



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA – PPGZOO

**Efeitos do alagamento sazonal em assembleias de Formigas
(Hymenoptera: Formicidae) nas florestas de Terra-firme, Igapó e
Várzea na Amazônia Central**

Discente: Aline Nobre Guindani

Manaus, Amazonas

Junho/2023



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA – PPGZOO

**Efeitos do alagamento sazonal em assembleias de Formigas
(Hymenoptera: Formicidae), nas florestas de Terra-firme, Igapó e
Várzea na Amazônia Central**

Discente: Aline Nobre Guindani

Orientador: Prof. Dr. Fabrício Beggiato Baccaro

Coorientador: Prof. Dr. Torbjørn Haugaasen

Dissertação apresentado à Universidade Federal do Amazonas como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

Manaus, Amazonas

Junho/2023

Ficha Catalográfica

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

G964e Guindani, Aline Nobre
Efeitos do alagamento sazonal em assembleias de Formigas (Hymenoptera: Formicidae), nas florestas de Terra-firme, Igapó e Várzea na Amazônia Central / Aline Nobre Guindani . 2023
38 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: Fabrício Beggiato Baccaro
Coorientador: Torbjørn Haugaasen
Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Federal do Amazonas.

1. Inundação. 2. Perturbação. 3. Grupo funcional. 4. Alagamento sazonal. I. Baccaro, Fabrício Beggiato. II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

Agradecimentos

Ao Programa de Pós-Graduação de Zoologia da UFAM pela oportunidade de realizar o mestrado, ao corpo docente, secretário Gil e à coordenadora do programa Cintia Cornelius. Agradeço à FAPEAM pela concessão da bolsa, ao CNPq e à Norwegian University of Life Sciences pelo apoio financeiro para a realização da coleta das amostras.

Ao meu orientador Fabricio Baccaro por ter aceitado meu pedido de orientação, por todo incentivo, conhecimento, sabedoria e pelo apoio com as dificuldades que enfrentamos durante o período de pandemia ao longo do meu mestrado. Agradeço ao meu orientador e ao meu coorientador Torbjørn Haugaasen pela oportunidade de poder trabalhar com este projeto e pelas ideias durante o mestrado.

À turma de 2021 que juntos vivemos uma experiência desafiante em realizar as disciplinas da pós-graduação de forma remota, e mesmo assim conseguimos criar amizades e ajudar uns aos outros.

Às grandes amizades que conquistei durante o mestrado com a Cláudia, Talitha e Amanda que sempre foram muito acolhedoras, me ensinaram sobre a cultura do Norte e estiveram do meu lado durante as fases do mestrado. Também agradeço às colegas de laboratório Juliana, Érica, Cris e Isabela que tive muita alegria em conhecer e compartilhar momentos especiais.

Agradeço à todas as pessoas que contribuíram neste trabalho, à Isabela, Janderson, Diego e aos auxiliares de campo que realizaram a coleta das amostras em 2018 e 2019. À Talitha que iniciou a triagem, montagem e identificação de algumas formigas no laboratório e depois sempre teve muita paciência e dedicação em me ensinar para continuar com este trabalho. E à Isabela que me explicou com tranquilidade e paciência como foram feitas as coletas e informações sobre a área.

Agradeço àqueles que são tudo pra mim, minha família, aos meus pais Marileusa e Everson que sempre foram meus melhores amigos, sempre me apoiaram nas minhas decisões, me ensinaram a nunca desistir dos meus sonhos e sempre estiveram ao meu lado em todos os momentos. Ao meu irmão Eduardo e minha cunhada Mariana que sempre demonstraram empolgação em ouvir sobre o projeto do meu mestrado. Ao meu marido Régis agradeço por poder compartilhar a vida com ele, por ele ser compreensivo, prestativo, carinhoso, por estar sempre ao meu lado nos momentos bons e ruins e também por todo incentivo em fazer o mestrado.

Por fim, agradeço à todas pessoas que cruzaram meu caminho durante minha vida e puderam compartilhar um pouco de conhecimento e histórias comigo, sou muito grata à todas(os) que através de alguns gestos e ensinamentos me ajudaram a chegar até aqui.

Resumo

A Amazônia é a maior floresta tropical do planeta, cobrindo mais de 750.000 Km² e possuindo aproximadamente 82% de floresta de terra-firme e 17% de florestas periodicamente inundadas, como florestas de igapó e várzea. A floresta de igapó é sazonalmente inundada por águas pretas, muito ácidas, pobres em nutrientes e ricas em ácidos húmicos. A floresta de várzea é sazonalmente inundada por águas brancas, derivadas de rios com a nascente na cordilheira dos Andes, e transportam grande quantidade de sedimentos. O fenômeno de inundação sazonal pode ser considerado como perturbação natural e cíclica para muitos organismos que vivem em florestas alagadas, como as formigas. O alagamento promove a diminuição do habitat disponível, aumentando a densidade de indivíduos e a competição por recursos. Nosso objetivo foi investigar o efeito do alagamento periódico na estrutura taxonômica e funcional de formigas no estrato terrestre e arbóreo, usando florestas de terra-firme como controle. Foram feitas coletas de formigas no estrato terrestre e arbóreo em 3 transectos de 2 km, com 10 pontos de amostragem em cada tipo florestal de terra-firme (não alagável), várzea e igapó (alagáveis), na região do Lago Uauacú, próximo à confluência do Rio Solimões e Rio Purús, na Amazônia central, Brasil. No estrato terrestre utilizamos 6 pitfalls de solo (3 sem isca e 3 com isca de fezes) no período de seca e no estrato arbóreo utilizamos guarda-chuva entomológico (50 árvores do sub-bosque por transecto) no período de seca e cheia. Registramos 6.903 formigas divididas em 7 subfamílias, 35 gêneros e 129 espécies/morfoespécies. O número de espécies de formigas no estrato terrestre amostradas na terra-firme foi maior quando comparado com a várzea e o igapó. No estrato arbóreo, o número de espécies de formigas foi maior no período de cheia comparado a seca, e a floresta de várzea apresentou maior riqueza de formigas. A composição de formigas da terra-firme foi diferente de várzea e igapó no estrato terrestre e arbóreo na seca e cheia. Através da classificação dos grupos funcionais, verificamos que houve um aumento significativo do grupo funcional predadora arborícola no estrato arbóreo da cheia, quando comparado com a seca. As formigas que forrageiam e nidificam no estrato terrestre foram prejudicadas durante o período de inundação. Já as formigas onívoras generalistas e onívoras arborícolas parecem se favorecer durante o período de cheia. Nossos resultados sugerem uma resposta complexa da mirmecofauna, principalmente terrícola. Dado que o igapó e principalmente as várzeas estão entre os ecossistemas mais ameaçados nas florestas tropicais, entender a relação entre a diversidade de formigas e o pulso de inundação natural tem importantes implicações para a conservação. Além disso, como as formigas são frequentemente reconhecidas como um grupo fundamental, a modificação humana da estrutura da floresta pode levar a mudanças na diversidade da assembleia de formigas que podem afetar muitos outros elementos do ecossistema.

Palavras-chave: inundação; perturbação; grupo funcional;

Abstract

The Amazon is the largest tropical forest on the planet, covering over 750,000 km² and comprising approximately 82% of upland forest and 17% of periodically flooded forests, such as igapó and várzea forests. The igapó forest is seasonally flooded by blackwater, which is highly acidic, nutrient-poor, and rich in humic acids. The várzea forest is seasonally flooded by whitewater, derived from rivers originating in the Andes mountain range, and carries a large amount of sediment. The seasonal flooding phenomenon can be considered a natural and cyclical disturbance for many organisms living in flooded forests, such as ants. Flooding leads to a decrease in available habitat, increasing the density of individuals and competition for resources. We aimed to investigate the effect of periodic flooding on the taxonomic and functional structure of terrestrial and arboreal ants, using terra firme forests as controls. Collections of ground-dwelling and arboreal ants were made in 3 transects of 2 km with 10 sampling points in each forest type: upland (non-floodable), várzea, and igapó (floodable), in the region of Lake Uauaçu, near the confluence of the Solimões and Purús rivers, in central Amazoni, Brazil. In the ground stratum, we used 6 soil pitfall traps (3 without bait and 3 with faeces as bait) during the dry season. In the arboreal stratum, we used an entomological umbrella (50 understory trees per transect) during both the dry and flood seasons. We recorded 6,903 ants divided into 7 subfamilies, 35 genera, and 129 species/morphospecies. The number of ground-dwelling ant species sampled in the upland forest was higher compared to várzea and igapó in the ground stratum. In the arboreal stratum, the number of ant species was higher during the flood period compared to the dry season, and the várzea forest showed greater ant richness. The composition of ground-dwelling ants differed between the upland forest and várzea/igapó in both the ground and arboreal strata during the dry and flood periods. Through the classification of functional groups, we found a significant increase in the arboreal predator functional group in the arboreal stratum during the flood season compared to the dry season. Ants that forage and nest in the ground stratum are adversely affected during the flooding period, while generalist omnivorous ants and arboreal omnivorous ants appear to benefit during the flood season. Given that igapó and mainly várzea are among the most threatened ecosystems in tropical forests, understanding the relationship between ant diversity and the natural flood pulse has important implications for conservation. Moreover, as ants are frequently recognized as a keystone group, human modification of forest structure may lead to changes in ant-assemblage diversity that could affect many other elements in the ecosystem.

Keywords: flooding; disturbance; functional groups;

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	8
2. OBJETIVOS.....	10
2.1. Objetivo Geral.....	10
2.2. Objetivos Específicos.....	10
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	10
3.1. Área de Estudo.....	10
3.2. Métodos de Amostragem.....	11
3.3. Classificação dos grupos funcionais das formigas.....	12
3.4. Análise de dados.....	13
4. RESULTADOS.....	15
4.1. Ocorrência e Riqueza das espécies.....	15
4.2. Composição das espécies.....	17
4.3. Grupos funcionais.....	18
5. DISCUSSÃO.....	20
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	25
8. MATERIAL SUPLEMENTAR.....	31

1. Introdução

A Amazônia é a maior floresta tropical contínua do planeta, cobrindo mais de 750.000 Km² (Wittmann & Junk 2016). Ela representa um ecossistema complexo, onde 83% de sua área é composta por florestas de terra-firme ou outras formações que se situam acima dos níveis máximos de inundação de lagos e rios (Melack & Hess, 2010), e os restantes 17% é composta por florestas alagadas que estão situadas nas planícies de inundação (Hess *et al.*, 2015). As florestas inundadas estão sujeitas a pulsos anuais de alagamento (Junk *et al.*, 2013), suportando inundações por até 6 meses por ano (Wittmann, *et al.*, 2010). O pulso de inundação interage com o gradiente topográfico das planícies gerando grande heterogeneidade no habitat, pois, influencia na altura e duração do pulso de inundação localmente (Junk *et al.*, 2015; Wittmann *et al.*, 2004).

As diferenças nas características da água também afetam a diversidade, dinâmica e estrutura das florestas sazonalmente alagadas (Prance, 1996; Junk *et al.*, 2011). Apesar das características da água variar de forma contínua (Ferreira-Neto *et al.* 2021), elas são frequentemente agrupadas em classes. A floresta de igapó é sazonalmente inundada por águas pretas, pobres em nutrientes, porém, ricas em ácidos húmicos, com pH na faixa de 4 (Junk & Piedade 2010; Junk *et al.*, 2015). Já a floresta de várzea é sazonalmente inundada por águas brancas, derivadas de rios com a nascente na cordilheira dos Andes, transportando uma grande quantidade de sedimentos e apresentam pH mais neutro (Junk & Piedade, 2010). Os rios de águas brancas depositam sedimentos anualmente nas florestas de várzea, fazendo com que sejam ricas em nutrientes e tenham maior produtividade quando comparadas com a floresta de igapó (Junk *et al.*, 2015). Essa diferença no aporte de nutrientes, influencia a composição de plantas e outros organismos. Dessa forma a riqueza de espécies é normalmente maior nas áreas de terra-firme, seguida da várzea e igapó (Haugaasen & Peres, 2006, Oliveira *et al.*, 2021).

O fenômeno de inundação sazonal de grandes rios e alterações no nível do lençol freático pode ser consideradas como perturbações naturais e cíclicas para muitos organismos terrícolas em diferentes ecossistemas (Junk *et al.*, 1989; Wittmann *et al.*, 2004; Mertl *et al.*, 2009; Baccaro *et al.*, 2013, Ballinger *et al.* 2007). Diversos artrópodes, dentre eles algumas formigas, desenvolveram estratégias de sobrevivência às inundações, permitindo que tolerem flutuações periódicas do nível de água. Estes organismos conseguem perceber aumento de umidade antes da chegada da inundação e podem realizar migrações para locais que ofereçam abrigo e alimento, se estabelecendo em

troncos e copas de árvores e arbustos (de Paula *et al.*, 2015; Adis e Junk, 2002). No entanto, a maioria das espécies não apresentam adaptações e são forçadas a se deslocar para a vegetação ou horizontalmente para áreas de terra-firme (Adis e Junk, 2002). Dessa forma, a diminuição do habitat disponível aumenta a densidade de indivíduos, aumentando da competição por recursos que se tornam proporcionalmente mais escassos (Majer & Delabie, 1994).

As formigas estão agrupadas em uma única família (Hymenoptera: Formicidae), estão presentes em quase todos os ecossistemas terrestres e são consideradas um grupo abundante e de grande importância ecológica (Baccaro *et al.*, 2015). Na floresta amazônica, as formigas representam aproximadamente 25% da biomassa de animais terrestres (Fittkau & Klinge, 1973) e aproximadamente 50% da biomassa de animais que vivem no dossel das florestas (Ellwood & Foster, 2004). Como as formigas ocupam os mais variados nichos, o efeito do alagamento periódico pode variar entre estratos e níveis tróficos (Pringle *et al.* 2019).

As formigas que nidificam no solo podem ser classificadas em epigéicas (formam ninhos e forrageiam na superfície do solo e na serrapilheira) e hipogéicas (constroem os ninhos no subsolo e vivem dentro deles, eventualmente saindo para forragear na superfície), ambas são mais sensíveis ao alagamento de suas colônias (Mertl *et al.*, 2009, Vasconcelos *et al.*, 2010, Holanda *et al.* 2020). Já as formigas arborícolas, que nidificam e forrageiam nas árvores, são menos afetadas com inundações (Majer & Delabie, 1994), e também são mais adaptadas a maiores índices de radiação solar e risco de dissecação (Yanoviak & Kaspari, 2000). Já as formigas de solo, que vivem sob um ambiente de maior umidade, são menos resistentes à irradiação solar (Spicer *et al.*, 2017). O efeito do alagamento resulta em padrões já conhecidos, como maior riqueza de formigas em florestas não alagáveis do que em florestas periodicamente alagáveis (Majer & Delabie, 1994; Pringle *et al.* 2019), principalmente porque as espécies que nidificam na serrapilheira e no solo são mais diversas, e muitas espécies só ocorrem em locais que são menos afetados pelas águas de inundações sazonais (Vasconcelos *et al.*, 2010). Dessa forma, a duração e nível de alagamento é uma força estruturadora importante das assembleias de formigas (Majer & Delabie, 1994; Mertl *et al.*, 2009; Baccaro *et al.*, 2013, Pringle *et al.* 2019, Holanda *et al.* 2020).

As formigas também podem ser classificadas em grupos funcionais ou guildas, com o intuito de descrever padrões e comparar as respostas de diferentes níveis tróficos em ambientes contrastantes (Hawkins & MacMahon, 1989; Wilson, 1999). A utilização

desta classificação com formigas é útil porque pode descrever as possíveis funções ecossistêmicas que elas desempenham (Macedo *et al.*, 2011; Groc *et al.*, 2013), e como a estrutura das comunidades podem mudar frente a perturbação natural ou antrópica (Hoffmann & Andersen, 2003). Por exemplo, o alagamento sazonal nas florestas pode favorecer a presença de espécies predadoras (Rowedder *et al.*, 2021), já o alagamento não previsível pode favorecer espécies generalistas (Baccaro *et al.* 2013). Portanto, diferenças nos grupos funcionais podem fornecer informações mais completas sobre o funcionamento das assembleias de formigas em florestas alagáveis e não alagáveis.

Estudos sobre a estrutura e composição de assembleias de formigas estão sendo constantemente realizados na Amazônia, mas quando envolvem inundações sazonais geralmente são realizados contrastando apenas um tipo de floresta alagada (i.e., Majer & Delabie, 1994, Pringle *et al.*, 2019). Este trabalho investigou o efeito do alagamento sazonal sobre a diversidade de formigas em três tipos florestais, terra-firme (não alagável), igapó e várzea (alagáveis) no período de seca e cheia. O objetivo deste trabalho é elucidar o efeito do alagamento periódico na estruturação das assembleias de formigas de solo e arborícolas. Também investigamos como o alagamento periódico afeta a abundância relativa dos principais grupos funcionais com intuito de entender melhor o funcionamento das assembleias de formigas frente ao alagamento na Amazônia Central.

2. Objetivos

2.1. Objetivo Geral

Avaliar os efeitos da inundação sazonal sobre a riqueza, abundância e composição de assembleias de formigas em florestas de igapó e várzea, usando como controle florestas de terra-firme, na Amazônia Central.

2.1. Objetivos específicos

- Comparar a riqueza, abundância e composição de assembleias de formigas, antes e durante o período de inundação, em três tipos florestais (várzea, igapó e terra-firme) na Amazônia Central.
- Avaliar como a inundação periódica afeta os grupos funcionais de formigas nos três tipos florestais (várzea, igapó e terra-firme).

3. Material e Métodos

3.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na região do Lago Uauacú (4°14' S e 62° 17' W), localizado no baixo Rio Purús, próximo à confluência dos Rios Purús e Solimões na Amazônia central, Brasil (Figura 1). Grande parte da área de amostragem faz parte do Projeto de Reserva de Desenvolvimento Sustentável Piagaçu-Purús. O Lago Uauacú tem 32 Km de extensão e possui formato de lua crescente. Haugaasen e Peres (2006) descreveram a área como um mosaico com elevado valor de conservação e grande biodiversidade devido à justaposição das florestas de terra-firme, várzea e igapó.

Nesta área, a floresta de várzea é inundada pelas águas brancas do Rio Purús e Solimões. A floresta de igapó ocorre ao longo das margens do Lago Uauacú de água preta e a floresta de terra-firme ocorre ao redor do lago (Figura 1). É uma região com grande riqueza de espécies de plantas e animais (Haugaasen & Peres, 2006).

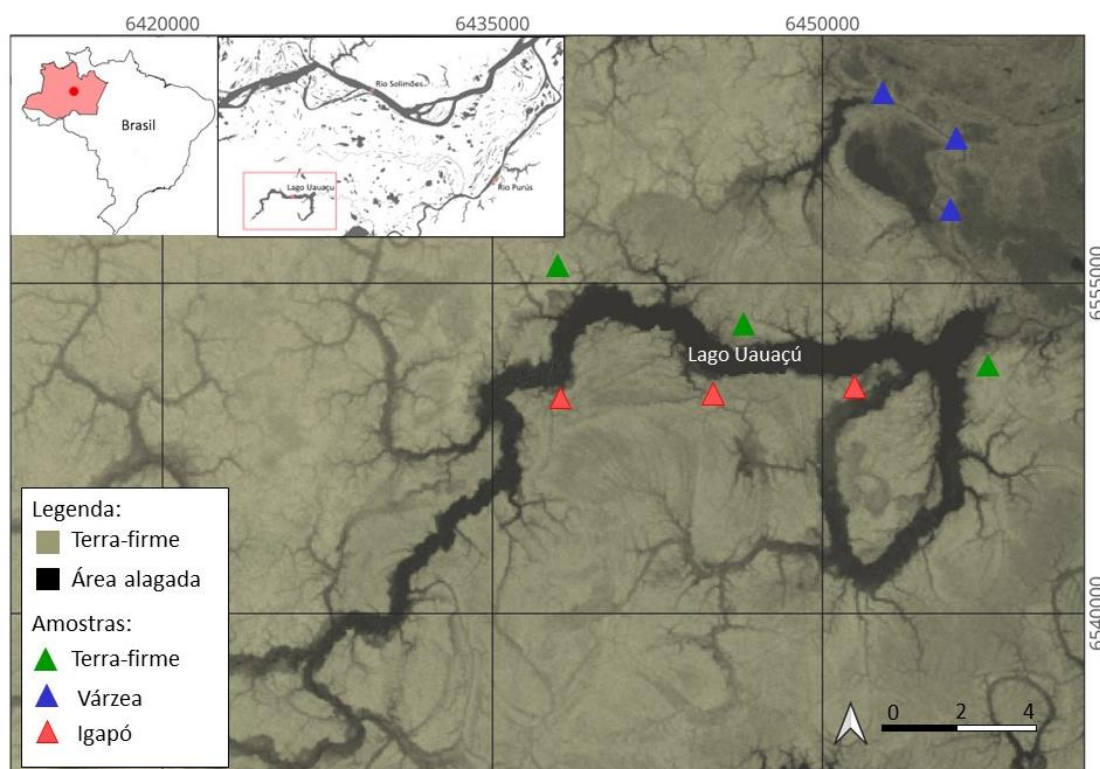


Figura 1 - Área de estudo e amostragem na região do Lago Uauacú, estado do Amazonas, Brasil. As áreas em cor preta são alagadas e na cor dourada área de terra-firme. Os triângulos de cor verde representam a floresta de terra-firme, em azul a floresta de várzea e vermelho a floresta de igapó.

3.2. Métodos de amostragem

A amostragem foi realizada em três ambientes: floresta de terra-firme (não alagável), floresta de várzea (alagada por água branca) e floresta de igapó (alagada por água preta) no período de seca (nos meses de outubro e novembro de 2018) e durante a cheia (nos meses de maio e junho de 2019). Foram utilizadas armadilhas de queda (pitfall

terrestre) para coletar formigas terrícolas e guarda-chuva entomológico para formigas arborícolas. Esses métodos de coleta são complementares e amostram assembleias diferentes de formigas (Pringle *et al.*, 2019).

Em cada evento de coleta foram amostrados 3 transectos de 2 km em cada ambiente. Em cada transecto foram instalados 10 estações de coleta distanciados à 200 metros cada. Em cada estação de coleta foram instalados 6 pitfalls, sendo metade sem isca atrativa e metade com isca de fezes humanas. A distância entre cada pitfall na estação de coleta, foi de ~1 m. As armadilhas de queda consistiram de copos plásticos de 500 ml, com aproximadamente 9 cm de diâmetro, parcialmente preenchidos com álcool 70%. Pitfalls com iscas de fezes humanas são frequentemente usados na amostragem de besouros escarabeídeos, mas também amostram uma parte da importante da diversidade de formigas (Przybyszewski *et al.* 2020). Os pitfalls foram enterrados até a boca no solo e ficaram em funcionamento por 48 horas. Essa amostragem foi feita nos três ambientes durante o período seco, representando 60 pitfalls por transecto e 540 pitfalls ao total.

Nas três florestas durante os períodos de seca e cheia, também amostramos formigas arborícolas utilizando o guarda-chuva entomológico. Em cada estação de coleta 5 arvoretas de sub-bosque foram amostradas posicionando o guarda-chuva entomológico abaixo da copa e batendo na planta por pelo menos 1 minuto, ou até que os invertebrados presentes na planta parassem de cair. O esforço total de coleta foi de 50 árvores de sub-bosque por transecto, totalizando 900 árvores amostradas nos dois períodos de coleta. Todas as formigas que caíram no guarda-chuva entomológico foram aspiradas com o auxílio de um sugador de insetos, e acondicionadas em potes de plástico com álcool 90%.

O material coletado foi levado para o laboratório de Ecologia de Comunidades da Universidade Federal do Amazonas (UFAM) para o processamento das amostras. As formigas foram separadas em morfoespécie e montadas em triângulos e alfinetes entomológicos. Para a identificação em nível de subfamília e gênero foi utilizado o “Guia de identificação de formigas do Brasil” (Baccaro *et al.* 2015). Para nível de espécie foram feitas comparações com espécies previamente identificados presentes na Coleção Entomológica da UFAM, com espécimes em sites de banco de imagens (por exemplo, AntWeb). Parte do material também foi identificado pelo taxonomista Dr. Rodrigo Feitosa da Universidade Federal do Paraná (UFPR).

3.3. Classificação dos grupos funcionais

Classificamos as espécies de formigas em nove grupos funcionais propostos por Groc e colaboradores (2013). Essa classificação foi baseada em um extenso trabalho realizado na floresta amazônica na Guiana Francesa, e considera aspectos relacionados com o habitat, nidificação, dieta e tipo de forrageamento. Os grupos funcionais foram divididos em: quatro grupos de predadoras (predadoras arborícolas, caçadoras, predadoras especialistas terrícolas, predadoras generalistas terrícolas), três onívoras (onívoras arborícolas, onívoras generalistas, onívoras terrícolas) e duas cultivadoras de fungos (attini criptobióticas e cortadoras de folhas). A classificação das espécies em grupos funcionais foi primeiramente usando informações em nível específico. Para as espécies com pouca informação sobre ecologia e hábitos de nidificação, usamos a caracterização média do respectivo gênero.

3.4. Análises dos dados

Nós analisamos separadamente a ocorrência de formigas terrícolas (armadilha de queda) e formigas arborícolas (guarda-chuva entomológico). Comparamos a riqueza, abundância e composição das espécies de formigas terrícolas entre ambientes apenas no período de seca quando os pitfalls ficaram em funcionamento. Já para o estrato arbóreo, comparamos os mesmos descritores entre ambientes e entre períodos (cheia e seca). Em todas as análises das formigas terrícolas, a unidade amostral foi a estação de coleta composta por 6 pitfalls ($n = 90$). Já para as formigas arborícolas a unidade amostral foi o transecto ($n = 18$).

Construímos curvas de acumulação de espécies por unidade amostral separadamente para o estrato arbóreo e terrestre em cada ambiente. Calculamos também a cobertura amostral por estrato, que oferece uma comparação mais padronizada entre esforço e cobertura de amostragem (Jost & Chao 2012). Essas análises foram realizadas pelo pacote iNEXT (Chao *et al.* 2014), usando o número de Hill ($q = 0$).

Usamos um GLMM (Modelos Generalizados Mistos) para avaliar se o número de espécies e a abundância de formigas por amostra foi diferente entre ambientes no estrato terrestre no período de seca. O número de espécies de formigas por estação de coleta foi nossa variável dependente, e o ambiente (floresta de terra-firme, várzea e igapó) foi a variável independente fixa. Usamos o transecto como variável randômica para controlar efeitos espaciais relacionados a amostragem. Usamos o número de ocorrências por unidade amostral (estação de coleta) como uma medida da abundância de formigas. Essa forma de estimar a abundância é frequentemente utilizada em estudos ecológicos para

minimizar efeitos amostrais relativos a natureza colonial das formigas. Utilizamos testes posteriores (“post hoc” tests), para descrever diferenças entre os tipos de ambiente.

Usamos um arcabouço analítico similar (GLM – Modelos Generalizados) para avaliar se o padrão de riqueza de espécies variou entre ambientes no estrato arbóreo e entre os períodos. O número de espécies de formigas por transecto foi nossa variável dependente, o ambiente (floresta de terra-firme, várzea e igapó) e o ciclo hidrológico (período de seca e cheia) foram as variáveis independentes fixas. Como as amostras foram concatenadas para cada transecto, não utilizamos modelos mistos, nem investigamos possíveis diferenças na abundância das espécies arborícolas. Nesta análise também utilizamos testes *post hoc* para comparar diferenças entre ambientes.

Comparamos a composição de espécies de formigas terrícolas entre os ambientes usando uma PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance Using Distance Matrices) com 999 permutações. Usamos o mesmo teste para comparar a composição de espécies arborícolas entre ambientes e períodos. Nas duas análises utilizamos a distância de Bray-Curtis baseada em uma matriz de dados padronizada pelo total (riqueza) de cada unidade amostral. Também fizemos comparações par a par entre os ambientes utilizando a função “pairwise.adonis” aplicando a correção de Bonferroni para controlar a taxa de erro do tipo II. A composição de espécies de formigas foi resumida graficamente através do NMDS (Escalonamento Multidimensional Não-Métrico) de duas dimensões baseado em uma matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis, utilizando dados de abundância relativa das espécies.

Para a análise da abundância de cada grupo funcional entre ambientes e período foi utilizado o mesmo desenho geral descrito acima para as análises de riqueza de espécies. Convertemos os números de ocorrência em proporções por transecto, para controlar possíveis diferenças de abundância entre ambientes. Em seguida, usamos a proporção de cada grupo funcional por transecto como variável dependente em função dos tipos florestais e período do ciclo hidrológico em modelos GLMM para formigas terrícolas e GLM para arborícolas, com distribuição beta dos resíduos. Declaramos o transecto como variável randômica nos GLMMs para controlar efeitos espaciais relacionados a amostragem. Essa distribuição é recomendada para análises com proporções (Ferrari & Cribari-Neto 2004). Analisamos apenas os grupos funcionais mais frequentes (que apresentaram mais de 5 espécies cada) por estrato. Optamos por esse corte, com um intuito de focar nos grupos funcionais melhor amostrados pelos métodos de coleta empregados.

4. Resultados

4.1. Ocorrência e riqueza das espécies

Ao total, foram coletadas 6.903 formigas divididas em 7 subfamílias, 35 gêneros e 129 espécies/morfoespécies. Como o esperado o número de espécies de formigas no estrato terrestre amostradas na terra-firme foi muito maior que de formigas amostradas nas florestas de várzea e igapó (Figura 2A). Esse padrão se refletiu na cobertura de amostragem, que foi um pouco maior das florestas alagáveis (92.5% no igapó e 90.3% na várzea) comparado com a terra-firme (86%). No entanto, a cobertura de amostragem foi muito boa, ficando acima de 86% em todos os ambientes (Figura 2B).

Observamos um cenário diferente na amostragem das formigas no estrato arbóreo. Existe uma tendência da várzea abrigar mais espécies de formigas, mas existe grande sobreposição com os outros ambientes (Figura 3A). A cobertura amostral também ajuda a explicar esse padrão, sendo na várzea o ambiente com melhor cobertura amostral (58.4%), contra 57.4% do igapó e apenas 44.9% da terra-firme (Figura 3B).

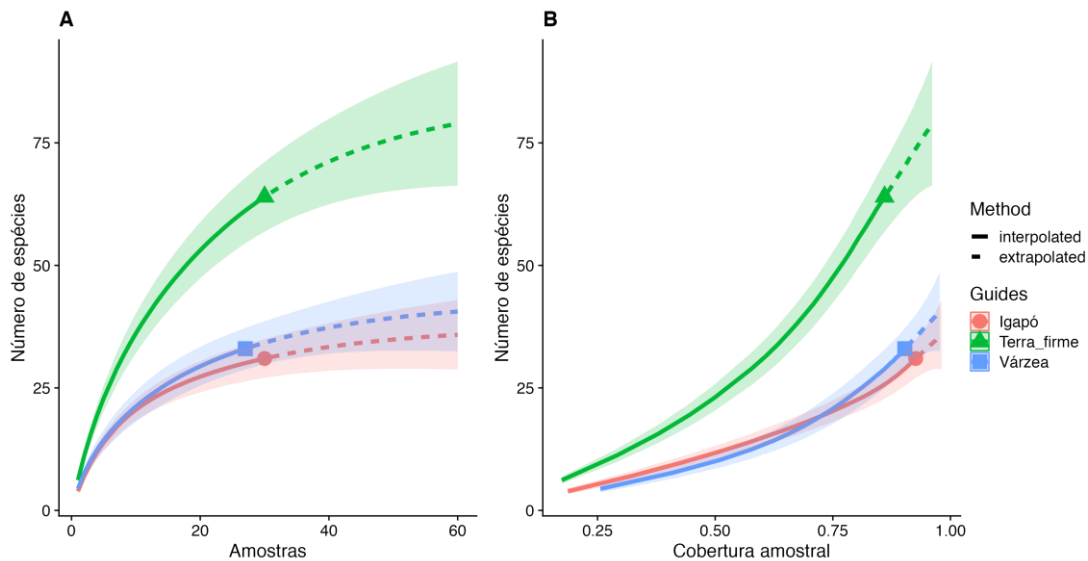


Figura 2 – Curva de acumulação de espécies de formigas (A) e curva de cobertura amostral (B) de espécies de formigas do estrato terrestre. A área sombreada ao redor das linhas representa o intervalo de confiança de 95%.

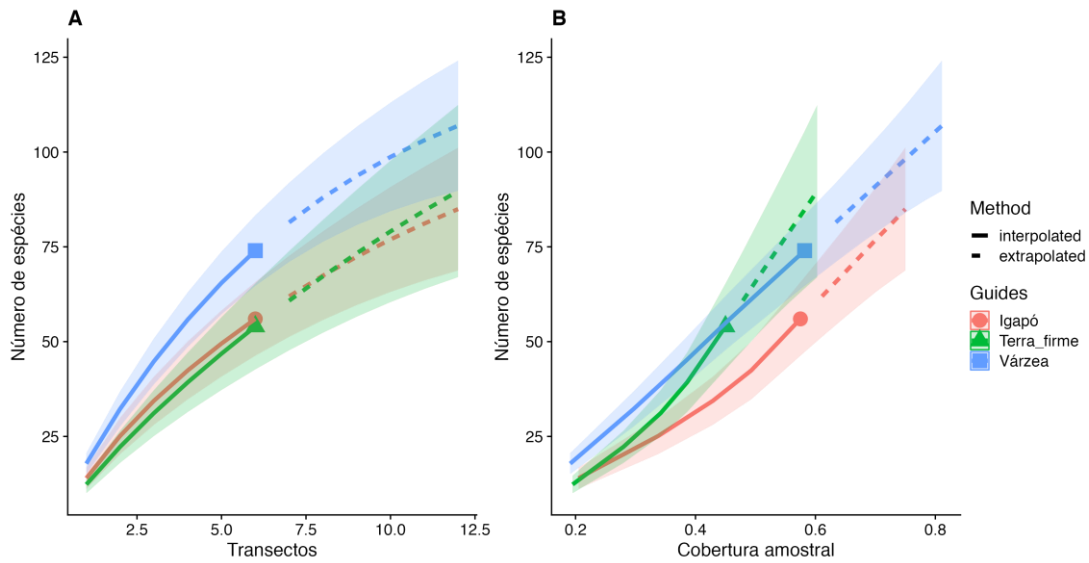


Figura 3 – Curva de acumulação de espécies de formigas (A) e curva de cobertura amostral (B) de espécies de formigas do estrato arbóreo. A área sombreada ao redor das linhas representa o intervalo de confiança de 95%.

No período de seca, o número de espécies de formigas variou no estrato terrestre (Figura 4A). A riqueza foi maior na floresta de terra-firme, do que na várzea e igapó ($p < 0.05$ nos dois casos). No entanto, a riqueza por unidade amostral na várzea e igapó foi similar ($p = 0.763$). Um padrão similar foi encontrado para a abundância de formigas (Figura 4B), a floresta de várzea foi similar ao igapó ($p = 0.897$). No entanto, a abundância na terra-firme foi maior apenas do igapó ($p = 0.021$). A abundância de formigas no estrato terrestres foi similar entre terra-firme e várzea ($p = 0.776$).

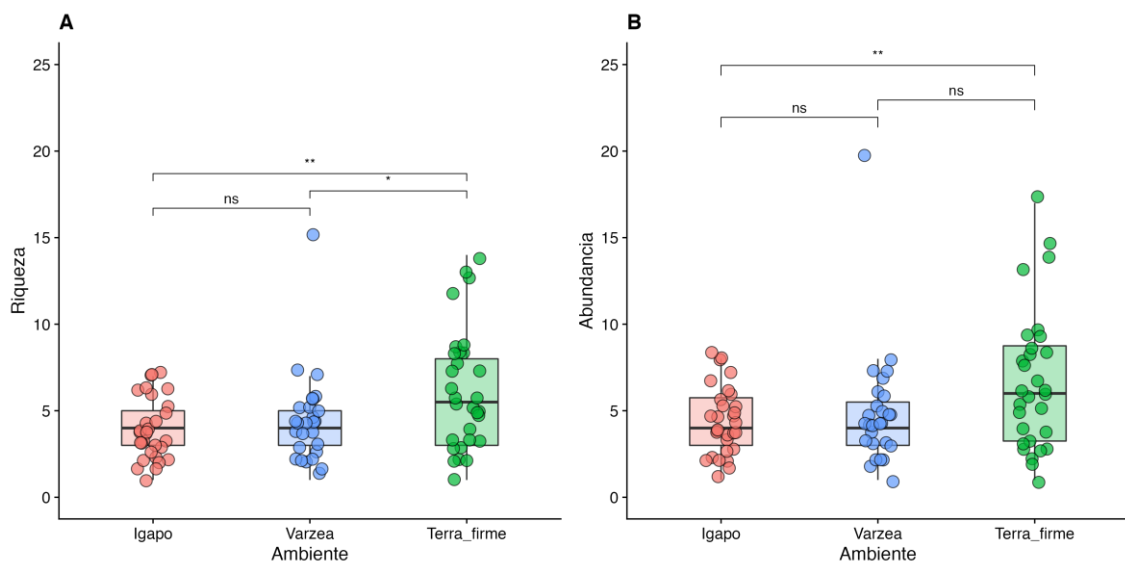


Figura 4 - Número de espécies (A) e abundância (B) de formigas do estrato terrestre durante a estação seca em florestas de igapó, várzea e terra-firme ao redor do Lago Uauaçu, Amazônia Central. NS = não significativo, * = $p < 0.05$, ** = $P < 0.01$.

A riqueza de espécies por transecto foi similar entre os ambientes no estrato arbóreo (GLM; $p = 0.201$). No entanto, o número de espécies de formigas foi consistentemente maior no período de cheia comparado com o mesmo transecto amostrado durante a seca ($p < 0.001$) independente do ambiente (Figura 5).

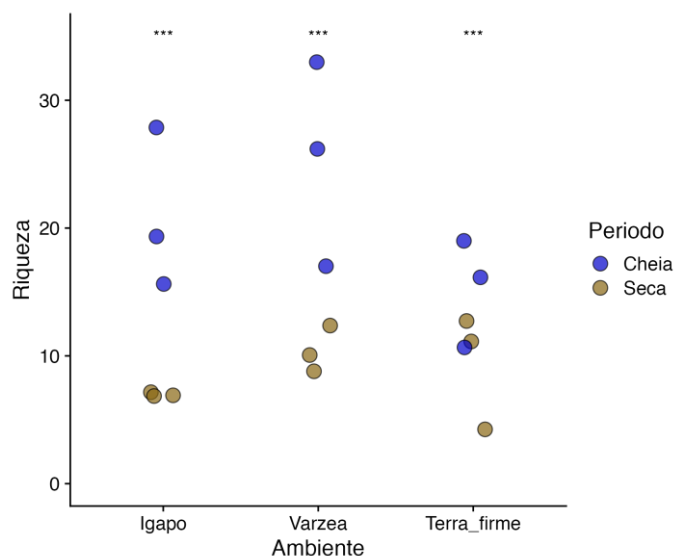


Figura 5 - Número de espécies de formigas do estrato arbóreo nas estações cheia e seca em florestas de igapó, várzea e terra-firme ao redor do Lago Uauaçu, Amazônia Central. O símbolo “****” indica $P < 0.001$.

4.2. Composição das espécies

A composição de formigas do estrato terrestre no período de seca da terra-firme (Figura 6) foi diferente dos demais ambientes (PERMANOVA; $p = 0.001$, as duas comparações) e semelhante entre as florestas de várzea e igapó (PERMANOVA; $p = 0.637$). A composição de espécies de formigas do estrato arbóreo também foi diferente entre os ambientes (PERMANOVA; $p = 0.002$) e períodos hidrológicos (PERMANOVA; $p = 0.001$). No entanto, nas comparações par a par, não detectamos diferenças de composição entre períodos e ambientes na várzea e igapó (PERMANOVA; $p > 0.05$, Figura 6). Diferença na composição de formigas no estrato arbóreo entre períodos só ocorreu para os transectos da terra-firme (PERMANOVA; $p = 0.012$).

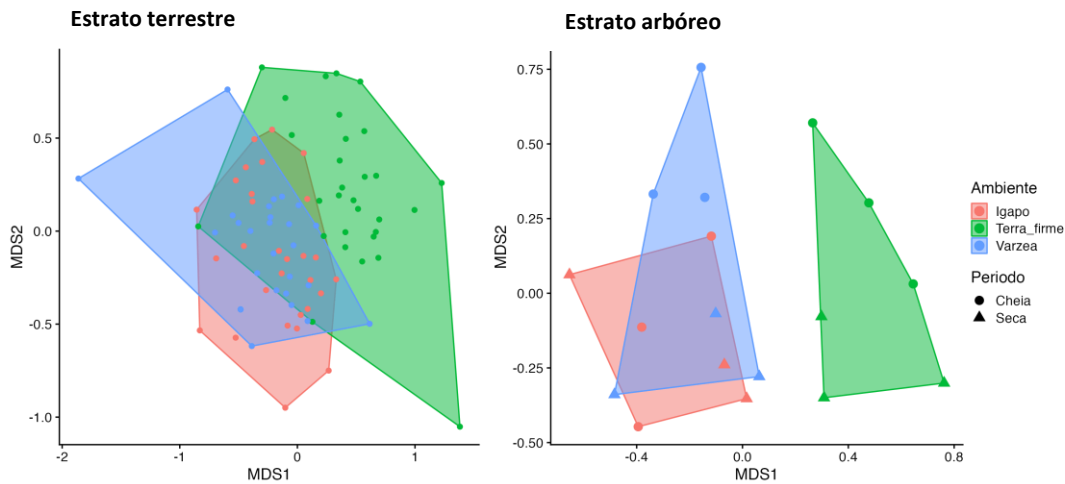


Figura 6 - NMDS de duas dimensões para formigas do estrato terrestre no período de seca, e para as formigas do estrato arbóreo amostradas nos períodos de cheia e seca.

4.3. Grupos funcionais

A maioria das espécies de formigas do estrato terrestre (figura 8) foram classificadas nos grupos funcionais onívora generalista (32 spp), onívora arborícola (16 spp) e predadora generalista terrícola (15 spp), a tabela 1 apresenta o número de espécies em cada tipo florestal. Já no estrato arbóreo (figura 9), a maioria das espécies de formigas foram classificadas no grupo funcional onívora generalista (43 spp), onívora arborícola (40 spp), predadora generalista terrícola (15 spp) e predadora arborícola (13 spp).

Tabela 1: Número de espécies e abundância (entre parênteses) de formigas por grupo funcional no estrato terrestre amostrados com pitfalls durante a seca, e no estrato arbóreo amostrado com guarda-chuva entomológico durante o período de seca e cheia.

Grupo funcional	Seca						Cheia		
	Terra-firme		Várzea		Igapó		Arbóreo		
	Terrestre	Arbóreo	Terrestre	Arbóreo	Terrestre	Arbóreo	Terra-firme	Várzea	Igapó
Attini criptobiótica	1 (11)	0	0	0	0	0	0	1 (1)	0
Cortadora de folhas	4 (8)	0	2 (15)	1 (1)	3 (9)	0	0	2 (3)	0
Caçadora	4 (12)	0	1 (1)	1 (1)	4 (16)	0	0	0	0
Onívora arborícola	12 (43)	8 (12)	8 (38)	10 (15)	9 (56)	6 (9)	14 (23)	19 (24)	26 (36)
Onívora generalista	26 (78)	9 (10)	10 (25)	4 (5)	7 (31)	4 (4)	15 (16)	22 (25)	11 (13)
Onívora terrícola	3 (5)	1 (1)	0	0	0	1 (1)	2 (2)	2 (2)	0
Predadora arborícola	0	2 (2)	1 (3)	5 (11)	1 (1)	4 (6)	1 (2)	4 (8)	9 (13)
Predadora generalista terrícola	11 (43)	3 (3)	11 (49)	0	5 (19)	0	3 (4)	8 (10)	2 (2)
Predadora especialista terrícola	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Os grupos funcionais attini criptobiótica, cortadora de folhas, caçadora, onívora terrícola e predadora especialista terrícola apresentaram menos de 5 espécies nos

ambientes em cada estrato. O material suplementar, apresenta a classificação de todas espécies amostradas em cada grupo funcional, nos diferentes ambientes.

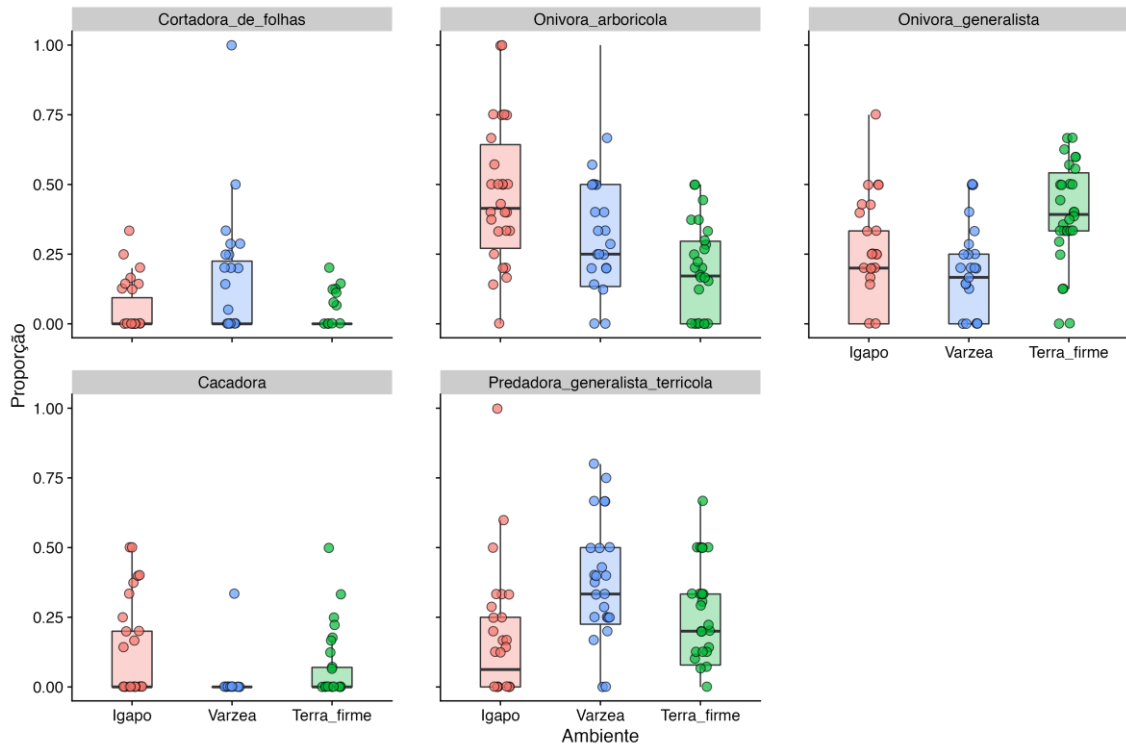


Figura 8: Proporção de formigas do estrato terrestre por grupo funcional entre as florestas (Igapó, Várzea e Terra-firme).

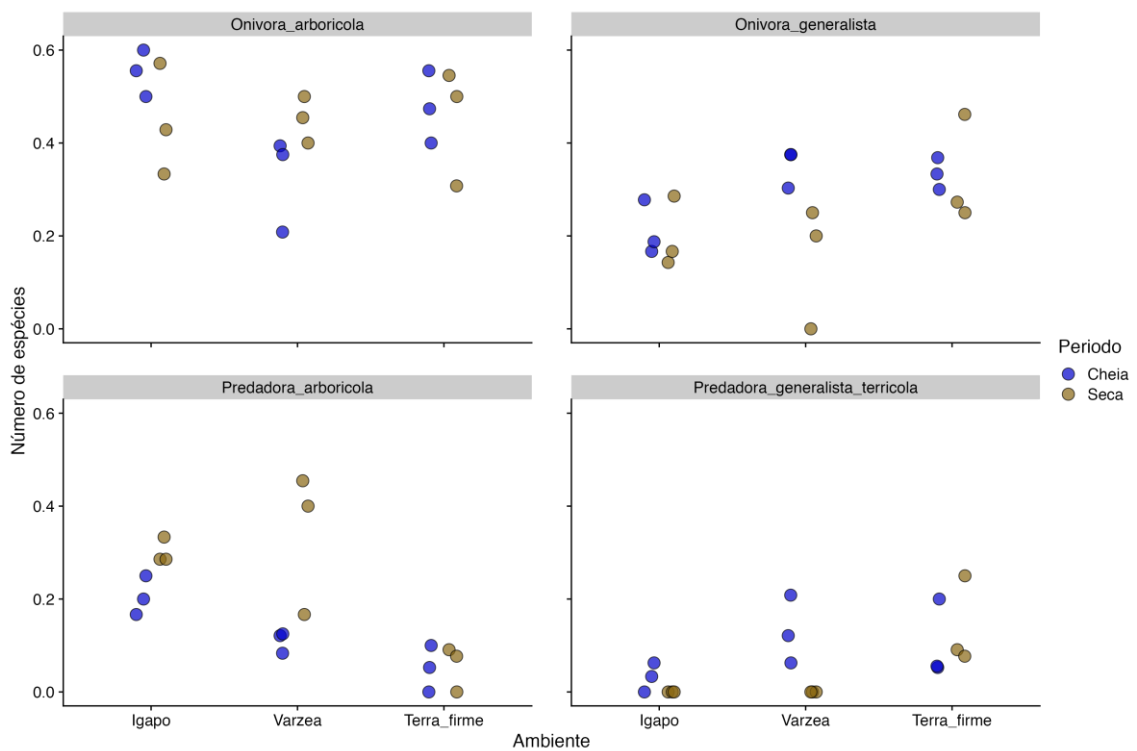


Figura 9: Relação entre as florestas (igapó, várzea e terra-firme) e a proporção de formigas de estrato arbóreo por grupo funcional nos períodos de seca e cheia.

No estrato terrestre os grupos funcionais onívora generalista, onívora arborícola e predadora generalista terrícola foram os que apresentaram maior riqueza e abundância de formigas. Com exceção de predadora arborícola e predadora especialista terrícola, os demais grupos funcionais apresentaram diferença significativa (tabela 2) no estrato terrestre.

Os grupos funcionais onívora arborícola e onívora generalista tiveram um aumento significativo de número de espécies entre o período de seca e cheia no estrato arbóreo (tabela 2), enquanto que na seca somente terra-firme teve mais de 5 espécies onívoras generalistas, na cheia os três ambientes apresentaram mais de 5 espécies deste grupo. O grupo funcional predadora arborícola, teve um aumento na abundância nas florestas alagáveis (várzea e igapó) principalmente no período de cheia.

Tabela 2: Valor de *P* das comparações entre ambientes por grupo funcional no estrato terrestre e nas comparações entre período (seca e cheia) e ambiente no estrato arbóreo. Valores $p < 0.05$ estão em negrito.

Grupo funcional	Terrestre	Arbóreo	
		Período	Ambiente
Attini criptobiótica	< 0.001	0.334	0.393
Cortadora de folhas	0.010	0.766	0.052
Caçadora	0.013	0.334	0.393
Onívora arborícola	0.002	0.940	0.212
Onívora generalista	< 0.001	0.116	0.096
Onívora terrícola	0.018	0.882	0.881
Predadora arborícola	0.379	0.015	0.002
Predadora generalista terrícola	0.007	0.213	0.059
Predadora especialista terrícola	0.391	-	-

5. Discussão

Este é o primeiro estudo com assembleia de formigas em um local que apresenta florestas adjacentes de terra-firme, várzea e igapó na Amazônia. Nossos resultados sugerem que o alagamento sazonal das florestas modifica a estrutura das assembleias de formigas mais fortemente no estrato terrestre do que no estrato arbóreo. O tipo da água, que está diretamente relacionada com a produtividade do sistema, afeta de forma semelhante as assembleias de formigas do estrato terrestre, mas tem um papel diferente nas assembleias de formigas do estrato arbóreo. Enquanto que no estrato terrestre existe

uma diferença clara entre a terra-firme e os outros tipos florestais, no estrato arbóreo esse padrão é diferente, com maior riqueza de espécies na floresta de várzea. As mudanças detectadas nos grupos funcionais reforçam a hipótese que a comunidade terrícola é mais afetada que a comunidade arborícola pelo alagamento periódico. No entanto, a substituição de espécies terrícolas e arborícolas nas florestas alagadas sugerem que estes ambientes tem maior valor para conservação.

A região do Lago Uauaçu foi descrita por Haugaasen e Peres (2006), como uma área única na Amazônia central por possuir uma justaposição dos tipos florestais de terra-firme, várzea e igapó. Nesta região, a terra-firme é a floresta com maior diversidade de plantas, várzea com maior quantidade de nutrientes no solo e igapó mais pobre em nutrientes e espécies de plantas. Nossos resultados corroboram os padrões descritos para as plantas, mas somente para as assembleias de formigas do estrato terrestre. A estrutura geral das assembleias de formigas do estrato arbóreo tem um padrão mais similar de outros invertebrados, como as borboletas (Oliveira et al. 2021 e Oliveira et al. 2023). No estrato arbóreo a riqueza de formigas foi maior na floresta de várzea tanto no período de seca quanto de cheia, provavelmente ao fato de que as águas brancas que inundam a floresta de várzea carregam grande quantidade de nutrientes dissolvidos aumentando a produtividade do sistema (Junk 1989; Junk & Piedade 1993, Pringle et al. 2019).

As florestas de várzea e igapó podem ficar alagadas por um período de seis meses, aproximadamente, limitando o uso do solo para nidificação e forrageamento pelas formigas (Mertl et al. 2009; Vasconcelos et al. 2010). Detectamos maior riqueza e abundância de formigas no estrato arbóreo na cheia, corroborando com informações sobre história natural descritas anteriormente (Adis 1997). Muitos taxons, incluindo formigas, migram verticalmente nas florestas alagáveis para troncos e copa de árvores quando a estação chuvosa se inicia. Contudo, a principal fase de reprodução das formigas terrícolas ocorre no estrato terrestre, portanto, neste período investem mais na nidificação, viabilizando a perpetuação da espécie (Adis 1997; Adis & Junk 2002). A maioria dos ninhos de solo são destruídos durante a inundação da floresta (Adis 1982), para evitar o afogamento, como em nosso estudo, as formigas podem evacuar os ninhos para locais mais altos na vegetação (Adis & Junk 2002), se estabelecendo em cavidades (Powell *et al.*, 2011). É possível que a maior densidade de colônias na vegetação pode tornar as cavidades em trocos um recurso limitante durante a estação cheia. Futuros estudos devem explorar os locais de nidificação mais usados pelas formigas, para elucidar os mecanismos relacionados com a manutenção da diversidade nas florestas alagadas.

Podemos agrupar os recursos alimentares em proteínas, lipídios e carboidratos. Os alimentos ricos em carboidratos são uma fonte de energia importante para as operárias, já proteína e lipídios são essenciais para o desenvolvimento das larvas, ovos e boa produção de ovos pela rainha (Abbott, 1978; Hölldobler & Wilson 1990). A dieta larval é crucial para o crescimento e composição da biomassa das pupas, enquanto a dieta dos adultos é necessária para a manutenção das funções corporais (Blüthgen & Fiedler, 2009). No entanto, os recursos alimentares não estão distribuídos de forma homogênea no tempo e espaço. Recursos ricos em nitrogênio são mais comuns no estrato terrestre, enquanto recursos ricos em carboidratos são mais abundantes no estrato arbóreo. Dessa forma, durante a seca as formigas do estrato terrestre teriam mais acesso a fontes ricas em nitrogênio (carcaças de insetos, fezes, sementes, etc.), e durante a cheia uma oferta maior de recursos ricos em carboidratos disponíveis na vegetação, como líquidos açucarados de plantas em nectários extra-florais (NEFs) e honeydew (secreção líquida de hemípteros sugadores de seiva da planta) (Kaspari & Yanoviak 2000, Delabie, 2001). Apesar de que algumas espécies de formigas podem se alimentar de recursos diferentes como alternativa de sobrevivência (Csata & Dussutour, 2012), durante a cheia as colônias precisam sobreviver com fontes de energia armazenadas ou subsistir com recursos energéticos abaixo do ideal até que as águas do alagamento baixem (Adis 1982, Adis & Junk 2002). Sendo assim, os recursos alimentares podem ficar escassos durante o período de cheia, aumentando a competição entre as espécies de formigas e dificultando a coexistência com as espécies arborícolas (Majer & Delabie, 1994; Fernandes *et al.* 2019; Adis, 1997; Adis & Junk, 2002). Estudos recentes apontam nessa direção (Pringle *et al.*, 2019), no entanto ainda não existem trabalhos focados na disponibilidade de recursos e como esse fator pode afetar a ocorrência de espécies e a estrutura local das assembleias de formigas.

Disponibilidade de alimento e local de nidificação são os recursos mais limitantes para formigas e contribuem fortemente para a estrutura das comunidades (Blüthgen & Fiedlaar, 2009). Quando o ambiente está sob estresse abiótico, a tendência é que espécies especialistas sejam substituídas por generalistas (Majer & Delabie, 1994; Baccaro *et al.* 2013). Espécies onívoras também podem se favorecer no período de cheia, enquanto predadoras parecem ter baixa tolerância à inundação, devido à redução da disponibilidade de presas (Adis *et al.*, 1984, Adis & Junk, 2002). Nossos resultados mostraram que o alagamento sazonal pode influenciar na assembleia de formigas durante o período de seca e cheia, interferindo nos recursos alimentares e local de nidificação, portanto, podemos perceber esta diferença através da classificação dos grupos funcionais. No grupo

funcional onívora generalista as formigas podem se alimentar de líquido açucarados, frutos, sementes, preda outros insetos e podem ser necrófagas (Brandão *et al.*, 2009), como as formigas do gênero *Camponotus* e *Pheidole* (Wilson, 2003; Baccaro *et al.*, 2015) que apresentaram maior riqueza em nossos resultados neste grupo funcional.

Nossos resultados mostraram um aumento de riqueza e abundância de espécies onívoras arborícolas no estrato arbóreo na cheia. Formigas deste grupo podem ser predadoras, se alimentar de líquidos açucarados e estabelecer associação com plantas e outros insetos (Brandão *et al.*, 2009), o gênero *Azteca* apresentou maior riqueza nesse grupo funcional, tipicamente são formigas, seguido por *Crematogaster*, dominante no estrato arbóreo e *Dolichoderus*, predominantemente arborícola (Baccaro *et al.*, 2015), essas características favorecem o estabelecimento destas formigas na vegetação durante o alagamento das florestas.

O grupo funcional predadoras arborícolas apresentou aumento na abundância relativa em nossos resultados nas florestas de várzea e igapó no período de cheia, o gênero *Pseudomyrmex* foi o que apresentou maior riqueza neste grupo funcional. São formigas que se alimentam de uma ampla variedade de artrópodes na vegetação, são extremamente agressivas e podem estabelecer associação com plantas (Brandão *et al.*, 2009; Baccaro *et al.*, 2015), facilitando sua permanência na vegetação durante o alagamento.

O grupo funcional cortadora de folhas, que coletam material vegetal fresco para cultivar fungo dentro de suas colônias (Brandão *et al.*, 2009), em nossos resultados da cheia, somente o gênero *Acromyrmex* apareceu nas amostras do estrato arbóreo. *Acromyrmex* constrói no solo seu ninho em câmaras que não são tão profundas, pode ser que as formigas deste gênero consigam aproveitar a serrapilheira presa nos troncos de árvores e palmeiras acima do solo para usar como locais complementares de nidificação durante a estação chuvosa (Baccaro *et al.*, 2013).

A combinação dos três tipos de florestas adjacentes contribui para a importância do alto valor de conservação da região do lago Uauacú. As formigas constituem um grupo crucial para a estrutura e dinâmica florestal, sendo um importante componente da biota em ecossistemas alagados e não alagados na Amazônia (Adis & Junk 2002; Pringle *et al.* 2019). A inundação sazonal (aumento e redução do nível da água) é um evento previsível, pois ocorre em todos os anos (Haugaasen & Peres, 2005), no entanto, pode atuar como um filtro para muitas espécies de animais (Adis 1997, Adis & Junk, 2002). Algumas conseguem se adaptar melhor por possuírem características morfológicas funcionais relacionadas ao hábito de forrageio, (Kaspari & Weiser, 1999), e adaptação à altos índices

de radiação solar e maior risco de dissecação (Yanoviak & Kaspari, 2000). Neste trabalho percebemos que recursos alimentares e locais para a nidificação podem explicar os padrões encontrados. Durante o período de inundação estes recursos se tornam escassos para as formigas em florestas alagadas, principalmente para as espécies terrícolas, entretanto, algumas espécies onívoras, generalistas e predadoras arborícolas conseguem se favorecer na cheia.

7. Referências Bibliográficas

Abbott, A. 1978. Nutrient dynamics of ants. In: M. V. Brian (eds.) Production ecology of ants and termites. London: Cambridge University. p. 233-244

Adis, J. 1982. Eco-entomological observations from the Amazon III. How do leaf cutting ants of inundation-forests survive flooding? *Acta amazonica* 12: 839-840.

Adis, J.; Lubin, Y.; Montgomery, G. G. 1984. Arthropods from the canopy of inundated and terra firme forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the pyrethrum-fogging technique. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 19:223–236.

Adis, J. 1997. Estratégias de sobrevivência de invertebrados terrestres em florestas inundáveis da Amazônia Central: uma resposta à inundação de longo período. *Acta Amazonica* 27(1): 43-54.

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

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

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

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

Brandão, C.R.F.; Silva, R.R.; Delabie, J.H.C. 2009: Formigas (Hymenoptera). In: Panizzi, A.R.; Parra, J.R.R. (Eds.): Bioecologia e nutrição de insetos. Base para o manejo inte-grado de pragas. – *Embrapa Informação Tecnológica*, Brasília, p. 321-369.

Blüthgen, N.; Feldhaar, H. 2009. Food and Shelter: How Resources Influence Ant Ecology In: Lach, L.; Parr C.; Abbott, K. (Eds). *Ant Ecology* Oxford University Press, Oxford. p. 115-156.

Chao, A.; Nicholas J.; Gotelli, T. C.; Hsieh, E. L.; Sander, K. H. Ma, R. K.; et al., 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84:45-67.

Csata, E.; Dussutour, A. 2012. Nutrient regulation in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review. *Myrmecological News*. 29: 111-124

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

de Paula, J. D.; Lopes, A.; Piedade, M. T. F.; Hamada, N. 2015. Artrópodes nas áreas Úmidas Amazônicas. Em: Lopes, A.; Piedade, M. T. F. *Conhecendo as áreas úmidas amazônicas: uma viagem pelas várzeas e igapós*. Editora INPA, Manaus. 73-82.

de Souza, F. N. G.; Baccaro, F.B.; Quesada, C.A.N.; Figueiredo, A.S.; Oliveira, R.; Gomes, et al., 2021. Sedimental journey: soil fertility of fluvial islands increases with proximity to an Amazonian white-water river. *Wetlands*, 41, pp.1-11.

de Souza Holanda, P.M.; de Souza, J.L.P.; Baccaro, F.B. 2021. Seasonal fluctuation of groundwater level influences local litter-dwelling ant richness, composition, and colonization in the Amazon rainforest. *Ecological Entomology*, 46(2), p.220-231.

Delabie, J. H. C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotrop. Entomol.* 30: 501–516.

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

Fernandes, I. O.; Delabie, J. H. C.; Fernández, F. 2019. Contribution to the knowledge of the genus *Proceratium* Roger (Hymenoptera: Formicidae: Proceratiinae) in the New World. *Sociobiology*. 66 (4):551-559.

Ferrari, S.L.P.; Cribari-Neto, F. 2004. Beta Regression for Modelling Rates and Proportions. *J. Appl. Stat.* 31(7), 799-815.

Fittkau, E.J.; Klinge, H. 1973. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5, 2–14.

Gerisch, M.; Agostinelli, V.; Henle, K.; Dziock, F. 2011. More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos* 121:508-515.

Groc, S.; Delabie, J.; Fernández, F.; Leponce, M.; Orivel, J.; Silvestre, R.; Vasconcelos, H.; Dejean, A. 2013. Leaf-litter ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in a pristine Guianese rainforest: stable functional structure versus high species turnover. *Myrmecological News*, 19, 43–51.

Haugaasen, T.; Peres, C.A. 2005. Primate assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Am. J. Primatol.* 67, 243–258.

Haugaasen, T.; Peres, C.A. 2006. Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purús region of central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica*. 36, 25–36.

Hawkins, C. P.; MacMahon, J. A. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Ann. Rev. Entomol.* 34, 423–451.

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

- Hoffmann, B. D.; Andersen, A. N. 2003. Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology*, 28: 444-464.
- Hölldobler, B.; Wilson, E.O. 1990. The ants. – Harvard University Press, Cambridge, MA, 732 pp.
- Junk, W. J.; Bayley, P. B.; Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: Dodge, D. P. (Ed). *Prowetlings of the International Large River Symposium. Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences*, 106(1): p. 110-127.
- Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 1993. Biomass and primary-production of herbaceous plant communities in the Amazon floodplain. *Hydrobiologia*, 263(3): 155-162.
- Junk, W. J.; Piedade, M. T. F. 2010. An Introduction to South American Wetland Forests: Distribution, Definitions and General Characterization. In: Junk, W. J.; Piedade, M. T. F.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Paroli, P. (Ed.) *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management. Springer*, New York, p. 3-25.
- Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Schöngart, J.; Cohn-Haft, M.; Adeney, J.M.; Wittmann, F. 2011. A classification of major naturally-occurring amazonian lowland wetlands. *Wetlands*. 31, 623–640.
- Junk, W. J.; An, S; Finlayson, C. M.; Gopal, B; Kvet, J; Mitchell, S. A.; Mitsch, William J.; Robarts, R. D. 2013. Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis. *Aquatic Sciences*, 75(1), 151–167.
- Junk, W.J.; Wittmann, F.; Schöngart, J.; Piedade, M.T.F. 2015. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. *Wetlands Ecol Manage.* 23, 677–693.
- Kaspari, M.; Weiser, M. D. 1999. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology*, 13(1): 530-538.

Macedo, L. P. M.; Berti, Filho E.; Delabie J. H. C. 2011. Epigeal ant communities in Atlantic Forest remnants of São Paulo: a comparative study using the guild concept. *Revista Brasileira de Entomologia*; 55(1): 75-78.

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

Melack, J.M.; Hess, L.L. 2010. Remote Sensing of the Distribution and Extent of Wetlands in the Amazon Basin. In Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management, Ecological Studies; *Springer*: Dordrecht, The Netherlands. V: 210, pp. 43–59.

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

Oliveira, I. F.; Baccaro, F. B.; Werneck, F. P.; Zacca, T.; Haugaasen, T. 2021. Marked Differences in Butterfly Assemblage Composition between Forest Types in Central Amazonia, Brazil. *Forests*, 12(7), 942.

Powell, S.; Costa, A. N.; Lopes, C. T.; Vasconcelos, H. L. 2011. Canopy connectivity and the availability of diverse nesting resources affect species coexistence in arboreal ants. *Journal of Animal Ecology*, 80, 352–360.

Prance, G. T. 1996. Islands in Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351(1341), 823–833.

Pringle, E.G.; Santos TF dos Gonçalves, M.S.; Hawes, J.E.; Peres, C.A.; Baccaro, F.B. 2019. Arboreal ant abundance tracks primary productivity in an Amazonian whitewater river system. *Ecosphere*. 10, 10.

- Przybyszewski, K. R.; Silva, R. J.; Vicente, R. E.; Freitas, J. V. G.; Pereira, M. J. B.; Izzo, T. J.; Tonon, D. S. 2020. Can baited pitfall traps for sampling dung beetles replace conventional traps for sampling ants? *Sociobiology*, 67(3), 376-387.
- Rowedder, A. R. P.; Laranjeiras, T. O.; Haugaasen, T.; Gilmore, B.; Cohn-Haft, M. 2021. Response of Understory Avifauna to Annual Flooding of Amazonian Floodplain Forests. *Forests* 12, 1004.
- Spicer, M. E.; Stark, A. Y.; Adams, B. J.; Kneale, R.; Kaspari, M.; Yanoviak, S. 2017. Thermal constraints on foraging of tropical canopy ants. *Oecologia* 183, 1007–1017.
- Vasconcelos, H. L.; Vilhena, J. M. S.; Facure, K. G.; Albernaz, A. 2010. Patterns of ant species diversity and turnover across 2000 km of Amazonian floodplain forest. *Journal of Biogeography*. 37:432–440.
- Wittmann, F.; Junk, W.J.; Piedade, M.T.F. 2004. The várzea forests in Amazonia: Flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *For. Ecol. Manage.* 196, 199–212.
- Wittmann, F.; Junk, W. J. 2016. Amazon River Basin. *The Wetland Book*. 1–20.
- Wittmann, F.; Schöngart, J.; Junk, W.J. 2010. Phytogeography, Species Diversity, Community Structure and Dynamics of Central Amazonian Floodplain Forests. In Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management, Ecological Studies; *Springer*: Dordrecht, The Netherlands. Volume 210, pp. 61–102.
- Wilson, J. B. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86, 507–522.
- Wilson, E. O. 2003. Pheidole in the new world: a dominant, hyperdiverse ant genus. Cambridge: Harvard University. 794 p.
- Yanoviak S. P.; Kaspari M. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89(2):259–266.

8. Material suplementar

Estrato terrestre Seca		
Espécies	Grupo funcional	Ambiente
Azteca stigmatica		
Camponotus atriceps		
Camponotus femoratus		
Cephalotes atratus		
Cephalotes placidus		
Crematogaster brasiliensis	Onívora arborícola	Terra-firme
Crematogaster limata		
Crematogaster longispina		
Crematogaster tenuicula		
Crematogaster sp. 1		
Dolichoderus decollatus		
Dolichoderus rugosus		
Blepharidatta brasiliensis		
Brachymyrmex sp. 2		
Camponotus ager		
Camponotus punctulatus lillii		
Camponotus rapax		
Camponotus testaceus		
Camponotus sp. 14		
Camponotus sp. 15		
Ectatomma edentatum		
Ectatomma lugens		
Nylanderia caeciliae		
Nylanderia docilis		
Nylanderia sp. 2	Onívora generalista	Terra-firme
Pheidole sp. 1		
Pheidole sp. 2		
Pheidole sp. 4		
Pheidole sp. 6		
Pheidole sp. 7		
Pheidole sp. 8		
Pheidole sp. 9		
Pheidole sp. 13		
Pheidole sp. 14		
Pheidole sp. 16		
Pheidole sp. 17		
Pheidole sp. 23		
Wasmannia auropunctata		
Ochetomyrmex neopolitus		
Solenopsis sp. 1	Onívora terrícola	Terra-firme
Solenopsis sp. 2		

<i>Atta laevigata</i>	Cortadora de folhas	Terra-firme
<i>Atta</i> sp. 1		
<i>Paratrachymyrmex</i> sp. 1		
<i>Paratrachymyrmex</i> sp. 2		
<i>Sericomyrmex</i> sp. 1	Attini criptobiótica	Terra-firme
<i>Eciton burchellii</i>		
<i>Labidus praedator</i>	Caçadora	Terra-firme
<i>Labidus</i> sp. 1		
<i>Pachycondyla crassinoda</i>		
<i>Gigantiops destructor</i>		
<i>Gnamptogenys tortuolosa</i>		
<i>Mayaponera constricta</i>		
<i>Megalomyrmex goeldii</i>		
<i>Neoponera apicalis</i>		
<i>Neoponera crenata</i>	Predadora generalista terrícola	Terra-firme
<i>Neoponera commutata</i>		
<i>Odontomachus brunneus</i>		
<i>Odontomachus haematodus</i>		
<i>Odontomachus</i> sp. 1		
<i>Pachycondyla harpax</i>		
<i>Strumigenys</i> sp. 1	Predadora especialista terrícola	Terra-firme
<i>Azteca</i> sp. 2		
<i>Camponotus atriceps</i>		
<i>Cephalotes atratus</i>		
<i>Crematogaster brasiliensis</i>	Onívora arborícola	Várzea
<i>Crematogaster limata</i>		
<i>Dolichoderus bispinosus</i>		
<i>Dolichoderus decollatus</i>		
<i>Dolichoderus ferrugineus</i>		
<i>Camponotus</i> sp. 14		
<i>Camponotus</i> sp. 15		
<i>Nylanderia</i> sp. 1		
<i>Nylanderia</i> sp. 2		
<i>Pheidole</i> sp. 1	Onívora generalista	Várzea
<i>Pheidole</i> sp. 4		
<i>Pheidole</i> sp. 5		
<i>Pheidole</i> sp. 6		
<i>Pheidole</i> sp. 9		
<i>Pheidole</i> sp. 25		
<i>Acromyrmex niger</i>	Cortadoras de folhas	Várzea
<i>Acromyrmex</i> sp. 1		
<i>Eciton lucanoides</i>	Caçadora	Várzea
<i>Daceton armigerum</i>	Predadora arborícola	Várzea
<i>Gigantiops destructor</i>		
<i>Gnamptogenys tortuolosa</i>		
<i>Gnamptogenys</i> sp. 3		

Holcoponera striatula	Predadora generalista terrícola	Várzea
Hypoponera sp. 1		
Hypoponera sp. 2		
Mayaponera constricta		
Megalomyrmex goeldii		
Neoponera apicalis		
Odontomachus haematodus		
Pachycondyla harpax		
Azteca sp. 2		
Camponotus atriceps	Onívora arborícola	Igapó
Camponotus femoratus		
Cephalotes atratus		
Crematogaster brasiliensis		
Crematogaster limata		
Crematogaster sp. 5		
Dolichoderus bispinosus		
Dolichoderus decollatus		
Camponotus punctulatus lillii		
Camponotus sericeiventris		
Camponotus sp. 15		
Nylanderia sp. 2		
Pheidole sp. 3		
Pheidole sp. 9		
Pheidole sp. 10		
Acromyrmex niger	Cortadoras de folhas	Igapó
Atta laevigata		
Atta sexdens		
Labidus mars	Caçadora	Igapó
Labidus praedator		
Labidus spininodis		
Leptogenys famelica		
Pseudomyrmex gracilis	Predadora arborícola	Igapó
Mayaponera constricta	Predadora generalista terrícola	Igapó
Megalomyrmex goeldii		
Neoponera apicalis		
Odontomachus haematodus		
Pachycondyla harpax		
Estrato arbóreo Seca		
Espécies	Grupo funcional	Ambiente
Azteca sp. 1	Onívora arborícola	Terra-firme
Azteca sp. 2		
Cephalotes atratus		
Cephalotes placidus		
Crematogaster brasiliensis		
Crematogaster limata		
Crematogaster tenuicula		
Dolichoderus decollatus		

Brachymyrmex sp. 1		
Camponotus punctulatus lillii		
Camponotus (myrmocladoecus) sp. 11		
Ectatomma tuberculatum		
Monomorium pharaonis	Onívora generalista	Terra-firme
Pheidole sp. 15		
Tapinoma ramulorum		
Tapinoma sp. 1		
Wasmannia auropunctata		
Ochetomyrmex neopolitus	Onívora terrícola	Terra-firme
Pseudomyrmex tenuis	Predadora arborícola	Terra-firme
Pseudomyrmex sp. 1		
Gigantiops destructor		
Neoponera unidentata	Predadora generalista terrícola	Terra-firme
Odontomachus mayi		
Azteca stigmatica		
Azteca sp. 1		
Camponotus atriceps		
Crematogaster brasiliensis		
Crematogaster curvispinosa	Onívora arborícola	Várzea
Crematogaster limata		
Crematogaster tenuicula		
Dolichoderus decollatus		
Dolichoderus ferrugineus		
Dolichoderus lutosus		
Camponotus punctulatus lillii		
Camponotus (myrmocladoecus) sp. 11	Onívora generalista	Várzea
Nylanderia sp. 2		
Pheidole sp. 4		
Acromyrmex sp. 2	Cortadora de folhas	Várzea
Eciton lucanoides	Caçadora	Várzea
Daceton armigerum		
Platythyrea punctata		
Pseudomyrmex gracilis	Predadora arborícola	Várzea
Pseudomyrmex sp. 1		
Pseudomyrmex sp. 4		
Azteca stigmatica		
Azteca sp. 1		
Cephalotes goeldii	Onívora arborícola	Igapó
Crematogaster brasiliensis		
Crematogaster limata		
Dolichoderus bispinosus		
Camponotus sp. 1		
Crematogaster nigropilosa	Onívora generalista	Igapó
Nylanderia sp. 2		
Tapinoma sp. 2		

Solenopsis sp. 3	Onívora terrícola	Igapó
Daceton armigerum		
Platythyrea punctata	Predadora arborícola	Igapó
Pseudomyrmex sp. 4		
Pseudomyrmex sp. 5		
Estrato arbóreo Cheia		
Espécies	Grupo funcional	Ambiente
Azteca sp. 6		
Azteca sp. 8		
Azteca sp. 9		
Azteca sp. 13		
Camponotus femoratus		
Cephalotes placidus		
Cephalotes sp. 1	Onívora arborícola	Terra-firme
Crematogaster brasiliensis		
Crematogaster limata		
Crematogaster sp. 1		
Crematogaster sp. 4		
Dolichoderus bispinosus		
Dolichoderus lutosus		
Nesomyrmex echinatinodis		
Camponotus hippocrepis		
Camponotus sericeiventris		
Camponotus testaceus		
Camponotus (myrmocladoecus) sp. 11		
Camponotus sp. 2		
Camponotus sp. 7		
Camponotus sp. 9		
Camponotus sp. 13	Onívora generalista	Terra-firme
Ectatomma lugens		
Ectatomma tuberculatum		
Nylanderia sp. 1		
Pheidole sp. 2		
Pheidole sp. 26		
Pheidole sp. 28		
Tapinoma sp. 3		
Gnamptogenys haenschi	Onívora terrícola	Terra-firme
Ochetomyrmex semipolitus		
Pseudomyrmex tenuis	Predadora arborícola	Terra-firme
Gnamptogenys sp.1		
Neoponera unidentata	Predadora generalista terrícola	Terra-firme
Odontomachus sp. 2		
Azteca sp. 3		
Azteca sp. 8		
Azteca sp. 9	Onívora arborícola	Várzea
Azteca sp. 10		
Azteca sp. 11		

Azteca sp. 13		
Cephalotes atratus		
Crematogaster brasiliensis		
Crematogaster curvispinosa		
Crematogaster limata		
Crematogaster sp. 1		
Crematogaster sp. 2		
Dolichoderus bidens		
Dolichoderus bispinosus		
Dolichoderus decollatus		
Dolichoderus diversus		
Dolichoderus quadridenticulatus		
Dolichoderus sp. 2		
Procryptocerus sp. 2		
<hr/>		
Camponotus hippocrepis		
Camponotus punctulatus lillii		
Camponotus (myrmocladoecus) sp. 11		
Camponotus sp. 2		
Camponotus sp. 6		
Camponotus sp. 7		
Camponotus sp. 19		
Camponotus sp. 20		
Monomorium pharaonis		
Nylanderia caeciliae		
Nylanderia sp. 2	Onívora generalista	Várzea
Pheidole sp. 9		
Pheidole sp. 18		
Pheidole sp. 24		
Pheidole sp. 25		
Pheidole sp. 26		
Pheidole sp. 27		
Pheidole sp. 31		
Pheidole sp. 32		
Pheidole sp. 33		
Tapinoma sp. 3		
Wasmannia auropunctata		
<hr/>		
Solenopsis sp. 1	Onívora terrícola	Várzea
Solenopsis sp. 4		
<hr/>		
Acromyrmex niger	Cortadora de folhas	Várzea
Acromyrmex sp. 3		
<hr/>		
Cyphomyrmex sp. 1	Attini criptobiótica	Várzea
<hr/>		
Daceton armigerum		
Pseudomyrmex tenuis	Predadora arborícola	Várzea
Pseudomyrmex sp. 4		
Pseudomyrmex sp. 6		
<hr/>		
Gnamptogenys sp.2		

Holcponera striatula	Predadora generalista terrícola	Várzea
Hylomyrma blandies		
Hypoponera sp. 3		
Mayaponera constricta		
Monomorium pharaonis		
Odontomachus haematodus		
Odontomachus sp. 5		
Azteca stigmatica		
Azteca sp. 1		
Azteca sp. 2		
Azteca sp. 3		
Azteca sp. 4		
Azteca sp. 5		
Azteca sp. 9		
Azteca sp. 12		
Azteca sp. 13		
Camponotus atriceps		
Cephalotes atratus		
Cephalotes sp. 1		
Crematogaster brasiliensis	Onívora arborícola	Igapó
Crematogaster curvispinosa		
Crematogaster limata		
Crematogaster sp. 1		
Crematogaster sp. 3		
Crematogaster sp. 4		
Crematogaster sp. 5		
Crematogaster sp. 6		
Dolichoderus bispinosus		
Dolichoderus decollatus		
Dolichoderus diversus		
Dolichoderus ferrugineus		
Dolichoderus lutosus		
Nesomyrmex asper		
Camponotus chartifex		
Camponotus punctulatus lillii		
Camponotus sp. 3		
Camponotus sp. 5		
Camponotus sp. 6		
Camponotus sp. 7	Onívora generalista	Igapó
Camponotus sp. 12		
Crematogaster nigropilosa		
Nylanderia sp. 2		
Nylanderia sp. 2		
Tapinoma sp. 1		
Daceton armigerum	Predadora arborícola	Igapó
Pseudomyrmex euryblemma		
Pseudomyrmex gracilis		

Pseudomyrmex pupa
Pseudomyrmex tenuis
Pseudomyrmex sp. 2
Pseudomyrmex sp. 3
Pseudomyrmex sp. 4
Pseudomyrmex sp. 7

Neoponera crenata
Neoponera sp. 1

Predadora generalista terrícola

Igapó