de espécies de térmitas coletados na Reserva Ducke em dezembro de 2014.

## 4.2. Correlações das assembleias de cupins com as variáveis ambientais.

### 4.2.1. Assembleia de 2014

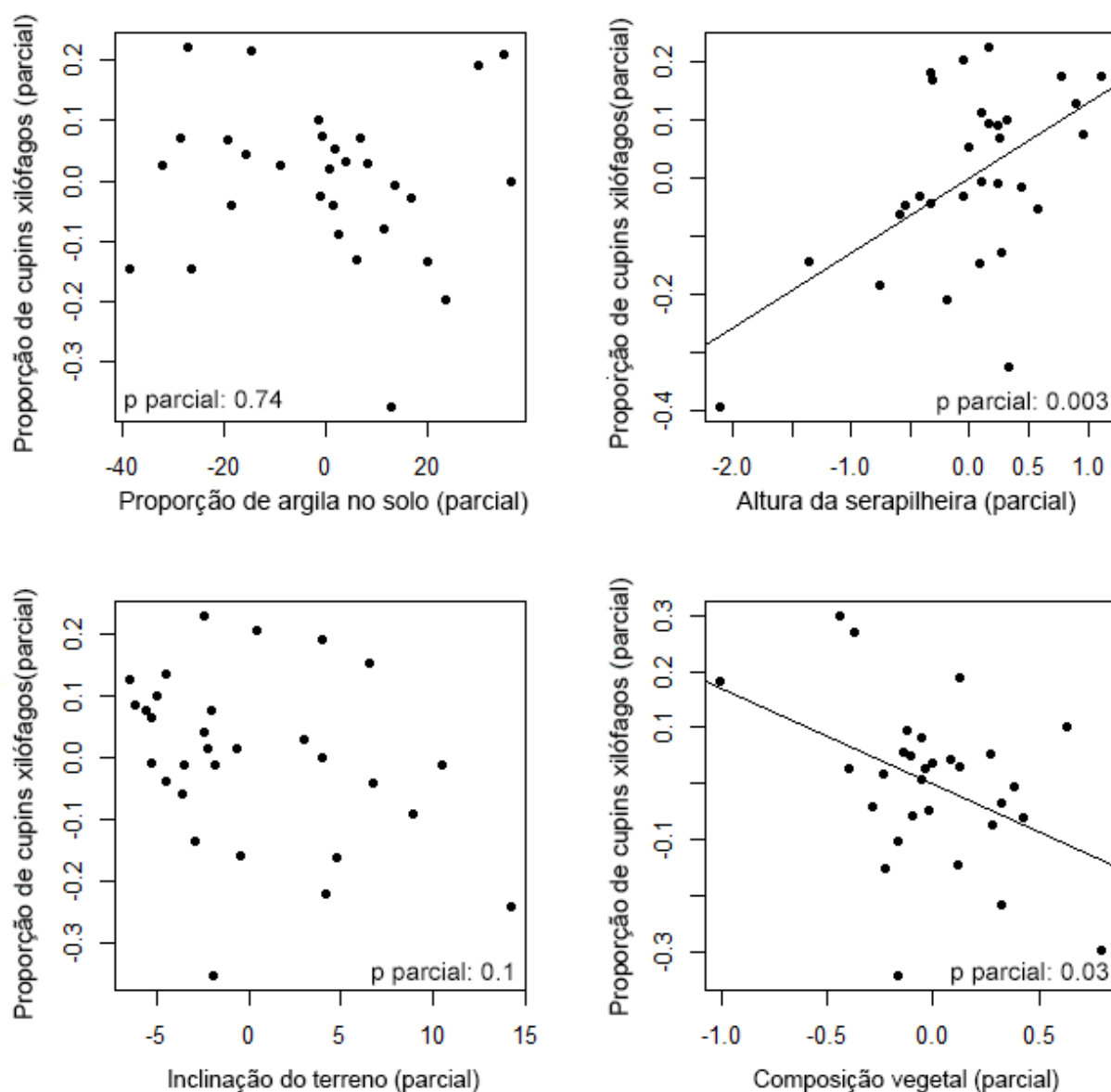
A regressão linear múltipla para a composição de espécies reduzida a um eixo único via NMDS, que explicou 66% da variação original dos dados, foi feita utilizando a proporção de argila no solo, inclinação do terreno, composição vegetal e volume da serapilheira como variáveis independentes. O modelo revelou correlação significativa com a composição vegetal (Fig. 7). O valor de  $R^2$  ajustado do modelo é de 0.32, sendo  $p < 0.001$ .



**Figura 7:** Parciais do modelo de regressão múltipla, utilizando a assembleia de cupins coletada em 2014, reduzida via técnica de NMDS contra as variáveis. Linha de tendência é mostrada apenas para as correlações significativas ( $p < 0.5$ ). Valor de  $R^2$  ajustado = 0.32. P global = 0.008.

Entretanto, quando utilizamos a proporção de espécies xilófagas em relação às geófagas encontradas na parcela, ao invés da composição taxonômica, as correlações se dão com a altura da serapilheira e a composição vegetal. O valor de  $R^2$  ajustado é de 0.44, com  $p < 0.001$  (Fig. 8). Os valores das duas análises podem ser comparados na Tabela 2.





**Figura 8:** Parciais do modelo de regressão múltipla, utilizando a proporção de espécies de cupins xilófagos nas parcelas, contra as variáveis. Linha de tendência apenas para as correlações significativas ( $p < 0.5$ ).  $R^2$  ajustado = 0.44.  $P$  global < 0.001.

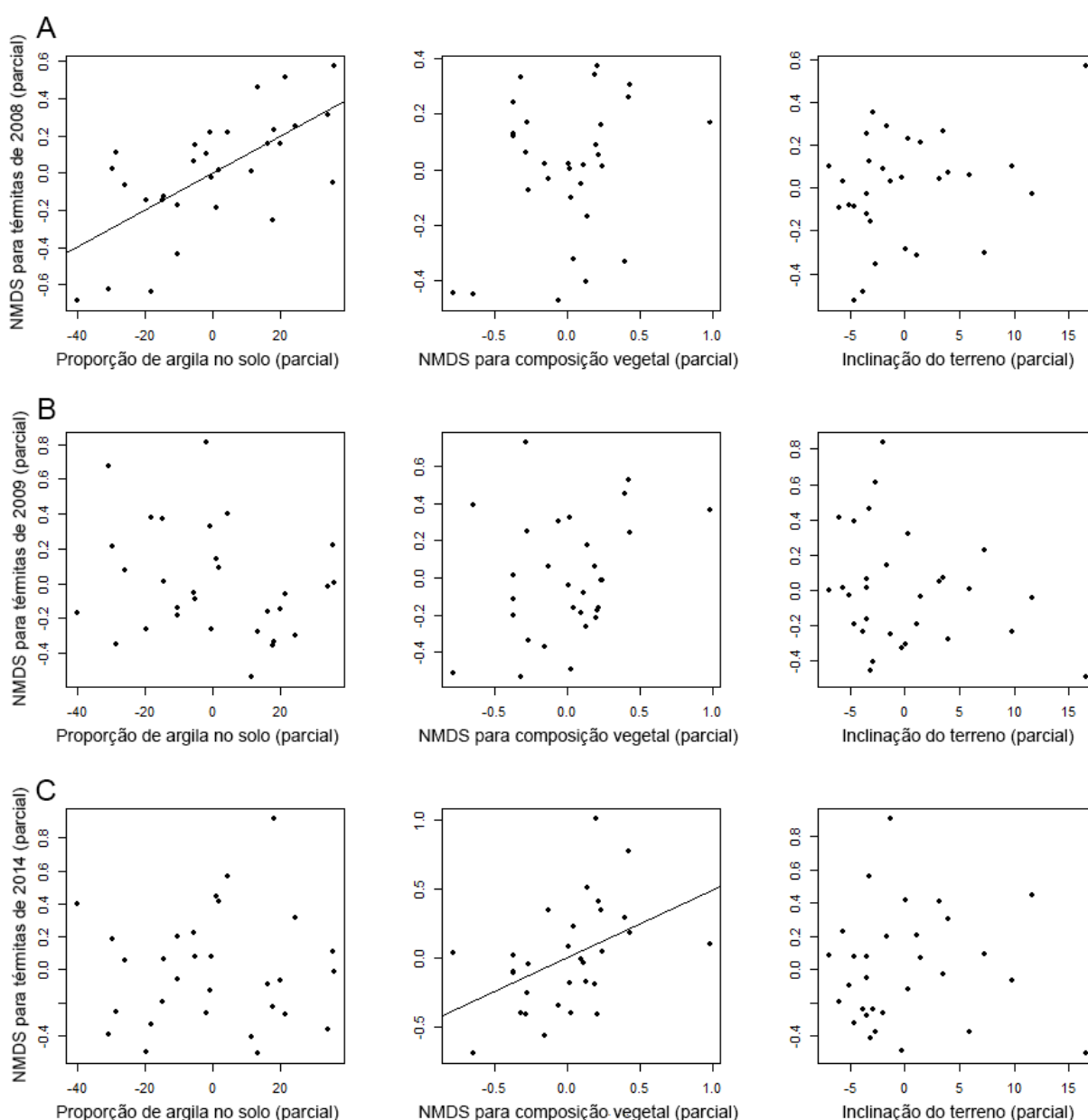
**Tabela 2:** Valores para as regressões múltiplas da composição taxonômica e proporção de cupins xilófagos da assembleia de 2014. Em negrito, os valores considerados significativos ( $p < 0.5$ ).

|                              | Argila (p) | Composição Vegetal (p) | Inclinação (p) | Serapilheira | $R^2$ ajustado | p global     |
|------------------------------|------------|------------------------|----------------|--------------|----------------|--------------|
| <b>Composição taxonômica</b> | 0.891      | <b>0.018</b>           | 0.974          | 0.976        | 0.31           | <b>0.008</b> |

|                     |       |       |       |       |      |        |
|---------------------|-------|-------|-------|-------|------|--------|
| <b>Proporção</b>    |       |       |       |       |      |        |
| <b>de xilófagos</b> | 0.745 | 0.031 | 0.106 | 0.003 | 0.44 | <0.001 |

#### 4.2.2. Assembleias de 2008, 2009 e 2014 (sem Apicotermatinae):

O eixo único da NMDS explicou 54%, 64% e 66% da variação total das assembleias de térmitas em 2008, 2009 e 2014, respectivamente. O eixo de NMDS da composição vegetal explicou 89% da variação original. A assembleia de 2008 teve correlação significativa para a proporção de argila do solo, a de 2009 não teve correlação significativa detectada, enquanto a de 2014 teve correlação com a composição vegetal (Fig. 9). Os valores de p para cada variável podem ser observados na Tabela 3.



**Figura 9:** Modelos de regressões múltiplas entre as assembleias de cupins de (a) 2008, (b) 2009 e (c) 2014, reduzidas a

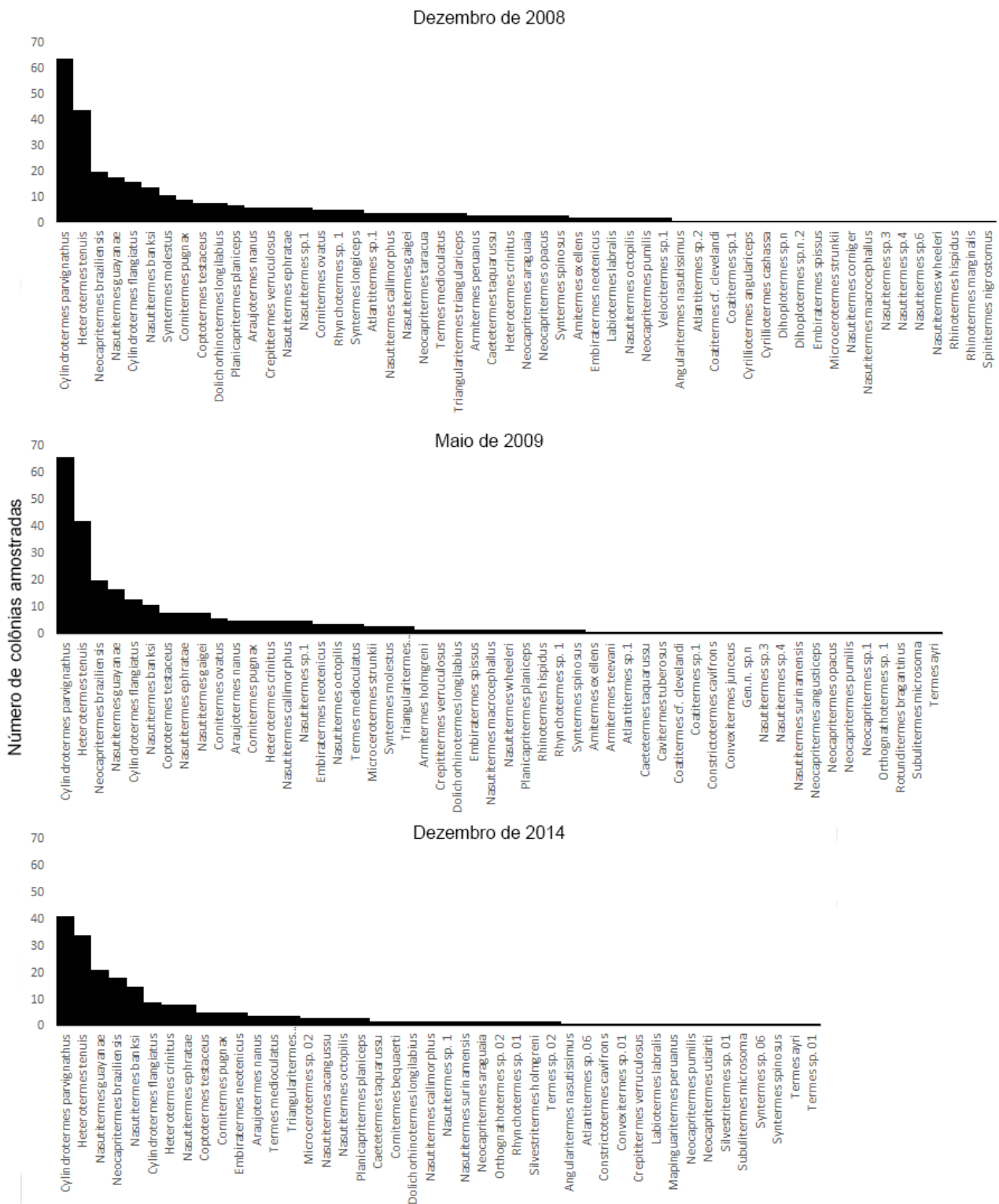
um eixo único via NMDS e as variáveis ambientais, sendo estas a proporção de argila no solo, composição vegetal, representada por árvores vivas, palmeiras e lianas reduzidas a um eixo único via NMDS e inclinação do terreno. Linhas de tendência apenas para os resultados estatisticamente significativos.

**Tabela 3:** Valores para as regressões múltiplas das assembleias de cupins dos anos de 2008, 2009 e 2014 contra as variáveis preditoras. Em negrito, os valores considerados significativos ( $p < 0.5$ ).

|             | <b>Argila (p)</b> | <b>Composição Vegetal (p)</b> | <b>Inclinação (p)</b> | <b>R<sup>2</sup> ajustado</b> | <b>p global</b>  |
|-------------|-------------------|-------------------------------|-----------------------|-------------------------------|------------------|
| <b>2008</b> | <b>&lt;0.001</b>  | 0.133                         | 0.092                 | 0.51                          | <b>&lt;0.001</b> |
| <b>2009</b> | 0.244             | 0.138                         | 0.161                 | 0.39                          | <b>0.001</b>     |
| <b>2014</b> | 0.877             | <b>0.014</b>                  | 0.973                 | 0.34                          | <b>0.003</b>     |

#### 4.3. Análise de variação temporal da assembleia de térmitas com exclusão de Apicotermatinae

As abundâncias das espécies em todos os períodos podem ser visualizada na Figura 10. Considerando todos os períodos, *Cylindrotermes parvignathus*, *H. tenuis*, *Neocapritermes braziliensis*, *Nasutitermes guayanae*, *Cylindrotermes flangiatus* e *N. banksi* foram as mais abundantes. A flutuação populacional das 10 espécies mais abundantes encontradas em cada período pode ser vista na Figura 11. Como houve pouca alteração nas abundâncias relativas entre os diferentes períodos, elas compartilham um número alto das espécies mais abundantes, e, por esse motivo, apenas 14 espécies estão no gráfico. Apenas *Nasutitermes gaigei*, *Syntermes molestus* e *Cornitermes ovatus* estiveram ausentes em 2014.



**Figura 10:** Número de colônias de térmitas amostradas de cada espécie coletadas na Reserva Ducke em dezembro de 2008, maio de 2009 e dezembro de 2014.

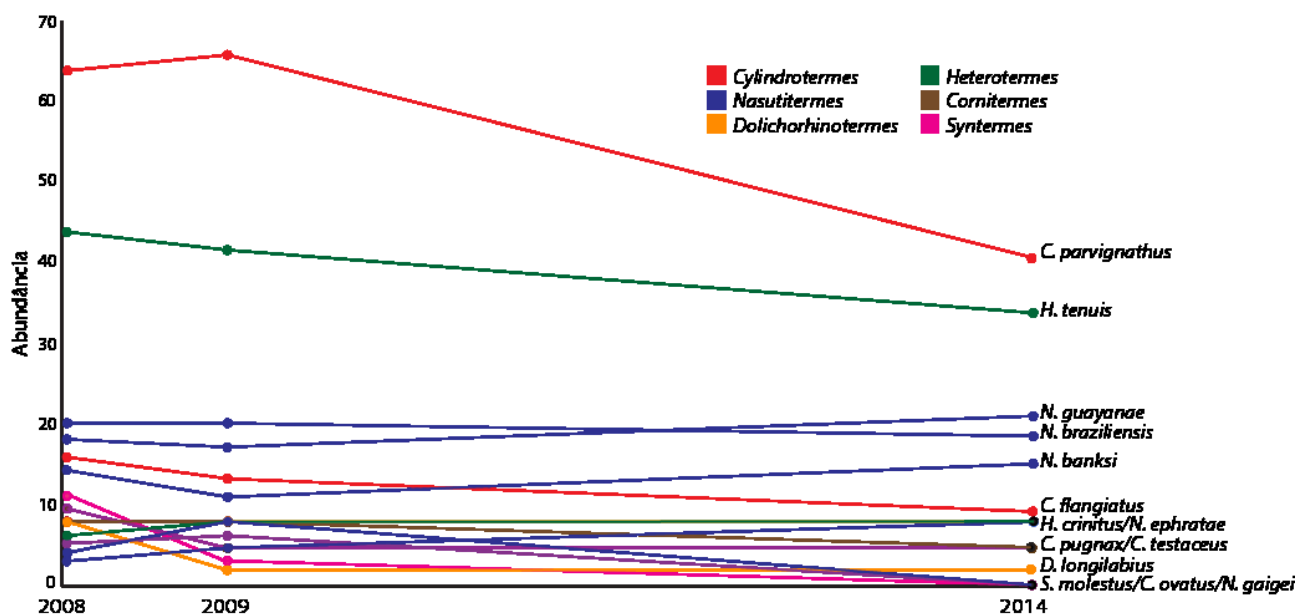
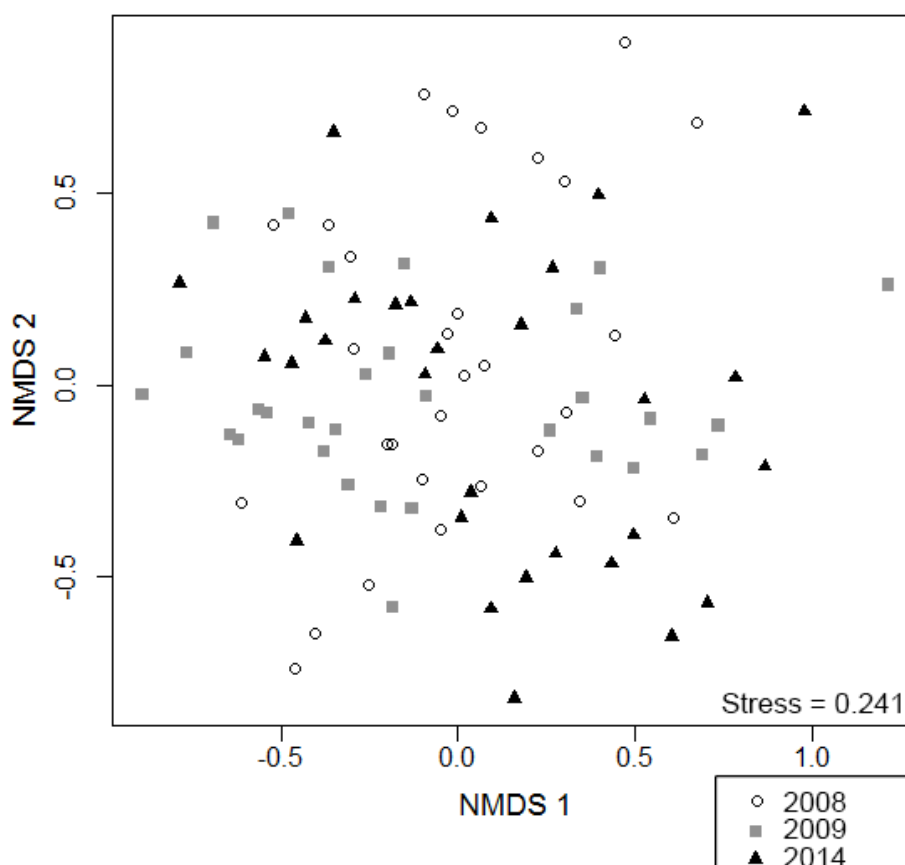


Figura 11: Flutuação populacional das espécies mais abundantes, considerando todos os três períodos amostrados.

Quando as três assembleias são reduzidas a dois eixos por meio da técnica de NMDS e visualizadas no mesmo espaço, não há separação entre elas. Um teste de MANOVA foi feito para testar estatisticamente se estas assembleias podem ser consideradas distintas ou não. As diferenças entre as assembleias não foram significativas ( $p = 0.31$ ), atestando que as diferenças não foram significativas e respaldando a similaridade entre as assembleias visualmente mostrada na Figura 12.



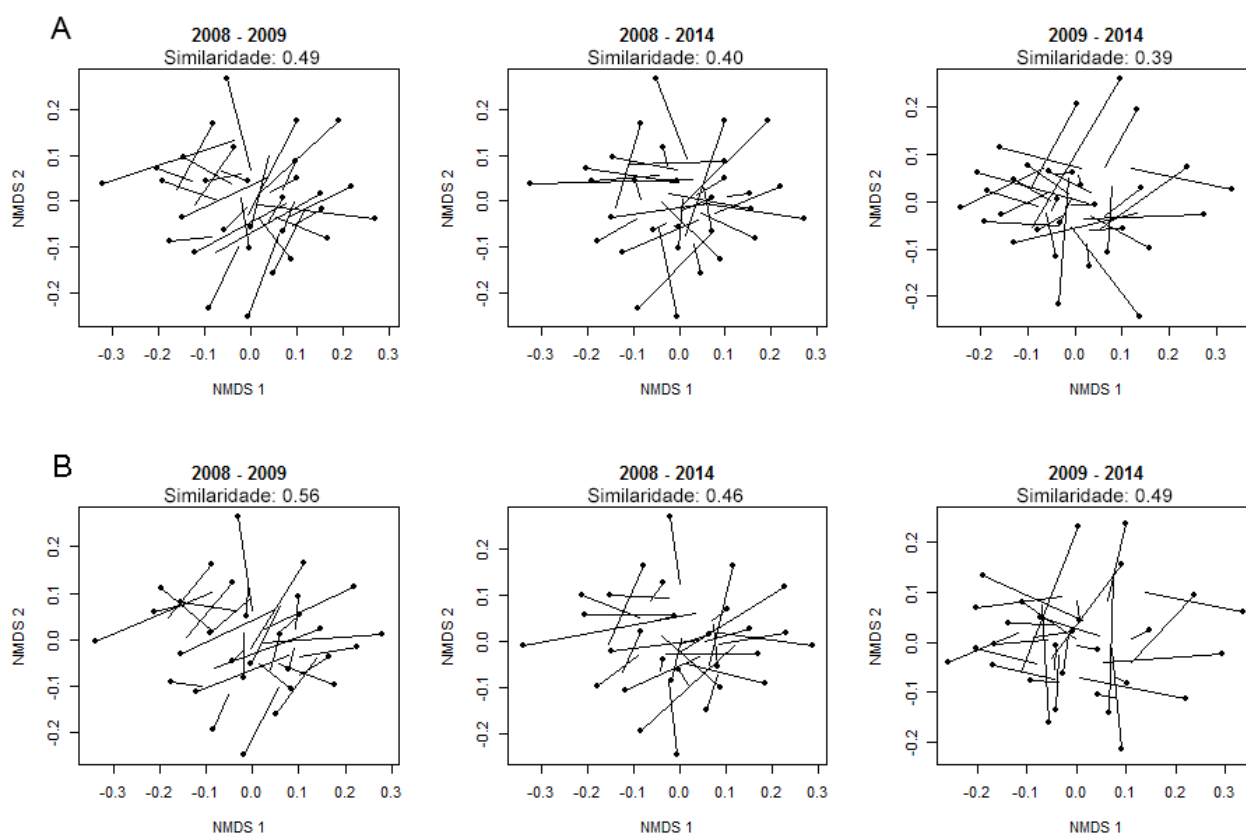
**Figura 12:** Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) baseado nas assembleias de térmitas coletadas na Reserva Ducke em 2008, 2009 e 2014, com exclusão de Apicotermatinae. As assembleias foram reduzidas a duas dimensões e visualizadas no mesmo espaço.

As assembleias de períodos diferentes tiveram suas dissimilaridades calculadas utilizando o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis. Um modelo de regressão múltipla entre estas dissimilaridades e a proporção de argila no solo, composição vegetal e inclinação do terreno indica que a taxa de variação nas composições de espécies das parcelas entre anos diferentes não está relacionada com as variáveis ambientais (Tabela 4).

**Tabela 4:** Resultados dos modelos de regressões múltiplas utilizando como variável dependente os valores de dissimilaridade (Índice de Bray-Curtis) da composição taxonômica de térmitas entre cada parcela amostrada em dois períodos diferentes, usando como variáveis independentes a proporção de argila no solo, composição vegetal e inclinação do terreno.

|                  | Argila (p) | Composição Vegetal (p) | Inclinação (p) | R <sup>2</sup><br>ajustado | p<br>global |
|------------------|------------|------------------------|----------------|----------------------------|-------------|
| <b>2008-2009</b> | 0.384      | 0.367                  | 0.551          | -0,07                      | 0.808       |
| <b>2008-2014</b> | 0.995      | 0.799                  | 0.713          | -0,1                       | 0.954       |
| <b>2009-2014</b> | 0.390      | 0.642                  | 0.793          | -0,08                      | 0.817       |

Apesar de seis anos de diferença, a análise de Procrustes utilizando as assembleias reduzidas a dois eixos demonstrou que as assembleias coletadas em 2009 (período chuvoso), em 2009 (período menos chuvoso) e em 2014 (período chuvoso) estão correlacionadas (significância  $p < 0.05$ ). A similaridade entre as comunidades de estações diferentes (2008 e 2009) foi de 0.49 e a de seis anos de diferença (2008-2014) foi de 0.40. No entanto, mesmo as comunidades coletadas em estações diferentes (chuvosa e seca) e espaçadas no tempo (2009 e 2014) tiveram graus de congruência similares 0.39 (Fig. 13.A). A mesma análise foi feita com o subconjunto de espécies xilófagas da assembleia de térmitas. Para esse subconjunto, as ordenações mantiveram 73%, 80% e 81% da informação dos dados originais para os anos de 2008, 2009 e 2014. A similaridade foi maior do que a registrada para a assembleia total de térmitas, com 0.56 de similaridade para as assembleias coletadas em estações diferentes (chuvosa e menos chuvosa), 0.46 para as assembleias coletadas com seis anos de diferença (2008 e 2014) e de 0.49 para as assembleias coletadas após seis anos de diferença (2009 e 2014) (Fig. 13 B).



**Figura 13:** Análise de Procrustes das assembleias de térmitas coletadas em diferentes períodos, sendo (A) assembleia total e (B) apenas com as espécies xilófagas. Todos os resultados foram estatisticamente significativos ( $p < 0.05$ ). Neste gráfico foram plotadas as parcelas nos dois períodos distintos, depois do ajuste feito pelo método de Procrustes. Os círculos pretos indicam as parcelas no primeiro período de coleta e, no outro extremo, a mesma parcela no segundo período. A distância entre elas indica o quanto esta parcela variou em relação à composição de espécies.

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1 Correlações com variáveis ambientais

#### 5.1.1. Assembleia de térmitas coletada em 2014

Quando comparada a composição taxonômica da assembleia total de térmitas, que respondeu à composição vegetal, a assembleia de espécies xilófagas respondeu tanto para a altura da serapilheira quanto para composição vegetal. Diversos trabalhos (deSouza, 1994; Eggleton et al. 1995, 1996; Donovan et. al, 2007; Dibog et al.1999; Carrijo et. al, 2009; Paula et al. 2015) demonstram que a proporção dos grupos tróficos dentro de uma assembleia se altera em relação a um gradiente de modificação ambiental, e, dessa forma, serve como uma ferramenta extra para monitorar as mudanças temporais deste táxon, podendo indicar uma possível alteração ambiental. Esta análise foi possível somente com a assembleia de 2014 devido à morfotipagem mais detalhada para Apicotermitinae. Para o futuro, é necessário fazer a mesma morfotipagem com as assembleias dos anos de 2008 e 2009, para verificar como esta proporção se mantém temporalmente.

Os estudos de monitoramento ambiental devem levar em consideração não apenas a mudança na composição taxonômica das espécies, pois a perda da diversidade funcional pode ser mais acentuada do que a diminuição da riqueza de espécies em áreas modificadas (Flynn, 2009), resultando em perda no funcionamento do ecossistema (Hooper et. al, 2005). Esta perda pode ser especialmente grave quando se trata dos cupins, visto a grande variedade de serviços ecológicos que este grupo presta, como decomposição da matéria orgânica, bioturbação e formação de solos, aumento da disponibilidade de nutrientes e incremento na heterogeneidade ambiental, entre outros (deSouza & Canello, 2011; Jouquet et al., 2011). Estudos que comparam a termitofauna de locais com diferentes estágios de degradação mostram que tanto a composição taxonômica quanto a composição baseada em grupos tróficos variam de acordo com o grau de perturbação e/ou fragmentação da área (deSouza, 1994; Eggleton et al. 1995, 1996; Donovan et. al, 2007; Dibog et al.1999; Carrijo et. al, 2009; Paula et al. 2015). Este impacto desigual entre grupos funcionais é observado em vários grupos de animais, como mamíferos (Purvis et. al, 2010) aves (Jiguet et. al, 2007), peixes (Kennen et. al, 20120; Sirot et. al, 2015) e abelhas (Williams et. al, 2010). O biomonitoramento é uma atividade complexa, pois é difícil distinguir flutuações naturais daquelas causadas por fatores humanos (Magurran *et al.* 2010). Dessa forma, diferentes abordagens na comparação de uma série temporal é válida, pois ainda não se sabe se diferentes técnicas de se medir a similaridade entre assembleias em períodos diferentes geram resultados similares, e nem se táxons diferentes variam de forma similar temporalmente (Magurran et al., 2010). Impactos antrópicos podem não resultar em mudanças na riqueza e abundância de



espécies (diversidade alfa), sendo necessário levar em conta a composição de espécies (diversidade beta) (Dornelas et al., 2014). Mesmo que a diversidade alfa de um local permaneça semelhante em períodos diferentes, uma substituição de espécies com propriedades diferentes pode alterar de tal forma o seu meio que geram “ecossistemas novos”, com espécies e abundâncias relativas que não ocorriam anteriormente (Hobbs et al., 2006), justificando a utilização tanto da composição taxonômica quanto medidas de traços funcionais na análise de uma série temporal.

#### 5.1.2. Assembleias de 2008, 2009 e 2014 (com exclusão de Apicotermatinae)

As assembleias dos três períodos tiveram respostas diferentes às variáveis ambientais. Houve correlação da composição taxonômica total da assembleia de 2008 com a proporção de argila no solo. Nenhuma variável esteve correlacionada com a composição dos térmitas em 2009. Porém, houve correlação da assembleia de 2014 com a composição vegetal. Sabe-se que as variáveis utilizadas podem influenciar na distribuição dos térmitas. Os térmitas preferem construir ninhos e trilhas de forrageamento com argila (Sarcinelli et al., 2013), embora o forrageamento em terrenos arenosos seja mais eficiente (Cornelius & Osbrink, 2010), o que sugere um *trade-off* entre construção de estruturas termitogênicas e forrageamento para algumas espécies (Pequeno et. al, 2015). A declividade do terreno pode influenciar os cupins que fazem ninhos epígeos (Davies et al., 2014), mas talvez este efeito, se existente na área de estudo, pode não ter sido captado com a análise que usamos usando a assembleia inteira. A composição vegetal é importante, visto que a madeira é um dos principais recursos para os térmitas xilófagos, e este grupo pode responder positivamente ao aumento da mortandade de árvores (Davies, 2002; Davies et al., 2003), assim como o número de palmeiras influencia na composição de espécies de térmitas, talvez por alterarem a química do solo (Davies et al., 2003). Dambros (2016), com os dados das assembleias de 2008 e 2009, analisou e discutiu sobre o impacto dessas variáveis e outras na distribuição espacial dos térmitas, com destaque para a utilização da composição de formigas como variável preditora. Excluindo os Apicotermatinae, a variável que mais influenciou na composição dos térmitas em 2008 e 2009 foi a quantidade de fósforo no solo, variável indisponível para o ano de 2014. A abundância de formigas predadoras foi a preditora mais forte para a abundância e riqueza de térmitas, porém não teve efeito em sua composição. Talvez só seja possível encontrar um padrão para todos os anos se os nutrientes do solo forem levados em conta ou então é possível que as formigas exerçam uma regulação tão forte sobre os térmitas (regulação *top-down*) que a influência da disponibilidade de recursos e condições ambientais sejam atenuados (regulação *bottom-up*). A maioria dos estudos sobre a distribuição espacial dos térmitas (deSouza, 1994; Eggleton et al. 1995, 1996; Donovan et. al, 2007; Dibog et al.1999; Carrijo et. al, 2009; Paula et al. 2015) averigua sua correlação com variáveis de solo e vegetação, porém talvez para a Amazônia Central as formigas tem um poder maior de regulação dos

térmitas, e essa é uma questão que deve ser melhor investigada.

## **5.2 Variação temporal das assembleias de 2008, 2009 e 2014 (com exclusão de Apicotermatinae)**

Nós mostramos que os graus de similaridade entre as assembleias foram semelhantes. A similaridade variou de 39% a 49%, entre assembleias separadas por estações diferentes (chuvosa e menos chuvosa), para as separadas por seis anos mas pertencentes a mesma estação (chuvosa), e para assembleias pertencentes a estações diferentes e espaçadas no tempo. Quando verificada a congruência das assembleias de cupins xilófagos, onde está agrupada a maioria das espécies mais abundantes, verificamos que as congruências são maiores do que as encontradas para as assembleias inteiras. Quando analisada a variação temporal na composição de espécies das parcelas isoladamente, não há um padrão na taxa de variação entre elas, pois variaram de forma desigual entre os períodos. Da mesma forma, a taxa de variação da composição taxonômica não está correlacionada com as variáveis ambientais. Isto talvez seja um reflexo da falta de uma associação forte das assembleias dos térmitas com as variáveis ambientais usadas neste estudo, visto que os fatores locais estão relacionados com o nível de substituição de espécies (Werner et. al, 2007; Oliveira, 2013a). O gráfico de flutuação populacional das espécies mais abundantes mostra que esta parte da assembleia manteve um bom grau de estabilidade, demonstrado pelas linhas formarem um padrão horizontal, com pouca variação em suas abundâncias, com apenas três presentes em apenas um dos períodos (*C. ovatus*, *H. crinitus* e *N. gaigei*). Uma assembleia pode ser separada em dois componentes diferentes. As espécies-núcleo, que são frequentes e abundantes e as espécies ocasionais, que aparecem de maneira infrequente, com baixa abundância, sendo que elas podem ser analisadas separadamente (Magurran & Henderson, 2010). Se, de fato, os térmitas mantiverem esta estabilidade temporal na abundância das suas espécies-núcleo, as espécies mais abundantes e frequentes, isto torna o grupo um bom candidato a bioindicador, especialmente se a modificação na área causar um incremento na abundância relativa dos térmitas geófagos, como já foi observado na Amazônia Central (Ackerman et al., 2009), visto que todas as espécies mais abundantes encontradas nas coletas na Reserva Ducke foram de espécies xilófagas (qual porcentagem?).

Apesar de diferentes abordagens já terem sido utilizadas na investigação da variação temporal na assembleia de cupins, como a mudança na taxa de forrageamento ao longo do ano (Nash et al., 1998, Araújo et al., 2015) e a distribuição anual de alados (Martius et al., 1996, Bourguignon et al., 2010), não há informações disponíveis na literatura sobre a variação temporal de uma assembleia de cupins em ambientes não alterados. Isto é verdade para a maioria dos grupos de organismos, especialmente para invertebrados terrestres. Porém, existe um número considerável de estudos temporais em comunidades que estão em mutação, como sucessões ecológicas, estudos de flutuações

naturais em comunidades maduras são escassos (Magurran et al., 2010), o que dificulta o entendimento dos mecanismos que as faz variar.

Oliveira (2013a) estudou a variação temporal da assembleia de formigas no mesmo local de nosso estudo, um grupo com um histórico muito maior de uso como bioindicadores (Agosti et al., 2000). As formigas tiveram padrões inversos aos que nós encontramos com os térmitas neste trabalho, ou seja, em duas coletas espaçadas por seis anos de diferença (2006 e 2012) as assembleias de formigas mantiveram a mesma resposta para a proporção de argila, a inclinação do terreno e o volume da serapilheira. Ainda, houve clara separação entre as assembleias de formigas, mostrando alta dissimilaridade entre elas. Ainda na Reserva Ducke, Oliveira (2013a), verificou que a proporção de variação na composição das assembleias de formigas também foi influenciada por fatores topográficos. Também houve uma flutuação populacional muito grande entre as espécies de formigas que foram mais abundantes em um período em relação ao outro. Maron et. al. (2005) analisou a variação temporal da assembleia de aves na Austrália em dois períodos de dois anos espaçados por seis anos e observou uma grande variação de riqueza e abundância. Os autores alertam que a maioria dos estudos de variação temporal dura de alguns meses a apenas um ano, e que essas “fotografias” de um período curto podem levar a extrapolações errôneas e más decisões de manejo, visto que para entender as variações estocásticas naturais das populações de uma assembleia são necessárias múltiplas coletas espaçadas no tempo em uma determinada localidade. (Buckland et al., 2012). Kwok et. al (2016), estudando a variação temporal de seis táxons de invertebrados durante seis anos, também na Austrália, verificou que a flutuação nas populações desses grupos é mais imprevisível do que para os vertebrados. Os autores também ressaltam a importância de estudos temporais no entendimento da ecologia dos invertebrados, ressaltando que para muitos grupos estudos do tipo são inexistentes. Isto fica evidente no trabalho de Dornelas et. al (2014), que analisou 100 séries temporais de vários táxons em várias localidades do globo, que estão disponíveis na literatura ou em banco de dados de biodiversidade. Apesar do critério de seleção para inclusão da análise ter sido de coletas efetuadas em três anos e de forma padronizada, mas não necessariamente em anos consecutivos, apenas quatro táxons de invertebrados terrestres foram inclusos no estudo dos autores previamente citados, sendo eles borboletas, mariposas, libélulas e caracóis.

## **6. CONCLUSÃO**

Futuros estudos de monitoramento ambiental devem levar em consideração tanto a mudança na composição taxonômica das espécies quanto na diversidade funcional dos térmitas. A perda da diversidade funcional pode ser mais acentuada do que a diminuição da riqueza de espécies em áreas modificadas.

Apesar da correlação da composição taxonômica de cupins com a proporção de argila no solo em um período e com a composição vegetal em outro, nenhuma das variáveis utilizadas no estudo manteve uma correlação consistente com as assembleias de 2008, 2009 e 2014 (sem Apicotermatinae). Isto ressalta a importância de análises utilizando coletas de períodos diversos, pois os três períodos utilizados neste trabalho, se fossem analisados separadamente, resultaria em conclusões diferentes.

Excluindo Apicotermatinae, houve similaridade entre as assembleias de térmitas amostradas em 2008, 2009 e 2014. Em adição, a predominância das espécies xilófagas como as mais abundantes na assembleia permaneceu constante, assim como a abundância relativa dessas espécies permaneceu semelhante. Sendo assim, em futuros monitoramentos, as possíveis alterações do ambiente poderão ser detectadas, porque tanto os parâmetros da comunidade (riqueza de espécies, abundância relativa, composição e distribuição de espécies e guildas), como a consistência taxonômica de térmitas poderão ser alterados. Esses fatores tornam os térmitas um bom bioindicador ecológico para avaliar o grau de estabilidade do ambiente e contribuir para o monitoramento da área.

## 7. REFERÊNCIAS

- Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E. & Schultz, T.R. 2000. *Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, 280 pp, 10.1148/radiol.2332031110.
- Aguiar, N.O.; Gualberto, T.L.; Franklin, E. (2006). A medium-spatial scale distribution pattern of Pseudoscorpionida (Arachnida) in gradient of topography (altitude and inclination), soil factors, litter in a central Amazonia forest reserve, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66(3): 791-802.
- Allaby, M. 1999. *A Dictionary of Zoology*, 597 pp. Oxford University Press, New York.
- Baccaro, F.B.; Souza, J. L. P.; Franklin, E.; Landeiro, V. L.; Magnusson, W.E. 2012. Limited effects of dominant ants on assemblage species richness in three Amazon forests. *Ecological Entomology*, 37(1): 1-12.
- Bandeira, A.G. 1985. Cupinzeiros como fonte de nutrientes em solos pobres da Amazônia. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoológica*, 2 (1), 39-48.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 2006. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, 738 pp, 10.1007/s13398-014-0173-7.2.
- Bourguignon, T., Lepage, M. & Roisin, Y. 2009. Insights into the termite assemblage of a neotropical rainforest from the spatio-temporal distribution of flying alates. *Insect Conservation and Diversity*, 2, 153–162, 10.1111/j.1752-4598.2009.00055.x.
- Brown, K.S., 1991. Conservation of neotropical environments: insects as indicators. In: Collins, N.M., Thomas, J.A. (Eds.), *The Conservation of Insects and their Habitats*. Academic Press, London, pp. 349 - 404

- Carrijo, T.F.; Brandão, D.; Oliveira, D.E.; Costa, D.A. & Santos, T. 2009. Effects of pasture implantation on the termite (Isoptera) fauna in the Central Brazilian Savanna (Cerrado). *Journal of Insect Conservation*, 13:575-581. DOI 10.1007/s10841-008-9205-y
- Castilho, C. V., Magnusson, W. E., Araujo, R. N. O. Luizão, R. C. C. Luizão F. J, Lima, A. P. Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree life biomass in a central Amazonian forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology Management*. 234: 85–96.
- Chauvel, A., Lucas, Y. & Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, **43**, 234–241, 10.1007/BF01945546.
- Contantino, R. 2014. Manual de Coleta e Identificação de Cupins. ([http://www.termitologia.unb.br/index.php?option=com\\_content&view=article&id=7&Itemid=13](http://www.termitologia.unb.br/index.php?option=com_content&view=article&id=7&Itemid=13)) Accessed on 27/02/16
- Cornelius, M.L. & Osbrink, W.L.A. 2008. Effect of bait supplements on the feeding and tunneling behavior of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, **51**, 497–511, 10.1603/EC09250.
- Costa, F.R.C. & Magnusson, W.E. 2010. The Need for Large-Scale, Integrated Studies of Biodiversity - the Experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação*, **08**, 3–12, 10.4322/natcon.00801001.
- Costa, D. A.; Carvalho, R. A.; Lima-filho, G. F. E Brandão, D. 2009. Inquilines and Invertebrate Fauna Associated With Termite Nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. *Sociobiology* 53 (2), 443-453
- Dambros, C. S. 2010. Efeito do ambiente na composição de espécies de térmitas (Isoptera) e efeito da suficiência amostral em uma floresta primária de terra-firme na Amazônia central. Dissertação de Mestrado/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 36 pp.
- Dambros, C.S., Moraes, J.W., Vasconcellos, A., Souza, J.L.P., Franklin, E. & Gotelli, N.J. 2016. Association of Ant Predators and Edaphic Conditions with Termite Diversity in an Amazonian Rain Forest. *Biotropica*, **0**, 1–9, 10.1111/btp.12270.
- Davies, R.G. 2002. Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. *Oecologia*, **133**, 233–242, 10.1007/s00442-002-1011-8.
- Davies, A.B., Levick, S.R., Asner, G.P., Robertson, M.P., van Rensburg, B.J. & Parr, C.L. 2014. Spatial variability and abiotic determinants of termite mounds throughout a savanna catchment. *Ecography*, **37**, 852–862, 10.1111/ecog.00532.
- Davies, R.G., Hernández, L.M., Eggleton, P., Didham, R.K., Fagan, L.L. & Winchester, N.N. 2003. Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 509–524, 10.1017/S0266467403003560.
- Delabie, J. H. C. 1995. Inquilinismo simultâneo de duas espécies de *Centromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) em cupinzeiros de *Syntermes* sp. (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 39: 605-609.
- de Paula, R.C., de Moraes Lima Silveira, R., da Rocha, M.M. & Izzo, T.J. 2015. The restoration of termite diversity in different reforested forests. *Agroforestry Systems*, 10.1007/s10457-015-9862-2.
- deSouza, O.F.F. & Brown, V.K. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology*, **10**, 197, 10.1017/S0266467400007847.

- DeSouza, O & Cancellato. 2010. Termites and ecosystem function. In: Del Claro, K et al. (eds). *Encyclopedia of Life Support Systems*. Unesco.
- Dibog, L., Eggleton, P., Norgrove, L., Bignell, D.E. & Hauser, S. (1999) Impacts of canopy cover on soil termite assemblages in an agrisilvicultural system in southern Cameroon. *Bulletin of Entomological Research*, **89**, 125-132.
- Donovan, S.E., Eggleton, P. & Bignell, D.E. 2001. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecological Entomology*, **26**, 356–366, 10.1046/j.1365-2311.2001.00342.x.
- Donovan, S.E. 2007. The spatial pattern of soil-dwelling termites in primary and logged forest in Sabah, Malaysia. 1–10.
- Eggleton, P., Bignell, D., Sands, W.A., Mawdsley, N., Lawton, J.H., Wood, T.G. & Bignell, N.. 1996. The Diversity, Abundance and Biomass of Termites under Differing Levels of Disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, Southern Cameroon. *Philosophical transactions of the royal society B*, **351**, 51–68.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M. & DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, **12**, 22–33, 10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x.
- Fontes, L. R. O. 1983. Cupins neotropicais da subfamília Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae): Morfologia do soldado e das mandíbulas do alado e operário, anatomia do tubo digestivo do operário e filogenia dos gêneros. Tese de doutorado / Universidade de São Paulo. 150 pp.
- Franklin, E., De Moraes, J., Landeiro, V.L., De Souza, J.L.P., Pequeno, P.A.C.L., Magnusson, W.E., De Moraes, J.W. 2013. Geographic position of sample grid and removal of uncommon species affect multivariate analyses of diverse assemblages: The case of oribatid mites (Acari: Oribatida). *Ecological Indicators*, 34:172-180.
- Franklin, J. 2009. *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. 1st ed. New York: Cambridge University Press, 340 pp.
- Hilty, J. & Merenlender, A. 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological conservation*, **92**, 185–197
- Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Cramer, V.A., Epstein, P.R., Ewel, J.J., et al. 2006. Novel ecosystems : theoretical and management aspects of the new ecological world order. 1–7, 10.1111/j.1466-822x.2006.00212.x.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, A., Hector, P., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3–35, 10.1890/04-0922.
- Hopkins, M.J.G. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Rodriguésia*, **56**, 9–25, 10.1016/0011-2240(81)90101-2.
- Jackson, D.A. 1995. Protest - A Procrustean Randomization Test of Community Environment Concordance. *Ecoscience*, **2**, 297–303, citeulike-article-id:9258086.
- Jiguet, F., Gadot, A.S., Julliard, R., Newson, S.E. & Couvet, D. 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology*, **13**, 1672–1684, 10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x.

- Jones, D.T. & Eggleton, P. 2000. Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 191–203 Available at: ISI:000086194600017.
- Jouquet, P., Traoré, S., Choosai, C., Hartmann, C. & Bignell, D. 2011. Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *European Journal of Soil Biology*, **47**, 215–222, 10.1016/j.ejsobi.2011.05.005.
- Kennen, J.G., Sullivan, D.J., May, J.T., Bell, A.H., Beaulieu, K.M. & Rice, D.E. 2012. Temporal changes in aquatic-invertebrate and fish assemblages in streams of the north-central and northeastern US. *Ecological Indicators*, **18**, 312–329, 10.1016/j.ecolind.2011.11.022.
- Kremen, C., Colwell, R.K., Erwin, T.L., Murphy, D.D., Noss, R.F. & Sanjayan, M.A. 1993. Terrestrial Arthropod Assemblages - Their Use in Conservation Planning. *Conservation Biology*, **7**, 796–808, 10.1046/j.1523-1739.1993.740796.x.
- Kwok, A.B.C., Wardle, G.M., Greenville, A.C. & Dickman, C.R. 2016. Long-term patterns of invertebrate abundance and relationships to environmental factors in arid Australia. *Austral Ecology*, n/a – n/a, 10.1111/aec.12334.
- Landeiro, V.L., Bini, L.M., Melo, A.S., Pes, A.M.O., Magnusson, W.E. 2012. The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology*, 57:1554–1564.
- Lima, J.T.; Costa-Leonardo, A.M. 2007. Recursos alimentares explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera). *Biota Neotropica*, 7(2) 243-250.
- Lisboa, F.J.G., Peres-Neto, P.R., Chaer, G.M., Jesus, E. da C., Mitchell, R.J., Luis, R., Chapman, S.J. & Berbara, L. 2014. Much beyond Mantel : Bringing Procrustes Association Metric to the Plant and Soil Ecologist ' s Toolbox. **9**, *Plos One*, 1–9, 10.1371/journal.pone.0101238.
- Lobry de bruyn, L. A., & Conacher, A. J. 1990. The role of termites and ants in soil modification: a review. *Australian Journal of Soil Research*, 28, 55-93.
- Magnusson, W.E., Lima, A.P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F.R.C., Castilho, C.V. de & Kinupp, V.F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, **5**, 21–26, 10.1590/S1676-06032005000300002.
- Maron, M., Lill, A., Watson, D.M. & Mac Nally, R. 2005. Temporal variation in bird assemblages: How representative is a one-year snapshot? *Austral Ecology*, **30**, 383–394, 10.1111/j.1442-9993.2005.01480.x.
- Marques-Filho, A.O.; Ribeiro, M.N.G.; Santos, H.M.; Ssantos, J.M. 1981. Estudos climatológicos da reserva florestal Ducke – Manaus- AM. *Acta Amazonica* 11(4): 759-768.
- Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J.M., Elston, D.A., Scott, E.M., Smith, R.I., Somerfield, P.J. & Watt, A.D. 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. **25**, 574–582, 10.1016/j.tree.2010.06.016.
- McGeoch, M. A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews*, **73**, 181–201, 10.1017/S000632319700515X.
- Miura, T., Maekawa, K., Kitade, O., Abe, T. & Matsumoto, T. 1998. Phylogenetic relationships among subfamilies in higher termites (Isoptera: Termitidae) based on mitochondrial COII gene sequences. *Annals of the Entomological Society of America*, **91**, 515–523
- Moraes, J. 2010. Diversidade de ácaros edáficos (Acari: Oribatida) e redução do esforço amostral

- no gradiente ecológico de 10 mil ha de floresta de terra-firme da Reserva Ducke, MANAUS, AM, BRASIL. Dissertação de Mestrado, INPA/ Universidade do Amazonas, 83 pp.
- Moraes, J., Franklin, E., Morais, J.W., Souza, J.L.P. 2011. Species diversity of edaphic mites (Acari: Oribatida) and effects of topography, soil properties and litter gradients on their qualitative and quantitative composition in 64 km<sup>2</sup> of forest in Amazonia. *Experimental & Applied Acarology*, v. 55, p. 39-63.
- Nash, M.S., Anderson, J.P. & Whitford, W.G. 1999. Spatial and temporal variability in relative abundance and foraging behavior of subterranean termites in desertified and relatively intact Chihuahuan Desert ecosystems. *Applied Soil Ecology*, **12**, 149–157, 10.1016/S0929-1393(98)00164-4.
- Ohkuma, M., Yuzawa, H., Amornsak, W., Sornnuwat, Y., Takematsu, Y., Yamada, A., Vongkaluang, C., et al. 2004. Molecular phylogeny of Asian termites (Isoptera) of the families Termitidae and Rhinotermitidae based on mitochondrial COII sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31**, 701–710, 10.1016/j.ympev.2003.09.009.
- Oliveira, A.H.C. 2013a. Padrões temporais de diversidade: dinâmica de assembleias de formigas de liteira (Hymenoptera: Formicidae) em 25 km<sup>2</sup> de floresta Amazônica. Dissertação de Mestrado/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 44 pp.
- Oliveira, P.Y.; Souza, J.L.P.; Baccaro, F.B.; Franklin, E. 2009. Ant species distribution along a topographic gradient in a terra-firme forest in Central Amazon. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44(8): 852–860.
- Oliveira, F. G. L. 2013b. Influência de fatores abióticos sobre a distribuição de colêmbolos (Collembola: Entomobryomorpha) epiedáficos e redução do esforço amostral em floresta ombrófila densa de terra-firme na Amazônia central, Brasil. Dissertação de Mestrado/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia 53pp.
- Pequeno, P.A.C.L., Franklin, E., Venticinque, E.M. & Acioli, A.N.S. 2015. Linking functional trade-offs, population limitation and size structure: Termites under soil heterogeneity. *Basic and Applied Ecology*, **16**, 365–374, 10.1016/j.baae.2015.03.001.
- Peres-Neto, P.R. & Jackson, D.A. 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia*, **129**, 169–178, 10.1007/s004420100720.
- Prestwich, G.D. 1984. Defense Mechanisms of Termites. *Annual Review of Entomology*, **29**, 201–232.
- Purvis, A., Gittleman, J.L., Cowlshaw, G. & Mace, G.M. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, **267**, 1947–1952, 10.1098/rspb.2000.1234.
- Rocha, M.M. & Cancellato, E.M. 2007. Estudo Taxonômico De *Cylindrotermes* Holmgren (Isoptera, Termitidae Termitinae). *Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, **47**, 137–152.
- Rocha, M., Contantini, J. P. 2015. Internal ornamentation of the first proctodeal segment of the digestive tube of Syntermitinae (Isoptera, Termitidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, **62**, 29 - 44.
- Samways, M., McGeoch, M. & New, T. 2009. *Insect conservation: a handbook of approaches and methods*. 1st ed. New York: Oxford University Press, 457 pp.
- Santos, P.P., Vasconcellos, A., Jahyny, B., Delabie, J.H.C.(2010) Ant fauna (Hymenoptera, Formicidae) associated to arboreal nests of *Nasutitermes* spp. (Isoptera, Termitidae) in a cacao



- plantation in southeastern Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **54**(3), 450–454.
- Sarcinelli, T.S., Schaefer, C.E.G.R., Fernandes Filho, E.I., Mafia, R.G. & Neri, A.V. 2013. Soil modification by termites in a sandy-soil vegetation in the Brazilian Atlantic rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **29**, 439–448.
- Sirost, C., Villéger, S., Mouillot, D., Darnaude, A.M., Ramos-Miranda, J., Flores-Hernandez, D. & Panfili, J. 2015. Combinations of biological attributes predict temporal dynamics of fish species in response to environmental changes. *Ecological Indicators*, **48**, 147–156, 10.1016/j.ecolind.2014.07.038.
- Souza, J.L.P.; Baccaro, F.B.; Landeiro, V.L.; Franklin, E.; Magnusson, W.E. 2012. Trade-offs between complementarity and redundancy in the use of different sampling techniques for ground-dwelling ant assemblages. *Applied Soil Ecology*, **56**: 63-73.
- Stork, N.E. & Eggleton, P. 1992. Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *American Journal of Alternative Agriculture*, **7**, 38, 10.1017/S0889189300004446.
- Tarli, V.D., Pequeno, P.A.C.L., Franklin, E., Morais, W. De, Souza, J.L.P., Oliveira, A.H.C. & Guilherme, D.R. 2014. Multiple Environmental Controls on Cockroach Assemblage Structure in a Tropical Rain Forest. *Biotropica*, **46**, 1–10.
- Tokuda, G., Watanabe, H., Matsumoto, T. & Noda, H. 1997. Cellulose digestion in the wood-eating higher termite, *Nasutitermes takasagoensis* (Shiraki): distribution of cellulases and properties of endo-beta-1,4-glucanase. *Zoological Science*, **14**, 83–93, 10.2108/zsj.14.83.
- Viana-junior, A.B., Souza, V.B., Reis, Y.T. & Marques\_Costa, A.P. 2014. Termite assemblages in dry tropical forests of Northeastern Brazil: Are termites bioindicators of environmental disturbances? *Sociobiology*, **61**, 324–331, 10.13102/sociobiology.v61i3.324-331.
- Werner, E.E., Yurewicz, K.L., Skelly, D.K. & Relyea, R.A. 2007. Turnover in an amphibian metacommunity: the role of local and regional factors. 1713–1725, 10.1111/j.2007.0030-1299.16039.x.
- Williams, N.M., Crone, E.E., Roulston, T.H., Minckley, R.L., Packer, L. & Potts, S.G. 2010. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*, **143**, 2280–2291, 10.1016/j.biocon.2010.03.024.

## 8. APÊNDICES

**Apêndice A.** Valores das variáveis ambientais utilizadas como variáveis independentes no estudo.

| Parcela | Profundidade de serapilheira (cm) | Inclinação do terreno (°) | Argila (%) |
|---------|-----------------------------------|---------------------------|------------|
| L3 500  | 3.7                               | 11.5                      | 62.407     |
| L3 1500 | 3.4                               | 8                         | 4.5535     |
| L3 2500 | 3.4                               | 9                         | 4.986      |
| L3 3500 | 2.1                               | 10.5                      | 4          |
| L3 4500 | 4.2                               | 9                         | 78.282     |
| L4 500  | 2.4                               | 1.5                       | 1.621      |
| L4 1500 | 4.1                               | 10                        | 3.795      |
| L4 2500 | 3.8                               | 6.5                       | 79.731     |
| L4 3500 | 3.5                               | 4                         | 77.326     |
| L4 4500 | 2.8                               | 1                         | 86.788     |
| L5 500  | 4.2                               | 3.5                       | 2.756      |
| L5 1500 | 3.8                               | 11                        | 81.314     |
| L5 2500 | 4.9                               | 9.5                       | 42.575     |
| L5 3500 | 4.2                               | 1                         | 83.297     |
| L5 4500 | 3.9                               | 4                         | 84.320     |
| L6 500  | 4.3                               | 27                        | 32.242     |
| L6 1500 | 3.8                               | 23.5                      | 11.813     |
| L6 2500 | 4.1                               | 2.5                       | 3.879      |
| L6 3500 | 4.1                               | 8.5                       | 87.255     |
| L6 4500 | 5.0                               | 14.5                      | 29.598     |
| L7 500  | 4.5                               | 13                        | 13.049     |
| L7 1500 | 4.7                               | 18                        | 56.835     |
| L7 2500 | 4.5                               | 12.5                      | 86.300     |
| L7 3500 | 4.6                               | 5                         | 72.456     |
| L7 4500 | 4.7                               | 2                         | 83.717     |
| L8 500  | 3.2                               | 5                         | 2.744      |
| L8 1500 | 3.9                               | 5                         | 2.684      |
| L8 2500 | 4.6                               | 11                        | 7.319      |
| L8 3500 | 5.3                               | 5                         | 3.853      |
| L8 4500 | 3.9                               | 2                         | 85.816     |