

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA - PPGENT

**Padrões temporais de diversidade: dinâmica de assembleias de  
formigas de liteira (Hymenoptera: Formicidae) em 25 km<sup>2</sup> de  
floresta Amazônica**

ADRIANO HENRIQUE CRUZ DE OLIVEIRA

Manaus, AM  
Junho, 2013

ADRIANO HENRIQUE CRUZ DE OLIVEIRA

**Padrões temporais de diversidade: dinâmica de assembleias de  
formigas de liteira (Hymenoptera: Formicidae) em 25 km<sup>2</sup> de  
floresta Amazônica**

Orientador: Dr. Jorge Luiz Pereira de Souza

Co-orientador: Dr. Fabricio Beggiato Baccaro

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

Manaus, AM

Junho, 2013

## **RELAÇÃO DA BANCA JULGADORA**

**Paulo Estefano D. Bobrowiec**

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

**Igor Luis Kaefer**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE RORAIMA

**Thierry Ray J. Gasnier**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE RORAIMA

O48 Oliveira, Adriano Henrique Cruz de  
Padrões temporais de diversidade : dinâmica de assembleias de formigas de liteira (Hymenoptera : Formicidae) em 25 km<sup>2</sup> de floresta amazônica / Adriano Henrique Cruz de Oliveira. --- Manaus : [s.n.], 2013.  
xi, 44 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) --- INPA, Manaus, 2013.

Orientador : Jorge Luiz Pereira de Souza

Coorientador : Fabricio Beggiano Baccaro

Área de concentração : Entomologia

1. Formigas – Amazônia. 2. Formigas – Ecologia.  
3. Formigas de liteira. 4. Gradientes ambientais. 5. Pitfall (armadilha). 6. Argila. 5. Inclinação do terreno. I. Título.

CDD 19. ed. 595.796045

**Sinopse:**

Foi estudada a composição e estrutura da assembleia de formigas coletadas em anos distintos em uma floresta tropical de terra-firme. Aspectos envolvendo a riqueza e composição das espécies, bem como a correlação entre a assembleia e o gradiente topográfico foram abordados.

**Palavras-chave:** Argila, Inclinação, Gradiente ambiental, Volume de liteira, *Pitfall*, Projetos ecológicos de longa duração.

## **AGRADECIMENTOS**

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia por permitirem meu crescimento profissional.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudo.

Ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) pela coleta e disponibilização dos dados das variáveis ambientais utilizadas neste estudo.

Ao projeto Centro de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica (CENBAM), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD) pelos recursos financeiros disponibilizados para o desenvolvimento deste trabalho.

Aos professores do PPGENT, assim como os colaboradores pela dedicação e incentivo a carreira acadêmica.

À todo o Laboratório de Sistemática e Ecologia de Invertebrados do Solo do INPA pelo suporte e auxílio nesta pesquisa. Em especial a Dra. Elizabeth Franklin Chilson, Dr. José Wellington de Moraes e Pedro Pequeno

Ao Jorge Souza pela orientação, amizade e por ser um ponto de referência quanto à agilidade e compromisso.

Ao Fabricio Baccaro por ser o primeiro a me incentivar no mundo da mirmecologia. Pelo bom humor de sempre nas conversas de laboratório e nas correções deste trabalho.

Ao Dr. Antônio Cesar Silva Lima, por ter me incentivado durante toda minha iniciação científica, meu primeiro *Pai* no mundo da ciência.

A Dra. Beatriz Ronchi-Teles por ter me acolhido na meu primeiro contato com o INPA e por incentivar a minha entrada no Mestrado.

Aos meus pais João Henrique e Undalide pelo apoio incondicional, compreensão pela minha ausência e oscilações no humor.

A minha amiga e namorada Rachel Dinelly, por sempre acreditar em mim em todos os momentos, pelas alegrias e puxões de orelha e por fazer sentido a todo meu esforço e dedicação.

Ao meu irmão João Henrique Filho, pela companhia nas corridas da vida e lanches da madrugada.

Ao meu amigo Alexandre Somavilla, por sempre estimular o meu crescimento e por representar para mim um verdadeiro exemplo de alegria e simplicidade.

Ao meu amigo Cláudio Neto, por ser fundamental na minha primeira experiência de campo na Amazônia e pela companhia e conselhos.

Aos amigos de turma, por compartilhar das mesmas aventuras: Fábio (BFF), Marília (Marilan), Willians (José), Tamires (Brasil), Michael (Guitarrista), Suzane, Maiara, Higor e Thyago.

Aos amigos de outras turmas e laboratórios, pelas conversas e companhia durante as “merendas” nos finais de expediente: Valdeana, Luciana, Lucas, Augusto, Diego, Inaura, Breno.

Aos mirmeecólogos Itanna, Marcos (Paulaires) e Camila pela ajuda e companhia no laboratório e na “chublina” do simpósio de Mirmecologia.

Aos amigos da Sociedade Salesiana de Futebol (SSF) pelos momentos de descontração e futebol arte.

Aos irmãos Silva Lopes (Aires, José, Paulo e Marcos) pela companhia e grande ajuda durante o campo por ter amenizado e agilizado de forma segura o período de coletas na Reserva Ducke.

Aos prestadores de serviço de limpeza e vigilância do INPA, em especial a Dona Maria pela lembrança constante, Dona Josi e Dona Socorro.

À todos que contribuíram para a realização deste trabalho.

## RESUMO

Um dos principais desafios da ecologia é entender a dinâmica dos organismos ao longo do tempo em sistemas naturais. No entanto, a maioria dos estudos com invertebrados de solo avaliaram a correlação da composição e riqueza com as variáveis ambientais no espaço e não ao longo do tempo. Neste estudo foram analisados a congruência da composição de espécies entre as assembleias de formigas coletadas em 2006 e 2012, ambas no período seco. Também foram investigadas se as correlações entre a riqueza e composição com algumas variáveis ambientais são estáveis entre um intervalo de seis anos. As formigas foram coletadas em 25 km<sup>2</sup> de floresta tropical de terra firme, em 30 parcelas de 250 m distribuídas a cada 1 km. Foram utilizadas armadilhas de queda (*Pitfall*) a cada 25 m, totalizando 600 sub-amostras nos dois anos de coleta. O número de espécies de formigas identificado em 2006 e 2012 foi similar, 209 e 207 respectivamente. No entanto, foi observada uma mudança significativa na composição de espécies entre os anos, com apenas 115 espécies registradas nos dois eventos de coleta. Apesar dessa mudança na composição da assembleia de formigas, as correlações com a porcentagem de argila, inclinação do terreno e volume de serapilheira se mantiveram ao longo do tempo. A heterogeneidade ambiental na Reserva Ducke, aqui representada basicamente por um gradiente topográfico, pode regular a dinâmica temporal da composição de espécies. Em locais onde as condições ambientais provavelmente não são um fator limitante para a nidificação e estabelecimento das espécies de formigas (platôs), fatores bióticos, como competição entre espécies, podem desempenhar um papel mais importante nas mudanças detectadas na composição de espécies. A estabilidade das relações entre a estrutura das assembleias de formigas e variáveis ambientais, sugere que a partir do estabelecimento de séries históricas, será possível gerar modelos capazes de explicar a distribuição das espécies ao longo do tempo e do gradiente topográfico, que devem ser levado em conta em estudos sobre distúrbios no ambiente, de espécies invasoras e sobre delimitação de áreas prioritárias para conservação.

**Palavras-chave:** Argila, Inclinação, Gradiente ambiental, Liteira, *Pitfall*, Projetos ecológicos de longa duração.

## ABSTRACT

Temporal patterns of diversity: dynamic of ground-dwelling ant assemblages  
(Hymenoptera: Formicidae) in 25 km<sup>2</sup> of Amazon forest

A major challenge in ecology is to understand the temporal dynamics of species in natural systems. However, most studies with soil invertebrates evaluate the correlation of composition and richness with environmental conditions in space, and not through time. In this study we assessed the congruence between ant species composition sampled in 2006 and 2012, during dry season. The correlations between richness and composition with some environmental variables are stable between six years were also investigated. Ants were collected in 25 km<sup>2</sup> of a tropical rainforest in 30 plots of 250 m, distributed every 1 km. Pitfall traps were installed every 25 m, totaling 600 subsamples in both years. The number of ant species identified in 2006 and 2012 was similar, 209 and 207 respectively. However, the species composition changed between years, with only 115 species recorded in the two sample events. Despite this change in ant species composition, the correlations with the clay content, slope and litter remained stable over time. Environmental heterogeneity at Ducke Reserve, basically represented by a topographic gradient, may regulate the temporal dynamics of species composition. In sites where environmental conditions are probably not a limiting factor to establishment and persistence of most ant species (plateaus), biotic factors such as competition between species, may be more relevant for the species distribution over time. The stability of the relationships between ant assemblages composition and environmental variables, suggests that historical series may be able to generate temporal and spatial models to predict ant species distribution, which should be taken into account in studies of environmental disturbances, invasive species and on delimitation of priority areas for conservation.

**Keywords:** Clay, Slope, Gradient environmental, litter, Pitfall, International Long Term Ecological Research

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	<b>x</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	<b>xi</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>2</b>
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	<b>5</b>
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>6</b>
3.1. Área de estudo .....	6
3.2. Delineamento amostral .....	7
3.3. Técnicas de coleta .....	8
3.4. Transporte, triagem e identificação .....	9
3.5. Variáveis ambientais .....	9
3.6. Análises dos dados .....	10
3.6.1. Padrões de diversidade das assembleias de formigas .....	10
3.6.2. Efeito dos gradientes ambientais .....	12
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>13</b>
4.1. Composição das assembleias de formigas .....	13
4.2. Curvas de rarefação e estimativas de riqueza .....	14
4.3. Mudanças na composição das assembleias de formigas .....	16
4.4. Respostas aos gradientes ambientais .....	19
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	<b>21</b>
5.1. Composição e estrutura das assembleias de formigas .....	21
5.2. Riqueza e esforço de coleta .....	22
5.3. Composição e distribuição de espécies ao longo do gradiente .....	24
<b>6. CONCLUSÕES</b> .....	<b>26</b>
<b>7. PERSPECTIVAS E IMPLICAÇÕES</b> .....	<b>27</b>
<b>8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>28</b>
<b>9. APÊNDICE (Lista de espécies)</b> .....	<b>37</b>

**LISTA DE TABELAS**

<b>Tabela 1.</b> Média e variação das variáveis ambientais na Reserva Ducke. ....	10
<b>Tabela 2.</b> Assembleias de formigas de liteira coletadas em 30 parcelas em 2006 e 2012 com <i>pitfall</i> na Reserva Ducke.....	14
<b>Tabela 3.</b> Relação da riqueza das assembleias de formigas de liteira amostradas com <i>pitfall</i> em função das variáveis ambientais (teor de argila, inclinação do terreno e volume de liteira) nos anos de 2006 e 2012 na Reserva Ducke. ....	19
<b>Tabela 4.</b> Proporção da variância da composição de espécies de formigas de solo coletadas com <i>pitfall</i> , explicada pelas variáveis ambientais (argila, inclinação e volume de liteira) por análises de redundância (RDA) para os anos de 2006 e 2012 na Reserva Ducke.....	19

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização da Reserva Ducke, com a cidade de Manaus ao Sul (Fonte: [www.ppbio.inpa.gov.br](http://www.ppbio.inpa.gov.br), acesso: 07 de novembro de 2011). .....6
- Figura 2.** Sistema de trilhas que cobrem uma área de 25 km<sup>2</sup>, com parcelas de 250 metros demarcadas, seguindo a curva de nível do terreno, instalada na Reserva Ducke; e ilustração de uma das parcelas com a distribuição dos pontos de coleta das sub-amostras (círculo) (modificado de Souza, 2009). .....7
- Figura 3.** Armadilha *pitfall* utilizada para a captura das formigas. A proteção acima do copo coletor evita a entrada de folhas e água da chuva, mas não atrapalha a captura das formigas. ....8
- Figura 4.** Curva de acúmulo de espécies de formigas de liteira coletadas com *pitfall* nos anos de 2006 e 2012 na Reserva Ducke. Linha pontilhada representa o intervalo de confiança (95%). ..... 15
- Figura 5.** Curva de rarefação do estimador de espécie (*Incidence-based Coverage Estimator* - ICE) e do acúmulo de espécies de formigas de liteira coletadas com *pitfall* em 2006 e 2012 na Reserva Ducke. Linha pontilhada representa o intervalo de confiança (95%). ..... 15
- Figura 6.** Número de parcelas que cada espécie de formiga foi capturada nos anos de 2006 (barras cinzas) e 2012 (linhas pretas). As espécies estão ordenadas de acordo com as 60 espécies mais comuns em 2006 (ordem decrescente). ..... 17
- Figura 7.** Ordenação usando PCoA para dados de ocorrência por parcela das espécies de formigas registradas em 2006 e 2012, nas 30 parcelas da Reserva Ducke. As linhas pontilhadas representam as respectivas distâncias em linha reta (distância euclidiana) entre as mesmas parcelas em anos diferentes. Os dois eixos explicam 21% da variância dos dados originais de composição. .... 18
- Figura 8.** Gráficos parciais da relação entre a diferença da composição de espécies de formigas entre 2006 e 2012 em função das variáveis argila ( $r^2= 0,08$ ;  $F_{1,112}= 10,75$ ;  $p\leq 0,01$ ) e Inclinação do terreno ( $r^2= 0,50$ ;  $F_{1,112}= 112,9$ ;  $p\leq 0,01$ ), nas 30 parcelas da Reserva Ducke. A linha pontilhada indica a tendência central da distribuição dos resíduos. ....20

## 1. INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são reconhecidas pela sua biodiversidade e dinamismo. Os fatores que promovem estas constantes mudanças são provenientes da ação humana (e.g. emissão de gases na atmosfera, urbanização, desmatamento) e mudanças naturais no espaço e no tempo (e.g. clareiras, sazonalidade climática, tempestades) (Losos e Leigh Jr., 2004). Um dos desafios fundamentais na ecologia é quantificar e prever as mudanças temporais na biodiversidade atribuíveis a ambas as causas, antrópicas e naturais (Dornelas *et al.*, 2012). No entanto, separar as mudanças antropogênicas de mudanças naturais nem sempre é fácil, até porque existe uma compreensão limitada de como as assembleias variam ao longo do tempo, e os processos que estão envolvidos nesta dinâmica (Magurran *et al.*, 2010).

Dentre os fatores que limitam o entendimento da dinâmica em florestas tropicais, a falta de estudos com delineamento experimental e protocolos de coleta padronizados em grandes escalas destaca-se (Magnusson *et al.*, 2005). Na Amazônia, apesar do crescente número de estudos em mesoescala (25 km<sup>2</sup>) com diversos grupos de invertebrados, como pseudoescorpiões (Aguiar *et al.*, 2006), formigas (Oliveira *et al.*, 2009, Souza *et al.*, 2009, Baccaro *et al.*, 2012), ácaros oribatídeos (Moraes *et al.*, 2011), cupins (Dambros 2010; Pequeno 2012), e baratas (Tarli, 2012), muita ênfase é dada a padrões de distribuição e composição de espécies ao longo de gradientes ambientais. No entanto, nenhum desses estudos buscou relacionar a composição e a estrutura das assembleias ao longo do tempo ou mesmo se os padrões de distribuição de espécies se mantêm com o passar do tempo.

As formigas (Hymenoptera: Formicidae) são insetos sociais e possuem ampla distribuição geográfica, com taxonomia e ecologia relativamente bem conhecidas (Bolton, 1994). São consideradas organismos dominantes na maioria dos ecossistemas terrestres (Stork, 1991), tanto em número de espécies, quanto em biomassa. Em alguns ecossistemas, como nas Florestas Neotropicais, mais de 90 % da biomassa animal é composta por invertebrados, destes, grande parte composto pelas formigas e cupins (Ellwood e Foster, 2002; Longino *et al.*, 2002). As formigas podem modificar as características físicas e químicas do solo, participando na ciclagem de nutrientes (Lobry de

Bruyn, 1999; Sousa-Souto *et al.*, 2007) e interagem com grupos de outros invertebrados, fungos e plantas (Schultz e McGlynn, 2000). Além de sua importância ecológica, possuem uma sensibilidade às alterações no ambiente (Dyer e Letourneau, 1999) e vivem em colônias relativamente sésseis. Os fatores acima citados, tornam as formigas modelos ideais para responder questões ecológicas (Kaspari e Weiser, 1999) ou serem usadas como bioindicadores em programas de monitoramento ambiental (Brown, 1973; Folgarait, 1998; Alonso e Agosti, 2000; Underwood e Fisher, 2006).

O estabelecimento e a persistência de uma espécie de formiga em um local é uma complexa função da disponibilidade de alimento, locais de nidificação, presença de espécies competidoras e predadores (Perfecto e Vandermeer 1996; Kaspari, 1996), bem como de variáveis ambientais e climáticas (e.g., topografia, umidade, temperatura) que regulam o acesso a esses recursos (Levings, 1983; Kaspari e Weiser 2000; Vasconcelos *et al.*, 2003). No entanto, boa parte das variáveis ambientais geralmente está correlacionada entre si; por exemplo, o gradiente topográfico na Amazônia Central, frequentemente está correlacionado com características do solo, onde solos arenosos e mal drenados são mais frequentes na parte de menor altitude (baixios) e solos mais argilosos em partes com altitude mais elevada (platôs) (Chauvel *et al.*, 1987). A porcentagem de argila por sua vez, tem uma forte correlação negativa com a umidade no ambiente, especialmente no período de menor precipitação, alterando a composição e aumentando a atividade das formigas (Levings, 1983; Kaspari e Weiser, 1999). Oliveira *et al.* (2009), trabalhando em mesoescala (25km<sup>2</sup>) em uma floresta de terra firme em Manaus, Amazonas, Brasil, observaram os efeitos do teor de argila no solo e da inclinação do terreno na riqueza e distribuição de espécies de formigas. Neste estudo, a composição de espécies esteve correlacionada com o conteúdo de argila e aproximadamente metade das espécies foi encontrada somente nos baixios ou nos platôs, sugerindo que na área de estudo avaliada, não há uma homogeneidade ambiental e biótica e que existem algumas espécies de formigas especialistas em uma parte do gradiente ambiental.

Outras variáveis ambientais importantes para as formigas, também estão correlacionadas com o gradiente topográfico. Por exemplo, a liteira (ou serrapilheira) fornece locais de nidificação ou área de forrageio para boa parte

das espécies de formigas nas florestas tropicais (Shik e Kaspari, 2012), e sua quantidade e decomposição está correlacionada com o gradiente topográfico. O menor acúmulo de liteira nas áreas de maior declive em relação às áreas mais planas (Luizão *et al.*, 2004), forma, juntamente com a umidade, uma variedade de microhabitats que influenciam a composição e riqueza das assembleias de formigas do solo (Vasconcelos *et al.*, 2003).

Em um dos poucos estudos em ambientes tropicais que buscou verificar a manutenção dos padrões de distribuição das espécies ao longo do tempo, Levings (1983) mostrou que as mudanças entre estações climáticas (seca e chuvosa) estão correlacionadas com o número e a abundância de espécies de formiga de solo. Períodos ou locais mais úmidos possuem maior riqueza e uma distribuição homogênea dos indivíduos entre as espécies. O stress por calor, medido indiretamente por cobertura do dossel, afetou o padrão de distribuição da assembleia de formigas entre os sítios estudados como observado por Levings (1983). Vasconcelos *et al.* (2008) coletando em savanas amazônicas localizadas no Estado do Pará, Brasil, encontrou diferenças na riqueza e composição de espécies entre coletas de 1998 e 2002 (<5 anos). Naquele estudo, há evidências que as mudanças temporais na estrutura da vegetação tenham afetado a população de *Solenopsis substituta*, considerada uma espécie chave para a área estudada. Os dois estudos anteriormente citados foram executados na região tropical, no entanto, o maior desconhecimento sobre os fatores que determinam a diversidade de formigas ocorre em regiões com clima tropical (Jenkins *et al.*, 2011). Nesses locais, as assembleias de formigas provavelmente serão mais afetadas pelas alterações climáticas, comparado com regiões de clima temperado (Jenkins *et al.*, 2011).

Neste estudo, a composição, riqueza e alguns aspectos da estrutura das assembleias de formigas coletadas em anos diferentes foram comparadas. A congruência das correlações entre fatores ambientais e a composição das assembleias de formigas ao longo do tempo também foram investigadas. Para isso, foram utilizados métodos e escalas amostrais recomendados em programas de monitoramento da biodiversidade, essenciais para subsidiar a tomada de decisões e as ações de manejo.

## **2. OBJETIVOS**

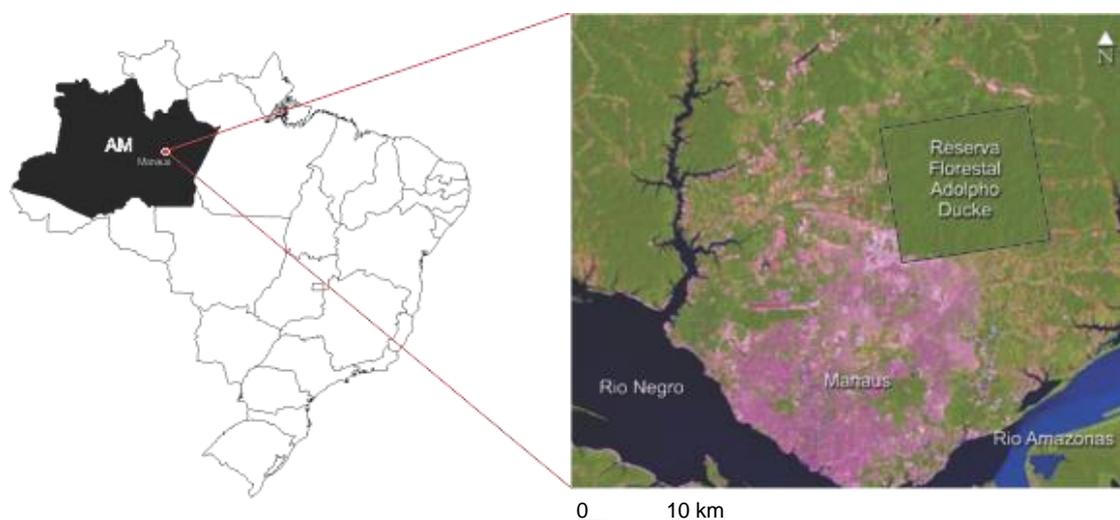
Avaliar a congruência entre a composição das assembleias de formigas amostradas em estação seca dos anos de 2006 e 2012.

Avaliar a distribuição das espécies de formigas ao longo de um gradiente topográfico nos anos de 2006 e 2012.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Ducke, localizada no km 26 da estrada Manaus-Itacoatiara ( $02^{\circ}55'$  e  $03^{\circ}01'$  S,  $59^{\circ}53'$  e  $59^{\circ}59'$  W) (Figura 1). Parte do material analisado neste estudo veio de coletas prévias de setembro de 2006 (disponível em: <http://ppbio.inpa.gov.br>), e outra parte coletado entre junho a agosto 2012. Ambas as coletas ocorreram no período de menor precipitação do ciclo anual. A disponibilidade dos dados e o apoio para a realização deste projeto fazem parte de uma iniciativa do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD), o qual tem como foco o estabelecimento de sítios de pesquisa permanente em diversos biomas e ecossistemas brasileiros, integrados em uma rede para o desenvolvimento e o acompanhamento de pesquisas ecológicas de longa duração. A Reserva Ducke que faz parte do Sítio 1: Floresta Amazônica – Manaus.



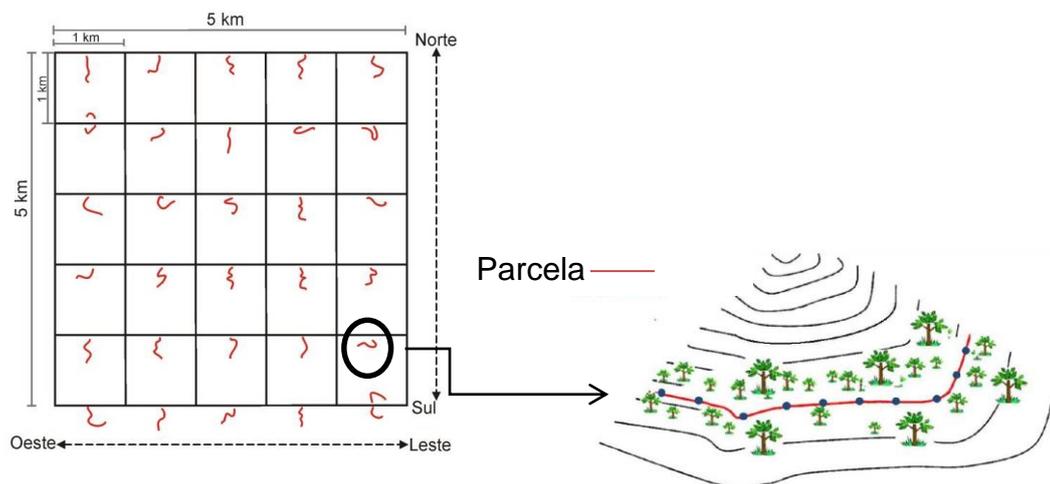
**Figura 1.** Localização da Reserva Ducke, com a cidade de Manaus ao Sul (Fonte: [www.ppbio.inpa.gov.br](http://www.ppbio.inpa.gov.br), acesso: 07 de novembro de 2011).

A Reserva Ducke é coberta por uma floresta ombrófila densa de terra firme que grosseiramente pode ser diferenciada em platô, vertentes e baixio (Ribeiro e Adis, 1999). Nas áreas mais altas (platôs variando até 80 m de altitude), ocorre predomínio de Latossolo Amarelo, tornando-se mais arenoso à

medida que a inclinação aumenta e a altitude diminui. Os terrenos nas áreas mais baixas (baixios) estão situados sobre solo Podzol Hidromórfico e são frequentemente alagados no período mais chuvoso (Chauvel *et al.*, 1987). O clima é tropical úmido e a umidade relativa varia de 77 a 86%. A precipitação anual é de 3.017 mm, com maior volume de chuva entre os meses de novembro a maio. A temperatura média anual é 25,5 °C, com pouca variação ao longo do ano (Coordenação de Pesquisas em Clima e Recursos Hídricos 2011).

### 3.2. Delineamento amostral

O estudo foi realizado em um sistema de trilhas de 25 km<sup>2</sup> (Figura 2) utilizada pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio). O desenho amostral seguiu o sistema RAPELD, que permite a realização de levantamentos rápidos (componente RAP, na sigla em inglês) e Projetos Ecológicos de Longa-Duração (componente PELD) (Magnusson *et al.*, 2005). A grade é constituída por um sistema de trilhas Norte-Sul e Leste-Oeste que dão acesso a 30 parcelas de 250 m de comprimento, em curva de nível, espaçadas a cada 1 km.



**Figura 2.** Sistema de trilhas que cobrem uma área de 25 km<sup>2</sup>, com parcelas de 250 metros demarcadas, seguindo a curva de nível do terreno, instalada na Reserva Ducke; e ilustração de uma das parcelas com a distribuição dos pontos de coleta das sub-amostras (círculo) (modificado de Souza, 2009).

### 3.3. Técnicas de coleta

Foram utilizadas armadilhas de queda (*pitfall*) para a coleta das formigas (Figura 3). Em cada parcela, dez *pitfalls* foram instalados, um a cada 25 m naquelas parcelas de 250 m, correspondendo a 300 sub-amostras na grade, durante cada evento de coleta. A armadilha de queda correspondeu a um recipiente de plástico de 8 cm de altura e 9,5 cm de diâmetro (500 ml), enterrado ao nível do solo, contendo aproximadamente 100 ml de álcool, com a finalidade de matar e conservar as formigas. Optou-se por colocar uma proteção armada sobre o recipiente para evitar a entrada de folhas e água da chuva. A armadilha foi deixada em campo por 48 h (Bestelmeyer *et al.*, 2000).

A armadilha tipo *pitfall* foi selecionada visando obter maior representatividade da assembleia de formigas, visto que na Amazônia, essa técnica de coleta é eficiente para capturar uma porcentagem de espécies semelhante à combinação de vários outros métodos, com isso é capaz de recuperar padrões de distribuição espacial economizando tempo e esforço (Souza *et al.*, 2012).



**Figura 3.** Armadilha *pitfall* utilizada para a captura das formigas. A proteção acima do copo coletor evita a entrada de folhas e água da chuva, mas não atrapalha a captura das formigas.

### 3.4. Transporte, triagem e identificação

O material coletado foi acondicionado em recipiente contendo álcool 70% e transportado ao Laboratório. Após esse processo, cada amostra foi triada com auxílio de microscópio estereoscópico, e preservado em recipientes com álcool 90%. Parte desse material foi montando em triângulos e alfinetes entomológicos para facilitar a identificação e, a partir destes, foi organizada uma coleção de referência. As formigas foram identificadas em espécies e morfoespécies, através de comparações com material depositado na Coleção de Invertebrados do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Os morfotipos estão padronizados de acordo com coletas realizadas em 2006 (Souza, 2009). Toda a identificação foi feita com base na casta de operárias, visto que estas indicam o estabelecimento de colônia no local. O material proveniente da coleta de 2012 será depositado como testemunho biológico na coleção de invertebrados do INPA.

### 3.5. Variáveis ambientais

As variáveis ambientais selecionadas para o estudo foram acessadas no banco de dados do PPBio, disponíveis na página: [www.ppbio.inpa.gov.br](http://www.ppbio.inpa.gov.br), onde o protocolo de coleta (Metadata) para cada variável está descrito em detalhes.

O gradiente topográfico foi representado pelas variáveis:

- (1) Declividade do terreno: mensurada em abril e setembro de 2001, a partir de seis medidas (pontos) distanciadas a cada 50 m ao longo da parcela;
- (2) Porcentagem de argila: determinada a partir de análises físico-químicas de amostras de solo coletadas em março e abril de 2008, a partir de seis medidas (pontos) distanciadas a cada 50 m ao longo da parcela.

Além de verificar respostas da assembleia de formigas frente variáveis ambientais estáveis na escala de tempo investigada (seis anos), foi incluída no modelo uma variável dinâmica, o volume de liteira, coletado em 2012 da mesma forma que foi amostrado em 2006. Em ambas as coletas, um balde plástico graduado foi usado para estimar o volume liteira peneirado, proveniente de uma coleta com extratores Winkler. Em cada parcela, dez

pontos, distanciados 25 m entre si, cada um com 1 m<sup>2</sup> de liteira, foram peneirados e o material retido na peneira foi mensurado. A média do volume de liteira por parcela foi usada como variável preditora na determinação da composição e riqueza de formigas em cada evento de coleta. O termo liteira é definido neste estudo como o sistema que se forma acima do solo, resultado do acúmulo de resíduos orgânicos, principalmente de origem vegetal (folhas, caules, frutos e sementes). As médias e variações do gradiente ambiental analisado neste estudo estão descritas a seguir (Tabela 1).

**Tabela 1.** Média e variação das variáveis ambientais na Reserva Ducke.

<b>Variáveis ambientais</b>	<b>Unidade</b>	<b>Média</b>	<b>Variação</b>
<b>Argila</b>	%	42.58	1.62 - 87.26
<b>Inclinação</b>	Graus °	8.48	0.67 - 26.33
<b>Volume de liteira 2006</b>	m <sup>3</sup>	7.39	4.30 - 10.40
<b>Volume de liteira 2012</b>	m <sup>3</sup>	5.19	3.65 - 6.83

### 3.6. Análises dos dados

#### 3.6.1. Padrões de diversidade das assembleias de formigas

As distribuições das espécies de formigas registradas nos dois períodos na Reserva Ducke (30 parcelas) foram analisadas usando dados de presença e ausência, e ocorrência por parcela. Dados de ocorrência correspondem ao número de sub-amostras em que cada espécie ocorreu, podendo variar de 0 a 10, por espécie em cada parcela. A utilização dos dados de número de indivíduos (abundância) não é recomendada para a maioria dos estudos ecológicos com formigas. Esse fato ocorre devido à condição social, formas de forrageamento e recrutamento, variedade de formas e distribuição dos ninhos, que tende a enviesar os resultados para espécies com colônias mais numerosas (Longino *et al.*, 2002).

Para estimar e comparar o número de espécies registradas na Reserva Ducke em cada evento de coleta, foram feitas análises de rarefação baseadas

ocorrências das espécies (Gotelli; Colwell, 2001). Neste procedimento foi utilizado o método Mao Tao, que distribui os registros de ocorrência de forma aleatória eliminando os efeitos da ordem de registro na taxa de acúmulo de espécies. Em seguida, o número de espécies é computado de forma cumulativa a partir de novos registros. Além das curvas de rarefação, foi estimado o número total de espécies na área através do estimador de riqueza ICE (*Incidence-based Coverage Estimator*). Esse tipo de estimador, se baseia no conceito estatístico de cobertura de amostra, uma forma de quantificar a raridade a partir da soma das probabilidades de encontro das espécies observadas, dentro do total de espécies presentes mas não observadas (Colwell e Coddington, 1994).

O termo raro utilizado neste estudo foi atribuído às espécies com ocorrência accidental, ou pelo método de coleta escolhido ou pela sua ausência no local e tempo amostrado. Portanto a raridade foi quantificada pelo número de *singletons* (espécies com um único indivíduo), *doubletons* (espécies com somente dois indivíduos) *uniques* (espécies que só ocorreram em uma única parcela) e *duplicates* (espécies que ocorreram somente em duas parcelas). Assembleia foi tratada neste estudo como um subgrupo da comunidade composto por espécies taxonomicamente próximas (Fauth *et al.*, 1996), neste caso espécies pertencentes à família Formicidae.

A dimensionalidade da assembleia coletada em cada ano, foi reduzida através de análises de coordenadas principais (PCoA, na sigla em inglês) usando dados de ocorrência. A PCoA é uma técnica de ordenação multivariada que reduz as informações de um conjunto de dados a um ou mais eixos multivariados. Neste estudo, utilizou-se os dois primeiros eixos de cada ordenação. Essa técnica permite a visualização e interpretação de padrões no espaço e no tempo. Com a composição das assembleias amostradas nos dois anos, foram realizadas análises de variância multivariada não paramétrica (npMANOVA) (Anderson, 2001) com os dois eixos de cada ordenação (PCoA) como variáveis dependentes e os eventos de coleta como variável independente.

### 3.6.2. Efeito dos gradientes ambientais

Regressões múltiplas para cada ano de coleta (2006 e 2012) foram usadas para investigar o papel de variáveis ambientais na manutenção do número de espécies de um local. Nessas análises, o número de espécies de formigas coletadas por parcela (riqueza) foi a variável dependente e argila, inclinação do terreno e volume de liteira foram as variáveis independentes.

A análise de redundância (RDA, na sigla em inglês) foi utilizada para detectar o quanto da mudança na variável resposta (matriz da composição de espécies) pode ser explicado pelas variáveis ambientais e determinar se as variáveis correlacionadas com a assembleia de 2006 são as mesmas em 2012. RDA é uma extensão direta da análise de regressão múltipla para modelar os dados de resposta multivariada (Borcard *et al.*, 2011). A significância estatística dos modelos de RDA foi estimada por 999 permutações por teste. Nesta análise foram utilizados dados de ocorrência por parcela das espécies de formigas.

Para investigar o papel de variáveis ambientais na dinâmica das assembleias de formigas, foram calculadas as distâncias euclidianas dos scores gerados pelos eixos da PCoA para cada parcela entre os anos. Os valores obtidos foram usados como variável dependente em uma regressão múltipla usando somente as variáveis estáveis (argila e inclinação) como independentes. Essa regressão permitiu apontar em que parte do gradiente ambiental analisado ocorreu as maiores mudanças de composição entre o intervalo de tempo de seis anos.

As análises de rarefação e estimativa de riqueza foram realizadas no programa EstimateS (Versão 9; Colwell, 2013), ordenações multivariadas e demais análises foram realizadas no programa estatístico R (Versão 3.0, R Core Team, 2013) utilizando os pacotes estatísticos *Car* (Fox e Weisberg, 2011), *Plotrix* (Lemon, 2006), *TeachingDemos* (Snow, 2013) e *Vegan* (Oksanen *et al.*, 2013).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Composição das assembleias de formigas

Nos anos de 2006 e 2012 foram coletadas 13.801 formigas, distribuídas em 54 gêneros e 301 espécies e morfoespécies (Tabela 2). Essas formigas pertencem a 11 subfamílias: Amblyoponinae, Cerapachyinae, Dolichoderinae, Ecitoninae, Ectatomminae, Formicinae, Myrmicinae, Paraponerinae, Ponerinae, Proceratiinae e Pseudomyrmicinae. A maioria das espécies e gêneros faz parte da subfamília Myrmicinae (63%). Paraponerinae foi coletada apenas em 2006 e Proceratiinae apenas em 2012 (Apêndice 1).

O número de gêneros coletados nos dois anos foi similar (Tabela 2), porém apenas 70% (38) dos gêneros foram compartilhados entre os dois eventos de coleta. Os gêneros com maior número de espécies em 2006 foram *Pheidole* (54), *Crematogaster*, *Trachymyrmex* (13), *Camponotus* (10), *Hypoponera*, *Strumigenys* (8) e *Odontomachus* (7). Em 2012, *Pheidole* continuou com o maior número de espécies (68), mas seguida por *Pachycondyla* (12), *Gnamptogenys* (9), *Trachymyrmex* (9), *Camponotus*, *Crematogaster* e *Hypoponera* (8).

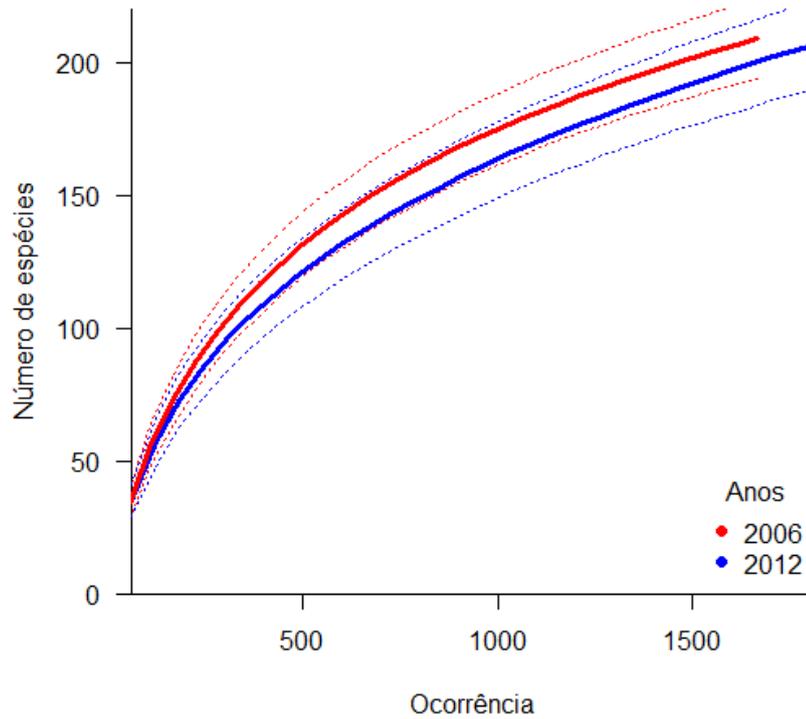
A riqueza também foi semelhante entre os períodos. Em 2006, os 7.739 indivíduos foram distribuídos em 209 espécies e morfoespécies, apenas duas espécies a mais que 2012 (resultantes de 6.062 formigas operárias). As três espécies mais frequentes em 2006 foram *Crematogaster tenuicula* que ocorreu em 29 parcelas, *Trachymyrmex* sp.5 (23) e *Ectatomma lugens* (21). Em 2012, *C. tenuicula* continuou sendo a espécie mais frequente ocorrendo em 28 parcelas, mas desta vez seguida por *Strumigenys* sp.1 (26) e *Blepharidatta brasiliensis* (24). O número de espécies exclusivas em cada período foi semelhante, sendo 94 em 2006 e 92 em 2012. De modo geral, as proporções de *singletons*, *doubletons*, *uniques* e *duplicates* foram similares nos dois períodos estudados (Tabela 2).

**Tabela 2.** Assembleias de formigas de liteira coletadas em 30 parcelas em 2006 e 2012 com *pitfall* na Reserva Ducke.

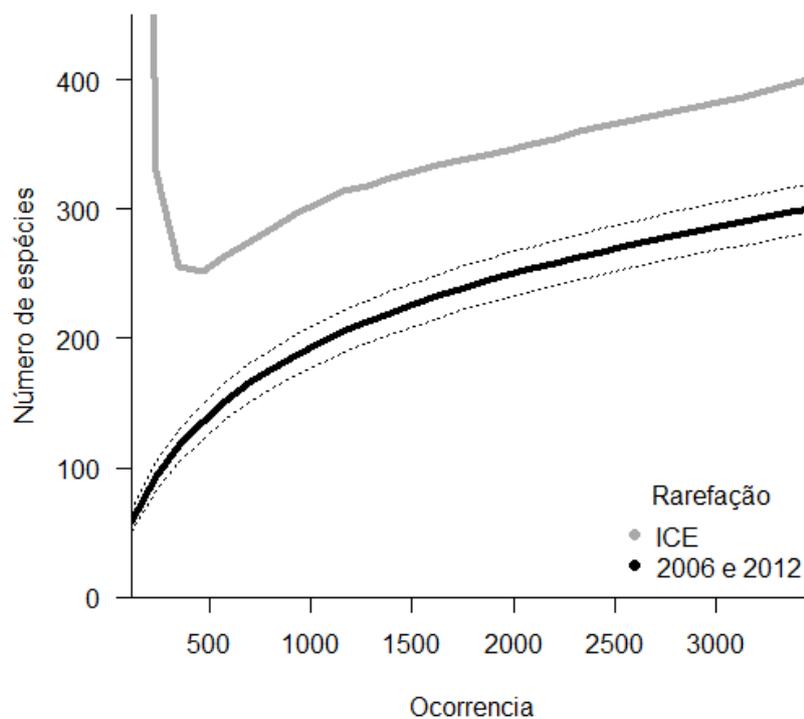
Descrição dos Dados	Anos		
	2006	2012	2006 + 2012
Gêneros	47	45	54
Gêneros exclusivos	9	7	-
Gêneros compartilhados	-	-	38
Espécies	209	207	301
Espécies exclusivas	94	92	-
Espécies compartilhadas	-	-	115
<i>Singletons</i> (%)	66 (31,58)	80 (38,65)	98 (32,56)
<i>Doubletons</i> (%)	31 (14,83)	20 (9,66)	32 (10,63)
<i>Uniques</i> (%)	70 (33,49)	81 (39,1)	101 (33,55)
<i>Duplicates</i> (%)	29 (13,88)	28 (13,53)	35 (11,63)

#### 4.2. Curvas de rarefação e estimativas de riqueza

Apesar das duas amostragens diferirem quanto à composição de espécies de formigas, as taxas de incremento de espécies foram semelhantes (Figura 4). Como se espera para um grupo megadiverso como as formigas, tanto em 2006 como em 2012, o esforço empregado não foi suficiente para estabilizar a curva de acúmulo de espécies. No entanto, estima-se que mais de 75% do número total de formigas (ICE: 400,95) foi coletado (Figura 5). Em 2006, o número de espécies coletadas representou 75% (277) do valor estimado, enquanto que em 2012, a riqueza de formigas amostrada representou 66% (312) do número de espécies estimado.



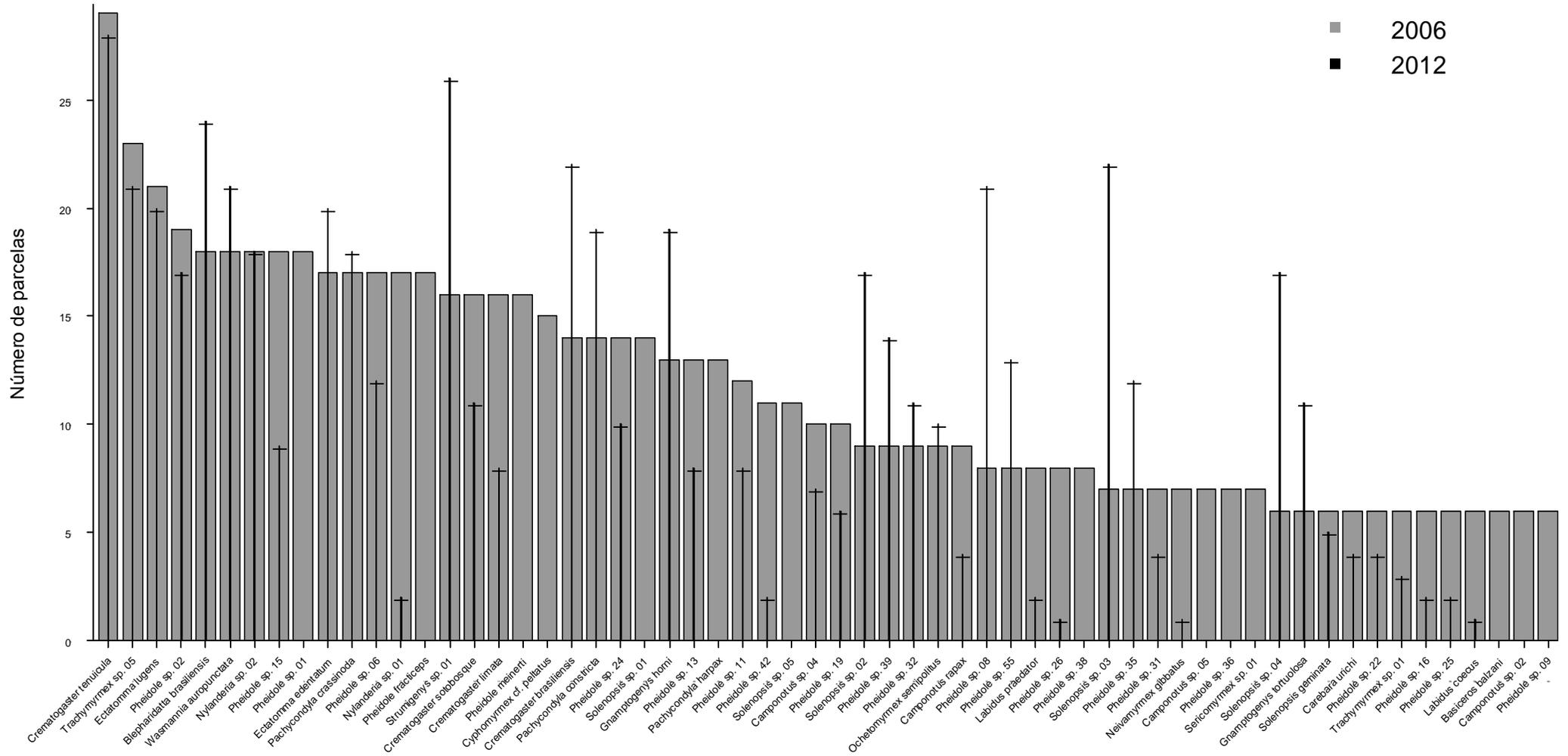
**Figura 4.** Curva de acúmulo de espécies de formigas de liteira coletadas com *pitfall* nos anos de 2006 e 2012 na Reserva Ducke. Linha pontilhada representa o intervalo de confiança (95%).



**Figura 5.** Curva de rarefação do estimador de espécie (*Incidence-based Coverage Estimator* - ICE) e do acúmulo de espécies de formigas de liteira coletadas com *pitfall* em 2006 e 2012 na Reserva Ducke. Linha pontilhada representa o intervalo de confiança (95%).

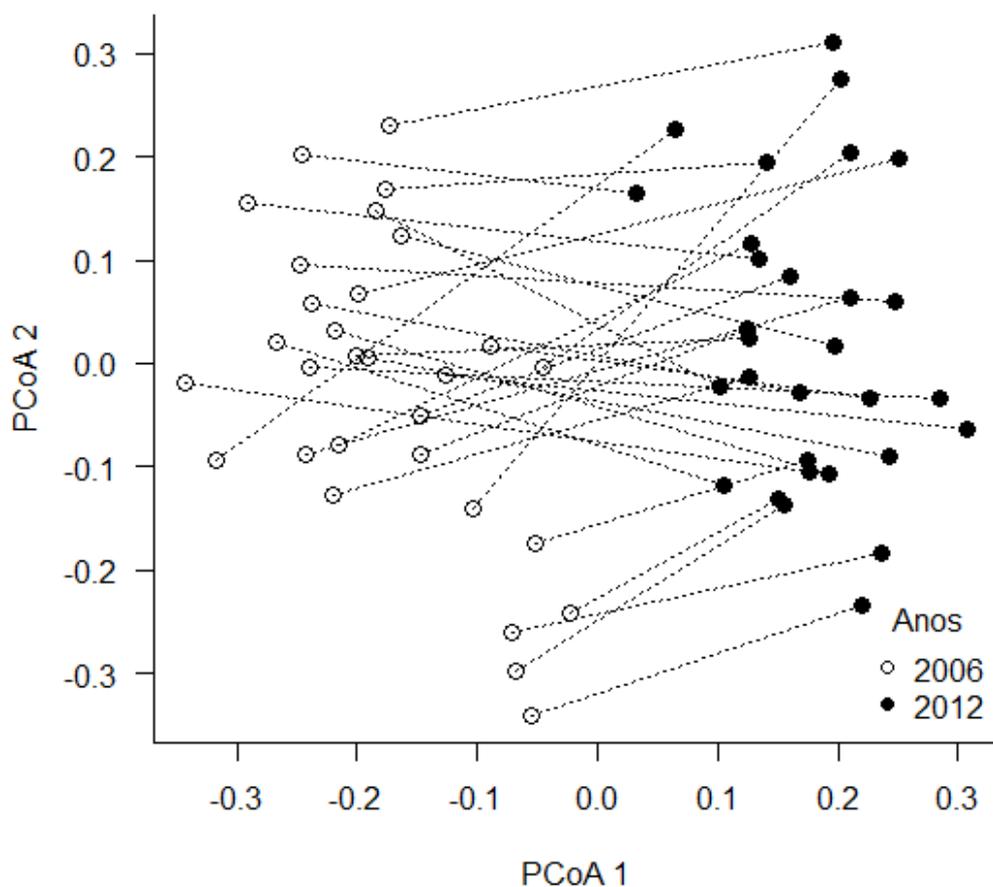
#### 4.3. Mudanças na composição das assembleias de formigas

O número de espécies por parcela variou de 26 a 46 em 2006 e de 20 a 54 em 2012. Existiu pouca congruência entre o número de ocorrências por parcela das espécies comuns aos dois anos (Figura 6). Algumas espécies diminuíram sua ocorrência por parcela abruptamente em 2012, como é o caso de *Nylanderia* sp.1, porém o oposto ocorreu com *Solenopsis* sp.3 que esteve presente em 15 parcelas a mais em 2012 (Apêndice 1).



**Figura 6.** Número de parcelas que cada espécie de formiga foi capturada nos anos de 2006 (barras cinzas) e 2012 (linhas pretas). As espécies estão ordenadas de acordo com as 60 espécies mais comuns em 2006 (ordem decrescente).

A composição da assembleia de formiga coletadas em 2006 foi diferente da composição de espécies coletada em 2012 (npMANOVA  $r^2 = 0,12$ ;  $f = 8,07$ ;  $p = 0,001$ ). Essa diferença pode ser visualizada na figura com os dois primeiros eixos da PCoA (Figura 7), os quais capturam 21% da variância dos dados de composição. A diferença (dissimilaridade) entre as assembleias de formigas foi capturada principalmente pelo primeiro eixo da análise de coordenadas principais (Figura 7). As medidas de dissimilaridade para as mesmas parcelas em anos diferentes variaram de 0,20 a 0,52 (média= 0,38) usando distância euclidiana.



**Figura 7.** Ordenação usando PCoA para dados de ocorrência por parcela das espécies de formigas registradas em 2006 e 2012, nas 30 parcelas da Reserva Ducke. As linhas pontilhadas representam as respectivas distâncias em linha reta (distância euclidiana) entre as mesmas parcelas em anos diferentes. Os dois eixos explicam 21% da variância dos dados originais de composição.

#### 4.4. Respostas aos gradientes ambientais

As respostas da riqueza e composição de espécies em relação as variáveis estáveis (teor de argila e inclinação do terreno) quanto para a variável dinâmica (volume de liteira) e o número de espécies por parcela foram semelhantes nos dois eventos de coleta. Nos dois períodos de tempo estudados as variáveis ambientais selecionadas não influenciaram a riqueza de formigas por parcela (Tabela 3).

**Tabela 3.** Relação da riqueza das assembleias de formigas de liteira amostradas com *pitfall* em função das variáveis ambientais (teor de argila, inclinação do terreno e volume de liteira) nos anos de 2006 e 2012 na Reserva Ducke.

Ano	Argila (p)	Inclinação (p)	Liteira (p)	R <sup>2</sup>	F	p-global
2006	0,7782	0,0608	0,0561	0,2286	2,568	0,0761
2012	0,3280	0,7440	0,2030	0,1264	1,254	0,3105

No entanto, mesmo com a alta taxa de substituição de espécies entre os anos, a composição de espécies nos dois períodos estiveram correlacionadas de forma similar com as variáveis ambientais. Ocorrendo apenas uma mudança da resposta da variável dinâmica (volume de liteira), que em 2006 influenciou a assembleia ( $p \leq 0,05$ ) e em 2012 não teve correlação com a composição da assembleia de formigas ( $p = 0,076$ ) (Tabela 4).

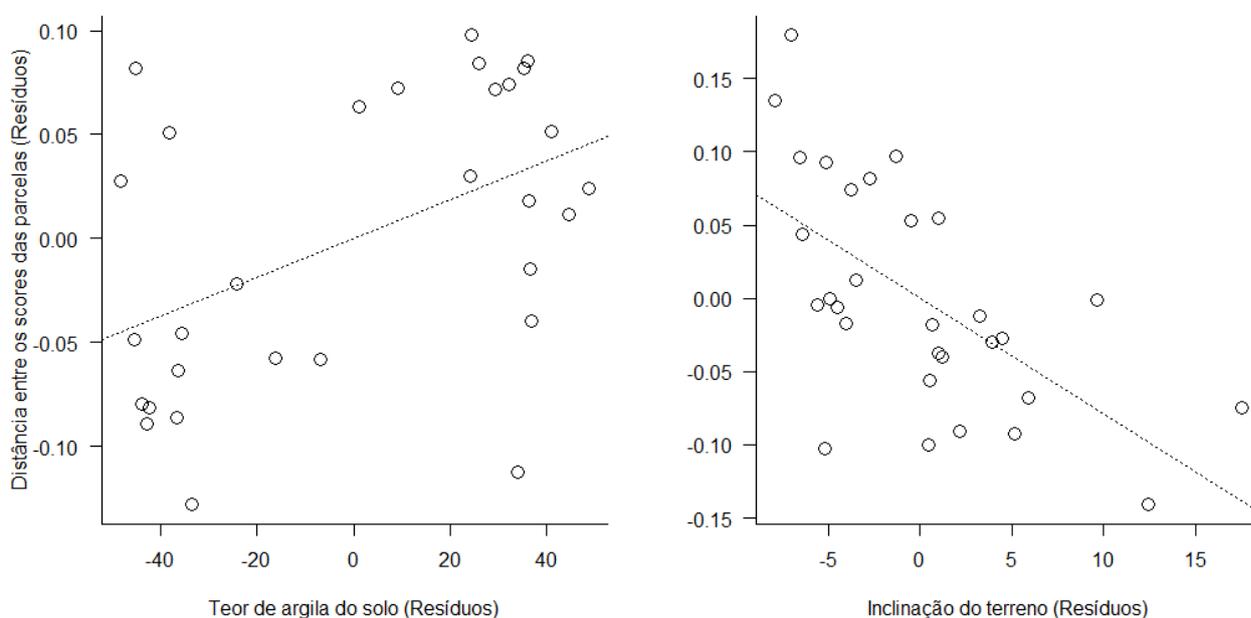
**Tabela 4.** Proporção da variância da composição de espécies de formigas de solo coletadas com *pitfall*, explicada pelas variáveis ambientais (argila, inclinação e volume de liteira) por análises de redundância (RDA) para os anos de 2006 e 2012 na Reserva Ducke.

Ano	Argila (p parcial)	Inclinação (p parcial)	Liteira (p parcial)	RDA	P
2006	0,001***	0,002**	0,018*	0,2096	0,005**
2012	0,001***	0,019*	0,076	0,1658	0,005**

Valores de  $p \leq 0,001$ \*\*\*;  $p \leq 0,01$ \*\*;  $p \leq 0,05$ \*

O modelo de regressão múltipla explicou 52% da variância dos dados da composição de espécies entre os dois anos ( $r^2 = 0,52$ ;  $p \leq 0,04$ ). O teor de argila, explicou 5% na variação da composição das assembleias entre os anos ( $r^2 = 0,05$ ;  $p$

$\leq 0,01$ ). As parcelas com menores distâncias (com composição mais similar) se agruparam no início e no final do gradiente de argila, porém com variação ao redor da tendência central (Figura 8). A inclinação explicou a maior parte da variação na composição das assembleias entre os períodos estudados ( $r^2= 0,50$ ;  $p \leq 0,01$ ). Parcelas com composição de espécies mais diferente se agruparam no começo do gradiente, que representa locais mais planos, enquanto, parcelas mais similares estão distribuídas ao longo de todo o gradiente (Figura 8). De maneira em geral, as parcelas com maior substituição de espécies foram aquelas situadas em locais mais argilosos e mais planos.



**Figura 8.** Gráficos parciais da relação entre a diferença da composição de espécies de formigas entre 2006 e 2012 em função das variáveis argila ( $r^2= 0,08$ ;  $F_{1,112}= 10,75$ ;  $p \leq 0,01$ ) e Inclinação do terreno ( $r^2= 0,50$ ;  $F_{1,112}= 112,9$ ;  $p \leq 0,01$ ), nas 30 parcelas da Reserva Ducke. A linha pontilhada indica a tendência central da distribuição dos resíduos.

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1. Composição e estrutura das assembleias de formigas

Myrmicinae foi predominante em termos de número de espécie, tanto em 2006 como em 2012; essa subfamília de formigas é mais especiosa na região Neotropical, e abrange espécies generalistas, especialistas, predadoras e cultivadoras de fungos. Conseqüentemente, Myrmicinae engloba espécies com requisitos e papéis ecológicos diversos, além de explorar os variados recursos existentes em uma área de floresta tropical (Hölldobler e Wilson, 1990).

Os gêneros *Pheidole*, *Crematogaster* e *Camponotus* são os mais prevalentes no mundo e os mais diversos (Ward, 2000; Wilson, 2003), não por acaso estão entre os mais frequentes nas amostras de diversos estudos com formigas de liteira (Wilkie *et al.*, 2010, Castro *et al.*, 2012; Miranda *et al.*, 2012). A dominância de *Pheidole* ocorre pelo hábito predominantemente generalista (Andersen, 1997) e seu eficiente recrutamento, o que lhe permite dominar os recursos alimentares e excluir de maneira eficiente seus competidores (Fowler, 1993). Neste estudo 28,6% das espécies coletadas pertenceram ao gênero *Pheidole*, que também foi o mais diverso em 2006 e 2012, representando 25,8% e 32,9% das espécies coletadas em cada ano, respectivamente. Neste estudo, pelo menos uma espécie de *Pheidole* ocorreu em todas as parcelas nos dois períodos amostrados, evidenciando sua alta diversificação em explorar os mais variados recursos e condições existentes nos 25 km<sup>2</sup> desta floresta tropical.

Apesar de *Pheidole* ser o gênero mais diverso, *Crematogaster tenuicula* foi a única espécie que ocorreu em todas as parcelas nos dois anos de coleta combinados. Colônias desta espécie constroem ninhos polidômicos, onde uma colônia ocupa diversos locais de nidificação e se mantém interligada por trilhas químicas (Longino, 2003). Normalmente espécies com colônias polidômicas possuem uma capacidade de recrutamento eficiente, além de um comportamento agressivo e territorialista na obtenção de recursos (Longino, 2003, Baccaro *et al.*, 2010). Dessa forma, as colônias de *C. tenuicula* podem ocupar uma área maior no solo da floresta explicando sua alta frequência nesse estudo.

## 5.2. Riqueza e esforço de coleta

Nos dois períodos amostrados, quase metade das espécies foi representada por um ou dois indivíduos (*singletons* e *doubletons*). Porcentagens altas de espécies de formigas consideradas raras em amostragem são comuns em estudos realizados em florestas na região Amazônica (Souza *et al.*, 2012, Vasconcelos *et al.*, 2009). As espécies consideradas raras em levantamentos são geralmente associadas à probabilidade de ocorrência da espécie no local e tempo determinado, bem como pelo método de coleta empregado (Espírito-Santo *et al.*, 2009). Vale destacar que dos *uniques* e *duplicates*, boa parte dos registros é composto naturalmente por *singletons* e *doubletons*. No entanto, uma pequena parte desses registros, como por exemplo *Acanthostichus* sp.1, *Gnamptogenys moelleri* e *Pheidole* sp.48 são espécies que ocorreram em determinadas condições existentes em uma ou duas parcelas da reserva, possivelmente espécies especialistas de habitats.

Harada e Ketelhut (2009) compilaram trabalhos realizados até 1999 com formigas, na Reserva Ducke, obtendo um total de 40 gêneros e 247 espécies. No entanto, 61% das espécies coletadas correspondeu a coletas com fumigação, uma técnica que prioriza espécies que habitam o dossel da floresta e subestima o número de espécies que forrageiam no solo, as formigas de liteira. Trabalhos mais recentes foram realizados na área (Fagundes, 2003; Oliveira *et al.*, 2009; Baccaro *et al.*, 2010) revelando uma riqueza muito maior devido aos diferentes microambientes formados pelas variações geomorfológicas, pedológicas e vegetacionais existentes na reserva. O número de espécies de formigas coletadas nos dois anos estudados se assemelha a números já registrados para áreas de floresta tropical (Oliveira *et al.*, 2009, Miranda *et al.*, 2012, Souza *et al.*, 2012) e superior a áreas com vegetação aberta (tipo savana) na região amazônica (Vasconcelos *et al.*, 2003, Peixoto *et al.*, 2010).

Uma forma de avaliar o esforço empregado no campo e gerar estimativas da diversidade local é através da construção de curvas de acúmulo de espécies (Colwell e Coddington, 1994). Como esperado, em nenhum dos anos deste estudo a curva atingiu a assíntota, teoricamente, isso significa que um maior esforço de coleta necessita ser empregado para amostrar todas as espécies (Gotelli e Colwell, 2001). No entanto, em nenhum dos táxons megadiversos, como formigas, essa curva chega a uma saturação (Gotelli *et al.*, 2011). Longino *et al.* (2002), relata que em

mais de 30 anos de coletas, em uma reserva biológica na Costa Rica, nunca foi coletado todas as espécies da área, sendo que a cada nova amostragem, novas espécies foram catalogadas, em alguns casos até mesmo espécies novas para a ciência. Neste estudo coletamos aproximadamente 75% das espécies estimadas para a área (ICE). A diferença entre o observado e o estimado foi maior em 2012, possivelmente pelo maior número de *uniques* e *duplicates* registrados no período recente. As curvas de acúmulo de espécies de 2006 e 2012 foram similares, chegando a coincidir o intervalo de confiança uma da outra. Taxas de incremento de espécies semelhantes foram encontrados por Vasconcelos *et al.* (2003) em um intervalo de quatro anos entre os eventos amostrais.

A pequena variação no número de espécies entre os anos neste estudo pode estar relacionada com a relativa estabilidade do ambiente e com o nicho que as formigas ocupam. Boa parte das formigas amostradas na área podem ser classificadas como generalistas (Silva e Brandão, 2010). Consequentemente, mudanças no número de espécies entre eventos de coleta em ambientes relativamente estáveis, como as florestas de terra-firme não são esperados. De fato, modificações drásticas no número de espécies de formigas são encontradas quando ocorre grande alteração ambiental, como após conversão de terras ou corte total de árvores (Puntilla *et al.*, 1991; Watt *et al.*, 2002; Gomez *et al.*, 2003) ou entre ambientes com estrutura e dinâmica claramente diferentes (i.e. savanas e florestas; liteira e subsolo) (Vasconcelos *et al.*, 2003, Peixoto *et al.*, 2010, Silva e Silvestre, 2004).

Além de relativamente estável ao longo do tempo, o número de espécies de formigas não foi influenciado por nenhuma das variáveis ambientais selecionadas (argila, inclinação e volume de liteira). Esse resultado se manteve, para os dois eventos de coleta. Em conjunto com as curvas de rarefação, esses resultados sugerem que fatores abióticos não são importantes para determinar o número de espécies de formigas de um local ou ao longo do tempo.

### 5.3. Composição e distribuição de espécies ao longo do gradiente

Ao contrário da riqueza, a composição das assembleias de formigas amostradas em 2006 e 2012 foi diferente e correlacionada com gradiente topográfico. O gradiente topográfico é um importante preditor para a distribuição de espécies de diversos grupos taxonômicos na Amazônia Central, como as plantas (Costa *et al.*, 2005, Drucker *et al.*, 2008), sapos (Menin *et al.*, 2007), serpentes (Fraga *et al.*, 2011), aves (Bueno *et al.*, 2012) e também formigas (Vasconcelos *et al.*, 2003; Oliveira *et al.*, 2009). Nestes estudos o gradiente topográfico (altitude, argila e inclinação) é utilizado por representar variações microclimáticas capazes de explicar o padrão de distribuição das espécies. Porém em nenhum destes trabalhos foi possível verificar se estas respostas são estáveis ao longo do tempo. Os resultados sugerem que independente da identidade das espécies (mais de 60% da composição de espécies mudou entre os anos), o gradiente é um preditor estável da estrutura das assembleias de formigas.

Na Reserva Ducke as parcelas foram dispostas de forma a captar o máximo da variabilidade edáfica e topográfica de uma floresta tropical de terra-firme. A mudança da composição das assembleias de formigas entre os dois eventos de coleta estiveram correlacionadas com o gradiente topográfico. A porcentagem de argila no solo explicou apenas 5 % da variância dos dados de composição. Nas parcelas mais arenosas (baixios), houve grande variação na composição de espécies de formigas entre os anos. De maneira em geral, os baixios são frequentemente considerados como locais dinâmicos, devido à flutuação do nível da água nas áreas mais próximas aos corpos d'água (Tuomisto e Poulsen, 2000). O distúrbio causado pela flutuação do lençol freático nas áreas mais baixas, pode responder por parte da variação na composição de espécies de formigas entre os períodos. No entanto, a mudança da composição nos platôs foi em média maior que nos baixios, indicando que a dinâmica das assembleias de formigas em áreas mais argilosas é maior.

A inclinação por outro lado, explicou 50 % da variância na composição de espécies entre anos. Em locais inclinados (vertentes) observa-se um menor acúmulo de liteira, maior espaçamento entre as árvores devido à taxa de mortalidade de árvores e maior formação de clareiras (Toledo *et al.*, 2011), consequentemente a composição de espécies vegetais é diferente de áreas mais planas (Oliveira *et al.*,

2008). Essas mudanças nas condições ambientais podem selecionar ou limitar o estabelecimento de determinadas colônias de formigas, favorecendo algumas espécies em detrimento de outras. Nos locais mais inclinados, a taxa de substituição de espécies foi menor, sugerindo que o número de espécies capaz de estabelecer e persistir nessa faixa de condições é reduzido. Áreas mais altas e planas são mais estáveis ambientalmente, e as mudanças observadas na composição de espécies de formigas nestes locais podem ser influenciadas por outros fatores, como a interações entre espécies (e.g. dominância e competição).

As Interações competitivas são um dos mais importantes mecanismos de estruturação das assembleias de formigas em ambientes naturais (Hölldobler e Wilson, 1990; Albrecht e Gotelli, 2001). Em locais onde as condições ambientais não são um fator limitante, as relações de dominância podem ganhar importância (Tilman 1982, Andersen 1992, Baccaro *et al.*, 2010). Os resultados sugerem que a heterogeneidade ambiental na Reserva Ducke, aqui representada por um gradiente topográfico, pode regular a dinâmica temporal da composição de espécies de formigas. Em locais onde as condições ambientais não são um fator limitante, como as florestas de terra-firme, fatores bióticos podem ser determinantes para explicar as mudanças na composição de espécies. No entanto, é importante investigar se os padrões observados podem se manter ao longo do tempo. A partir do estabelecimento de séries históricas, será possível gerar modelos capazes de explicar a distribuição das espécies em vários níveis do gradiente. Esses modelos provavelmente não serão capazes de prever a identidade das espécies em um dado momento, mas serão úteis em estudos sobre distúrbios no ambiente, de espécies invasoras e para fornecer informações importantes para a delimitação de áreas prioritárias para conservação.

## 6. CONCLUSÕES

A riqueza e a taxa de incremento de espécies de formigas de liteira foram similares, mas a composição da assembleia de formigas na Reserva Ducke mudou significativamente entre os eventos amostrais. Em conjunto, esses resultados sugerem que, nesses locais, a ausência de algumas espécies é compensada pela ocorrência de outras, mantendo alguns componentes da assembleia e o número estável de espécies na área.

Mesmo com toda dinâmica constatada no ambiente (floresta ombrófila densa) e na composição das assembleias de formigas, os padrões de distribuição de espécies de formigas ao longo do gradiente ambiental (argila, inclinação e volume de liteira) se mantiveram com o passar do tempo (seis anos). Não obstante, a área de estudo mostrou-se distinta dentro das paisagens que a compõe ao longo do gradiente topográfico, sugerindo que nesses locais, fatores abióticos são capazes de explicar as mudanças na composição de espécies de formigas de liteira no ambiente e ao longo do tempo. Na ausência de limitações por parte do ambiente (locais mais estáveis), fatores bióticos devem ser considerados na busca de explicações para a taxa de substituição de espécies ao longo do tempo.

## 7. PERSPECTIVAS E IMPLICAÇÕES

Pesquisas recentes na Amazônia têm levado em consideração a influência das zonas ripárias (baixios) na diversidade local das espécies. Por sofrerem frequentes pressões antrópicas e por serem fundamentais para conservação dos recursos hídricos, fauna e flora regional, as zonas ripárias são legalmente protegidas no Brasil. Embora não há um consenso entre os diversos grupos taxonômicos quanto ao incremento na riqueza local, os baixios normalmente abrigam espécies diferentes das áreas não ripárias. Os resultados deste trabalho evidenciaram uma nova faceta nesse tópico: a variabilidade na composição de espécies ao longo do tempo. Apesar de inúmeros trabalhos evidenciarem que o ambiente nos baixios é mais dinâmico que os platôs, os resultados deste trabalho sugerem que nas áreas não ripárias (platôs) a composição das assembleias de formigas foi mais distinta entre os anos. Novos estudos que busquem descrever a dinâmica das espécies nesses ambientes são importantes para entender como a diversidade muda ao longo do tempo e assim auxiliar ações de conservação, manejo fornecendo informações importantes para geração de políticas públicas.

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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.

Albrecht, M.; Gotelli, N.J. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 126: 134–141.

Alonso, L.E.; Agosti, D. 2000. Biodiversity Studies, Monitoring, and Ants: An Overview. *In*: Agosti, D.; Majer, J.D.; Alonso, L.E.; Schultz, T.R. (Eds.). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., USA. p. 1-8.

Andersen, A.N. 1992. Regulation of “momentary” diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist*, 140: 401–420.

Andersen, A.N. 1997. Using ants as bioindicators: Multiscale issues in ant community ecology. *Conservation Ecology*, 1(1): 8.

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

Baccaro, F.B.; Ketelhut, S.M.; de Morais, J.W. 2010. Resource distribution and soil moisture content can regulate bait control in an ant assemblage in Central Amazonian forest. *Austral Ecology*, 35: 274–281.

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.

Bestelmeyer, B.T.; Agosti, D.; LEEANNE, F.; Alonso, T.; Brandão, C.R.F.; Brown, W.L.; Delabie, J.H.C.; Silvestre, R. 2000. Field techniques for the study of ground-living ants: An Overview, description, and evaluation. *In*: Agosti, D.; Majer, J.D.; Alonso, L.E.; Schultz, T.R. (Eds.). *Ants: standard methods for measuring and*

*monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., USA. p. 122-144.

Bolton, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, p.222.

Borcard, D.; Legendre, P.; Gillet, F. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer Science Business Media, New York, 302pp.

Brown, W.L. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain Forest ant faunas. In: Meggers, B.J.; Ayensu, E.S.; Duckworth, W.D. (Eds.). *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A comparative Review*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. p. 161-185.

Bueno, A.S.; Bruno, R.S.; Pimentel, T.P.; Sanaiotti, T.M.; Magnusson, W.E. 2012. The width of riparian habitats for understory birds in an Amazonian forest. *Ecological Applications*, 22(2): 722–734.

Castro, F.S.; Gontijo, A.B.; Castro, P.T.A.; Ribeiro, S.P. 2012. Annual and Seasonal Changes in the Structure of Litter-Dwelling Ant Assemblages (Hymenoptera: Formicidae) in Atlantic Semideciduous Forests, *Psyche*: 12 p.

Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the genesis of soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43: 234-241.

Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application (<http://purl.oclc.org/estimates>) Acesso: 07/04/2013.

Colwell, R.K.; Coddington, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)*, 345: 101-118.

Costa, F.R.C.; Jean-Louis, G.; Lima, A. P.; Pereira, O. S. 2008. Gradients within gradients: the mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, 20: 69–78.

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. *Brazilian Journal of Nature Conservation*, 8: 3–12.

Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E.; Luizão, R.C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93: 863–878.

Dornelas, M.; Magurran, A.E.; Buckland, S.T.; Chao, A.; Chazdon, R.L.; Colwell, R.K.; Curtis, T.; Gaston, K.J.; Gotelli, N.J.; Kosnik, M.A.; McGill, B.; McCune, J. L.; Morlon, H.; Mumby, P. J.; Øvreås, L.; Studeny, A.; Vellend, M. 2012. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proc. R. Soc. B*, 1750 (280): 1931.

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.

Drucker, D.P.; Costa, F.R.C.; Magnusson, W.E. 2008. How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 65–74.

Dyer, L.A.; Letourneau, D.K. 1999. Relative strengths of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia*, 119: 265-274.

Ellwood, M.D.F.; Foster, W.A. 2004. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature*, 429:549-551.

Espírito-santo, H.M.V.; Magnusson, W.E.; Zuanon, J.; Mendonça, F.P. Landeiro, V.L. 2009. Seasonal variation in the composition of fish assemblages in small Amazonian forest streams: evidence for predictable changes. *Freshwater Biology*, 54: 536–548.

Fagundes, E.P. 2003. *Efeitos de fatores do solo, altitude e inclinação do terreno sobre os invertebrados da serrapilheira, com ênfase em Formicidae (Insecta, Hymenoptera) de reserva Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA/ Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 70pp.

- Fauth, J.E.; Bernardo, J.; Camara, M.; Resetarits, W.J.Jr.; Van buskirk, J.; Mccollum, S.A. 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist*, 147(2): 282-286.
- Folgarait, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: A review. *Biodiversity conservation*, 7: 1221–1244.
- Fowler, H.G. 1993. Relative representation of Pheidole (Hymenoptera: Formicidae) in local ground ant assemblages of the Americas. *Anales de Biología*, 9: 29-37.
- Fox, J.; Weisberg, S. 2011. Na R Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. ([socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion](http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion))  
Acesso: 20/02/2013
- Fraga, R.; Lima, A.P.; Magnusson, W.E. 2011. Mesoscale spatial ecology of a tropical snake assemblage: the width of riparian corridors in central Amazonia. *Herpetological Journal*, 21: 51–57.
- Gómez, C.; Casellas, D.; Oliveras, J.; Bas, J.M. 2003. Structure of ground foraging ant assemblages in relation to land-use change in the northwestern Mediterranean region. *Biodiversity and Conservation*, 12: 2135-2146.
- Gotelli, N.J.; Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379–391.
- Gotelli, N.J.; Ellison, A.M.; Dunn, R.R.; Sanders, N.J. 2011. Counting ants (Hymenoptera: Formicidae): biodiversity sampling and statistical analysis for myrmecologists. *Myrmecological News*, 15: 13-19.
- Harada, A.Y.; Ketelhut, S.M. 2009. Formigas da Reserva Ducke: um grupo ainda pouco estudado? In: Fonseca, C.R.V.; Magalhães, C.; Rafael, F.A.; Franklin, E. (ed.). *A fauna de artrópodes da reserva Florestal Ducke: estado atual do conhecimento taxonômico e biológico*. Manaus: Editora INPA. p. 231-248
- Hölldobler, B.; Wilson, E.O. 1990. *The Ants*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, MA. 733pp.
- Jenkins, C.N.; Sanders, N.J.; Andersen, A. N.; Arnan, X.; Brühl, C.A.; Cerda, X.; Ellison, A.M.; Fisher, B.L.; Fitzpatrick, M.C.; Gotelli, N.J.; Gove, A.D.; Guénard, B.;

Lattke, J.E.; Lessard, J.P.; McGlynn, T.P.; Menke, S.B.; Parr, C.L.; Philpott, S.M.; Vasconcelos, H.L.; Weiser, M.D.; Dunn, R.R. 2011. Global diversity in light of climate change: the case of ants. *Diversity and Distributions*, 17: 652–662.

Kaspari, M. 1996. Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos*, 76: 443-454.

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

Kaspari, M.; Weiser, M.D. 2000. Ant activity along moisture gradients in a Neotropical forest. *Biotropica*, 32: 703– 711.

Lemon, J. 2006. Plotrix: a package in the red light district of R. *R-News*, 6(4): 8-12.

Levings, S.C. 1983. Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy species distributions. *Ecological Monographs*, 53: 435-455.

Lobry de Bruyn, L.A. 1999. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. *Agriculture, Ecosystems e Environment*, 74: 425-441.

Longino, J.T. 2003. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa*, 151: 1–150.

Longino, J.T.; Coddington, J.; Colwell, R.K. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness tree different ways. *Ecology*, 83(3): 689-702.

Losos, E.C.; Leigh Jr., E.G. (Eds.). 2004. Tropical forest diversity and dynamism: findings from a large-scale plot network. Chicago: University of Chicago Press, 645p.

Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Paiva, R.Q.; Monteiro, T.F.; Sousa, L.S.; Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10: 592–600

Magurran, A.E.; Dornelas, M. 2010. Biological diversity in a changing world Introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365, 3593-3597.

- Magnusson, W.E.; Lima, A.P.; Luizão, R.; Luizão, F.; Costa, F.R.; Castilho, C.V. 2005. RAPELD: a modification of the gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5(2):1-6.
- Menin, M.; Lima, A.P.; Magnusson, Ernest, W.; Waldez, F. 2007. Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: mesoscale spatial patterns. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 539-547.
- Miranda, P.N.; Oliveira, M.A.; Baccaro, F.B.; Morato, E.F.; Delabie, J.H.C. 2012. Check list of ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) of the eastern Acre, Amazon, Brazil, *Check List*, 8(4): 722–730.
- 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.
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H.; Wagner, H. 2013. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-7. (CRAN.R-project.org/package=vegan) Acesso: 20/02/2013
- Oliveira, M.L.; Baccaro F.B.; Braga-Neto, R.; Magnusson, W.E. 2008. *Reserva Ducke: a biodiversidade através de uma grade*. Áttema Design Editorial, Manaus, Amazonas. 166 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.
- Peixoto, T.S.; Praxedes, C.L.; Baccaro, F.B.; Barbosa, R. I.; Mourão Júnior, M. 2010. Composição e riqueza de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em savana e ambientes associados de Roraima. *Agroambiente On-line*, 4(1): 1-10.
- Pequeno, P.A.C.L. *Efeitos ambientais sobre as abundâncias de ninhos e biomassa de três espécies de cupim (Insecta: Isoptera) construtor em uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 99 pp.

Perfecto, I.; Vandermeer, J. 1996. Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia*, 108: 577-582.

Punttila, P.; Haila, Y.; Pajunen, T.; Tukia, H. 1991. Colonization of clearcut forests by ants in the southern Finnish taiga: a quantitative survey, 61: 250–262.

R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ([www.R-project.org/](http://www.R-project.org/)). Acesso: 15/02/2013

Ribeiro, J.E.L.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M. R.; Procópio, L. C. 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Manaus, INPA-DFID. 793 p.

Schultz, T.R.; McGlynn, T.P. 2000. The interactions of ants with other organisms. In: Agosti D., Majer J.D., Alonso L.E. and Schultz T. R. (Eds.). *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*, Smithsonian Institution Press, Washington, London. pp. 35–44.

Shik, J.Z.; Flatt, D.; Kay, A.; Kaspari, M. 2012. A life history continuum in the males of a Neotropical ant assemblage: refuting the sperm vessel hypothesis, *Naturwissenschaften*.

Silva, R.R.; Brandão, C.R.F. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf-litter assemblages. *Ecol. Monog.*, 80:107-124.

Silva, R.R.; Silvestre, R. .2004. Riqueza da fauna de formigas (Hymenoptera: Formicidae) que habita as camadas superficiais do solo em Seara, Santa Catarina. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 44(1): 1-11.

Snow, G. 2013. TeachingDemos: Demonstrations for teaching and learning. R package version 2.9. ([CRAN.R-project.org/package=TeachingDemos](http://CRAN.R-project.org/package=TeachingDemos)). Acesso: 07/05/2013

Sousa-Souto, L.; Schoereder, J.H.; Schaefer, C.E.G.R. 2007. Leaf-cutting ants, seasonal burning and nutrient distribution in Cerrado vegetation. *Austral Ecology*, 32: 758–765.

Souza, J.L.P. 2009. *Avaliação do esforço amostral, captura de padrões ecológicos e utilização de taxa substitutos em formigas (Hymenoptera, Formicidae) de liteira com três métodos de coleta na floresta amazônica, Brasil*. Tese de Doutorado/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 97 pp.

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.

Souza, J.L.P.; Moura, C.A.R.; Franklin, E. 2009. Cost-efficiency and information reduction in inventories of ants in an Amazonian forest reserve. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44: 940-948.

Stork, N.E. 1991. The composition of the arthropod fauna of Borneo lowland rain forest trees. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 161-180

Tarli, V.D. 2012. *Influência dos fatores ambientais sobre a composição das espécies de baratas (Insecta: Blattaria) da Reserva Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil*. Dissertação de Mestrado/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 44 pp.

Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Toledo, J.J.; Magnusson, W. E.; Castilho, C.V.; Nascimento, H.E.M. 2011. How much variation in tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *Forest Ecology and Management*, 262: 331–338.

Tuomisto, H.; Poulsen, A.D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *J. Veg. Sci.*, 11: 383-396.

Underwood, E.C.; Fisher, B.L. 2006. The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. *Biological Conservation*, 132: 166–182.

Vasconcelos, H.L.; Leite, M.F.; Vilhena, J.M.S.; Lima, A.P.; Magnusson, W. E. 2008. Ant diversity in an Amazonian savanna: relationship with vegetation structure, disturbance by fire, and dominant ants. *Austral Ecology*, 33: 221- 231

Vasconcelos, H.L.; Macedo, A.C.C.; Vilhena, J.M.S. 2003. Influence of Topography on the Distribution of Ground-Dwelling Ants in an Amazonian Forest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 38 (2): 115–124

Ward, P. S. 2000. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities, p. 99-121. In: D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso & T. R. Schultz (Eds.). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington, Smithsonian Institution Press, xix + 280 p.

Watt, A.D.; Stork, N.E.; Bolton, B. 2002. The diversity and abundance of ants in relation to forest disturbance and plantation establishment in southern Cameroon. *J. App. Ecol.* 39: 18–30.

Wilson, E.O. 2003. La hiperdiversidad como fenomeno real: el caso de Pheidole. p. 363-370. In: F. Fernández (ed.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Bogotá, Colômbia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, xxv + 424 p.

## 9. APÊNDICE (Lista de espécies)

**Apêndice 1.** Frequência (%) das formigas de liteira coletadas com *pitfall* nas 30 parcelas da Reserva Ducke nos anos de 2006 e 2012. Os Valores obtidos para frequência representam o número de parcelas em que cada espécie de formiga foi capturada nos dois períodos e em ambos. (---) representa a ausência da espécie no ano relacionado. Os táxons encontram-se por ordem alfabética.

SUBFAMÍLIA/TÁXON	2006 (%)	2012 (%)	2006 e 2012 (%)
<b>Amblyoponinae</b>			
<i>Prionopelta punctulata</i>	10	10	20
<b>Cerapachyinae</b>			
<i>Acanthognathus teledectus</i>	---	3	3
<i>Acanthostichus</i> sp.1	3	---	3
<b>Dolichoderinae</b>			
<i>Azteca</i> sp.1	10	10	20
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	3	---	3
<i>Dolichoderus</i> sp.1	3	---	3
<i>Dolichoderus</i> sp.2	3	---	3
<i>Dolichoderus</i> sp.3	3	---	3
<i>Dolichoderus</i> sp.5	7	---	7
<i>Tapinoma</i> sp.1	3	---	3
<b>Ecitoninae</b>			
<i>Eciton burchelli</i>	---	3	3
<i>Eciton dulcius</i>	3	---	3
<i>Eciton rapax</i>	10	---	10
<i>Labidus coecus</i>	20	3	23
<i>Labidus mars</i>	3	---	3
<i>Labidus praedator</i>	27	7	30
<i>Labidus spininodis</i>	3	---	3
<i>Neivamyrmex gibbatus</i>	23	3	23
<i>Neivamyrmex</i> sp.1	7	---	7
<i>Neivamyrmex</i> sp.2	3	3	7
<i>Neivamyrmex</i> sp.3	3	---	3
<i>Neivamyrmex</i> sp.4	3	---	3
<i>Neivamyrmex</i> sp.7	---	3	3
<i>Nomamyrmex esenbeckii</i>	13	---	13
<i>Nomamyrmex hartigi</i>	3	---	3
<b>Ectatomminae</b>			
<i>Ectatomma edentatum</i>	57	67	80
<i>Ectatomma lugens</i>	70	67	80
<i>Gnamptogenys acuminata</i>	7	7	13
<i>Gnamptogenys felicta</i>	---	3	3

<b>SUBFAMÍLIA/TÁXON</b>	<b>2006 (%)</b>	<b>2012 (%)</b>	<b>2006 e 2012 (%)</b>
<i>Gnamptogenys horni</i>	43	63	77
<i>Gnamptogenys moelleri</i>	3	3	7
<i>Gnamptogenys relictata</i>	---	20	20
<i>Gnamptogenys sulcata</i>	3	---	3
<i>Gnamptogenys tortuolosa</i>	20	37	47
<i>Gnamptogenys</i> sp.1	---	7	7
<i>Gnamptogenys</i> sp.2	---	3	3
<i>Gnamptogenys</i> sp.3	---	3	3
<b>Formicinae</b>			
<i>Acropyga</i> sp.1	13	---	13
<i>Acropyga</i> sp.2	3	---	3
<i>Acropyga</i> sp.3	---	3	3
<i>Brachymyrmex heeri</i>	7	---	7
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	---	3	3
<i>Camponotus atriceps</i>	10	7	17
<i>Camponotus crassus</i>	3	3	7
<i>Camponotus novogranadensis</i>	7	3	10
<i>Camponotus rapax</i>	30	13	43
<i>Camponotus</i> sp.2	20	---	20
<i>Camponotus</i> sp.4	33	23	40
<i>Camponotus</i> sp.5	23	---	23
<i>Camponotus</i> sp.6	7	10	17
<i>Camponotus</i> sp.8	7	7	13
<i>Camponotus</i> sp.10	3	---	3
<i>Camponotus</i> sp.15	---	7	7
<i>Gigantiops destructor</i>	10	7	17
<i>Nylanderia</i> sp.1	57	7	60
<i>Nylanderia</i> sp.2	60	60	80
<i>Nylanderia</i> sp.3	17	50	60
<i>Nylanderia</i> sp.4	---	40	40
<b>Myrmicinae</b>			
<i>Acromyrmex</i> sp.1	7	---	7
<i>Allomerus octoarticulatus</i>	7	---	7
<i>Allomerus septemarticulatus</i>	---	3	3
<i>Allomerus</i> sp.1	---	3	3
<i>Apterostigma</i> sp.1	3	---	3
<i>Apterostigma</i> sp.2	17	---	17
<i>Apterostigma</i> sp.3	3	---	3
<i>Apterostigma</i> sp.4	3	3	7
<i>Apterostigma</i> sp.5	---	3	3
<i>Atta</i> sp.1	7	3	10
<i>Atta</i> sp.2	3	3	7

<b>SUBFAMÍLIA/TÁXON</b>	<b>2006 (%)</b>	<b>2012 (%)</b>	<b>2006 e 2012 (%)</b>
<i>Basiceros balzani</i>	20	---	20
<i>Basiceros</i> sp.1	3	---	3
<i>Blepharidatta brasiliensis</i>	60	80	93
<i>Carebara urichi</i>	20	13	30
<i>Carebara</i> sp.1	10	10	17
<i>Carebara</i> sp.4	---	3	3
<i>Cephalotes</i> sp.3	13	---	13
<i>Cephalotes</i> sp.4	3	---	3
<i>Cephalotes</i> sp.5	3	---	3
<i>Cephalotes</i> sp.8	---	3	3
<i>Cyphomyrmex laevigatus</i>	10	---	10
<i>Cyphomyrmex peltatus</i>	50	---	50
<i>Chyphomyrmex rimosus</i>	---	17	17
<i>Cyphomyrmex</i> sp.1	3	---	3
<i>Chyphomyrmex</i> sp.2	---	3	3
<i>Chyphomyrmex</i> sp.3	---	3	3
<i>Chyphomyrmex</i> sp.4	---	3	3
<i>Chyphomyrmex</i> sp.5	---	20	20
<i>Chyphomyrmex</i> sp.6	---	7	7
<i>Chyphomyrmex</i> sp.7	---	3	3
<i>Crematogaster acuta</i>	---	3	3
<i>Crematogaster brasiliensis</i>	47	73	83
<i>Crematogaster crinosa</i>	---	3	3
<i>Crematogaster erecta</i>	7	---	7
<i>Crematogaster flavomicrops</i>	3	---	3
<i>Crematogaster flavosensitiva</i>	10	13	20
<i>Crematogaster limata</i>	53	27	67
<i>Crematogaster nigropilosa</i>	---	7	7
<i>Crematogaster sotobosque</i>	53	37	63
<i>Crematogaster stollii</i>	3	---	3
<i>Crematogaster tenuicula</i>	97	93	100
<i>Crematogaster</i> sp.1	3	---	3
<i>Crematogaster</i> sp.2	3	---	3
<i>Crematogaster</i> sp.3	3	---	3
<i>Crematogaster</i> sp.4	3	---	3
<i>Crematogaster</i> sp.5	3	---	3
<i>Hylomyrma</i> sp.1	---	3	3
<i>Megalomyrmex balzani</i>	10	---	10
<i>Megalomyrmex</i> sp.1	---	20	20
<i>Megalomyrmex</i> sp.2	13	---	13
<i>Megalomyrmex</i> sp.4	3	---	3
<i>Megalomyrmex</i> sp.7	---	3	3

<b>SUBFAMÍLIA/TÁXON</b>	<b>2006 (%)</b>	<b>2012 (%)</b>	<b>2006 e 2012 (%)</b>
<i>Monomorium pharaonis</i>	3	3	7
<i>Mycocepurus smithii</i>	3	3	7
<i>Mycocepurus</i> sp.1	3	---	3
<i>Myrmicocrypta</i> sp.1	13	---	13
<i>Myrmicocrypta</i> sp.3	---	7	7
<i>Myrmicocrypta</i> sp.4	---	3	3
<i>Ochetomyrmex neopolitus</i>	---	17	17
<i>Ochetomyrmex semipolitus</i>	30	33	43
<i>Octostruma balzani</i>	---	30	30
<i>Octostruma</i> sp.1	---	3	3
<i>Oxyepoecus epphiatus</i>	---	7	7
<i>Pheidole cephalica</i>	10	17	23
<i>Pheidole fracticeps</i>	57	---	57
<i>Pheidole meinerti</i>	53	---	53
<i>Pheidole tortulosa</i>	---	53	53
<i>Pheidole</i> sp.1	60	---	60
<i>Pheidole</i> sp.2	63	57	80
<i>Pheidole</i> sp.4	10	---	10
<i>Pheidole</i> sp.5	7	---	7
<i>Pheidole</i> sp.6	57	40	70
<i>Pheidole</i> sp.7	3	---	3
<i>Pheidole</i> sp.8	27	70	73
<i>Pheidole</i> sp.9	20	---	20
<i>Pheidole</i> sp.10	---	47	47
<i>Pheidole</i> sp.11	40	27	60
<i>Pheidole</i> sp.12	13	---	13
<i>Pheidole</i> sp.13	43	27	53
<i>Pheidole</i> sp.14	7	10	17
<i>Pheidole</i> sp.15	60	30	67
<i>Pheidole</i> sp.16	20	7	23
<i>Pheidole</i> sp.17	13	17	23
<i>Pheidole</i> sp.19	33	20	43
<i>Pheidole</i> sp.20	---	40	40
<i>Pheidole</i> sp.21	10	10	20
<i>Pheidole</i> sp.22	20	13	33
<i>Pheidole</i> sp.23	13	13	27
<i>Pheidole</i> sp.24	47	33	67
<i>Pheidole</i> sp.25	20	7	27
<i>Pheidole</i> sp.26	27	3	30
<i>Pheidole</i> sp.27	3	20	23
<i>Pheidole</i> sp.28	13	20	27
<i>Pheidole</i> sp.29	10	3	13

<b>SUBFAMÍLIA/TÁXON</b>	<b>2006 (%)</b>	<b>2012 (%)</b>	<b>2006 e 2012 (%)</b>
<i>Pheidole</i> sp.30	7	---	7
<i>Pheidole</i> sp.31	23	13	33
<i>Pheidole</i> sp.32	30	37	53
<i>Pheidole</i> sp.33	13	3	17
<i>Pheidole</i> sp.34	3	---	3
<i>Pheidole</i> sp.35	23	40	57
<i>Pheidole</i> sp.36	23	---	23
<i>Pheidole</i> sp.37	13	---	13
<i>Pheidole</i> sp.38	27	---	27
<i>Pheidole</i> sp.39	30	47	50
<i>Pheidole</i> sp.41	3	3	7
<i>Pheidole</i> sp.42	37	7	40
<i>Pheidole</i> sp.43	7	3	7
<i>Pheidole</i> sp.44	13	---	13
<i>Pheidole</i> sp.45	10	---	10
<i>Pheidole</i> sp.46	10	---	10
<i>Pheidole</i> sp.47	7	7	13
<i>Pheidole</i> sp.48	3	3	7
<i>Pheidole</i> sp.49	7	20	27
<i>Pheidole</i> sp.50	20	---	20
<i>Pheidole</i> sp.51	17	3	17
<i>Pheidole</i> sp.52	7	10	17
<i>Pheidole</i> sp.53	3	7	10
<i>Pheidole</i> sp.54	10	40	43
<i>Pheidole</i> sp.55	27	43	50
<i>Pheidole</i> sp.62	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.63	13	---	13
<i>Pheidole</i> sp.64	---	13	13
<i>Pheidole</i> sp.65	---	33	33
<i>Pheidole</i> sp.66	---	27	27
<i>Pheidole</i> sp.67	---	13	13
<i>Pheidole</i> sp.68	---	60	60
<i>Pheidole</i> sp.69	---	13	13
<i>Pheidole</i> sp.70	---	7	7
<i>Pheidole</i> sp.71	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.72	---	10	10
<i>Pheidole</i> sp.73	---	10	10
<i>Pheidole</i> sp.74	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.75	---	10	10
<i>Pheidole</i> sp.76	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.77	---	17	17
<i>Pheidole</i> sp.78	---	7	7

SUBFAMÍLIA/TÁXON	2006 (%)	2012 (%)	2006 e 2012 (%)
<i>Pheidole</i> sp.79	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.80	---	13	13
<i>Pheidole</i> sp.81	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.82	---	7	7
<i>Pheidole</i> sp.83	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.84	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.85	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.86	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.87	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.88	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.89	---	7	7
<i>Pheidole</i> sp.90	---	3	3
<i>Pheidole</i> sp.91	---	3	3
<i>Procryptocerus marginatus</i>	3	---	3
<i>Rogeria alzatei</i>	3	17	20
<i>Rogeria</i> sp.1	---	7	7
<i>Sericomyrmex</i> sp.1	23	---	23
<i>Sericomyrmex</i> sp.2	3	---	3
<i>Sericomyrmex</i> sp.5	---	17	17
<i>Solenopsis geminata</i>	20	17	30
<i>Solenopsis</i> sp.1	47	---	47
<i>Solenopsis</i> sp.2	30	57	70
<i>Solenopsis</i> sp.3	23	73	80
<i>Solenopsis</i> sp.4	20	57	67
<i>Solenopsis</i> sp.5	37	---	37
<i>Solenopsis</i> sp.6	10	---	10
<i>Solenopsis</i> sp.7	20	---	20
<i>Solenopsis</i> sp.9	7	37	43
<i>Solenopsis</i> sp.11	---	47	47
<i>Solenopsis</i> sp.17	---	37	37
<i>Solenopsis</i> sp.18	---	3	3
<i>Strumigenys carinithorax</i>	3	---	3
<i>Strumigenys elongata</i>	---	7	7
<i>Strumigenys perparva</i>	7	13	20
<i>Strumigenys precava</i>	3	---	3
<i>Strumigenys trinidadensis</i>	10	---	10
<i>Strumigenys</i> sp.1	53	87	97
<i>Strumigenys</i> sp.2	13	---	13
<i>Strumigenys</i> sp.3	10	3	10
<i>Strumigenys</i> sp.4	3	27	30
<i>Strumigenys</i> sp.5	---	7	7
<i>Strumigenys</i> sp.9	---	3	3

<b>SUBFAMÍLIA/TÁXON</b>	<b>2006 (%)</b>	<b>2012 (%)</b>	<b>2006 e 2012 (%)</b>
<i>Trachymyrmex bugnioni</i>	3	---	3
<i>Trachymyrmex opulentus</i>	17	7	17
<i>Trachymyrmex</i> sp.1	20	10	27
<i>Trachymyrmex</i> sp.2	17	7	23
<i>Trachymyrmex</i> sp.3	13	3	17
<i>Trachymyrmex</i> sp.4	10	3	13
<i>Trachymyrmex</i> sp.5	77	70	93
<i>Trachymyrmex</i> sp.6	3	---	3
<i>Trachymyrmex</i> sp.7	13	7	17
<i>Trachymyrmex</i> sp.8	7	13	20
<i>Trachymyrmex</i> sp.9	7	---	7
<i>Trachymyrmex</i> sp.10	7	17	23
<i>Trachymyrmex</i> sp.11	3	---	3
<i>Wasmannia auropunctata</i>	60	70	83
<i>Wasmannia iheringi</i>	3	---	3
<i>Wasmannia rochai</i>	---	3	3
<i>Wasmannia scrobifera</i>	7	3	10
<i>Xenomyrmex stollii</i>	---	3	3
<i>Xenomyrmex</i> sp.1	---	3	3
<b>Paraponerinae</b>			
<i>Paraponera clavata</i>	3	---	3
<b>Ponerinae</b>			
<i>Anochetus diegensis</i>	13	3	17
<i>Anochetus emarginatus</i>	3	---	3
<i>Anochetus horridus</i>	10	---	10
<i>Centromyrmex brachycola</i>	3	---	3
<i>Centromyrmex gigas</i>	---	3	3
<i>Hypoponera</i> sp.1	7	20	23
<i>Hypoponera</i> sp.2	7	13	20
<i>Hypoponera</i> sp.3	3	---	3
<i>Hypoponera</i> sp.4	17	3	20
<i>Hypoponera</i> sp.5	3	3	3
<i>Hypoponera</i> sp.6	3	23	27
<i>Hypoponera</i> sp.7	3	---	3
<i>Hypoponera</i> sp.8	3	3	7
<i>Hypoponera</i> sp.10	---	30	30
<i>Hypoponera</i> sp.11	---	20	20
<i>Leptogenys famelica</i>	---	3	3
<i>Leptogenys wheeleri</i>	7	3	10
<i>Leptogenys</i> sp.1	3	3	7
<i>Leptogenys</i> sp.2	13	10	20
<i>Odontomachus brunneus</i>	3	---	3

<b>SUBFAMÍLIA/TÁXON</b>	<b>2006 (%)</b>	<b>2012 (%)</b>	<b>2006 e 2012 (%)</b>
<i>Odontomachus caelatus</i>	10	10	20
<i>Odontomachus haematodus</i>	7	10	17
<i>Odontomachus laticeps</i>	3	7	10
<i>Odontomachus meinerti</i>	3	3	7
<i>Odontomachus opaciventris</i>	13	3	17
<i>Odontomachus scalptus</i>	3	20	20
<i>Pachycondyla apicalis</i>	7	33	37
<i>Pachycondyla arhuaca</i>	10	17	20
<i>Pachycondyla commutata</i>	3	10	13
<i>Pachycondyla constricta</i>	47	63	73
<i>Pachycondyla crassinoda</i>	57	60	73
<i>Pachycondyla curvinodis</i>	---	3	3
<i>Pachycondyla ferruginea</i>	---	3	3
<i>Pachycondyla globularia</i>	---	3	3
<i>Pachycondyla harpax</i>	43	---	43
<i>Pachycondyla impressa</i>	---	3	3
<i>Pachycondyla marginata</i>	---	3	3
<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	---	13	13
<i>Pachycondyla striata</i>	---	53	53
<b>Proceratiinae</b>			
<i>Discothyrea denticulata</i>	---	3	3
<b>Pseudomyrmicinae</b>			
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	3	---	3
<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	3	---	3
<i>Pseudomyrmex</i> sp.3	3	---	3
<i>Pseudomyrmex</i> sp.9	---	3	3