



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA  
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
ZOOLOGIA

**EMANUELLY FÉLIX DE LUCENA**

**FATORES AMBIENTAIS E ESPACIAIS ASSOCIADOS À DIVERSIDADE  
DE TÉRMITAS NA FLORESTA AMAZÔNICA BRASILEIRA**

João Pessoa – PB

Julho/2024

EMANUELLY FÉLIX DE LUCENA

**FATORES AMBIENTAIS E ESPACIAIS ASSOCIADOS À DIVERSIDADE  
DE TÉRMITAS NA FLORESTA AMAZÔNICA BRASILEIRA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação  
em Ciências Biológicas (Zoologia) da  
Universidade Federal da Paraíba, como requisito  
parcial para a obtenção do título de Doutora em  
Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Vasconcellos

Coorientador: Prof. Dr. Carlos Augusto Peres

João Pessoa, PB

Julho/2024

**Catálogo na publicação**  
**Seção de Catalogação e Classificação**

L935f Lucena, Emanuely Félix de.

Fatores ambientais e espaciais associados à  
diversidade de térmitas na Floresta Amzônica brasileira  
/ Emanuely Félix de Lucena. - João Pessoa, 2024.  
120 f. : il.

Orientação: Alexandre Vasconcellos.

Coorientação: Carlos Augusto Peres.

Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

1. Térmitas - Isoptera. 2. Engenheiros do  
ecossistema. 3. Ninhos conspícuos. 4. Protocolo  
padronizado. 5. Região Neotropical. I. Vasconcellos,  
Alexandre. II. Peres, Carlos Augusto. III. Título.


UFPB/BC

CDU 595.731(043)


## Ata da 176ª Apresentação e Banca de Defesa de Doutorado de Emanuelly Félix de Lucena

Ao(s) trinta dias do mês de julho de dois mil e vinte e quatro, às 14:00 horas, no(a) ambiente virtual, da Universidade Federal da Paraíba, reuniram-se, em caráter de solenidade pública, membros da banca examinadora para avaliar a tese de doutorado de **Emanuelly Félix de Lucena**, candidato(a) ao grau de Doutor(a) em Ciências Biológicas. A banca examinadora foi composta pelos seguintes membros: **Dr. Alexandre Vasconcellos (Orientador - UFPB-PB)**; **Dr. Rogerio Rosa da Silva (MPEG/PA)**; **Dr. Tiago Fernandes Carrijo (UFABC/SP)**; **Dr. Flávia Maria da Silva Moura (UFCEG/PB)** e **Dr. Danilo Elias Oliveira (UNIFESSPA/PA)**. Compareceram à solenidade, além do(a) candidato(a) e membros da banca examinadora, alunos e professores do PPGCB. Dando início à sessão, a coordenação fez a abertura dos trabalhos, apresentando o(a) discente e os membros da banca. Foi passada a palavra ao(à) orientador(a), para que assumisse a posição de presidente da sessão. A partir de então, o(a) presidente, após declarar o objeto da solenidade, concedeu a palavra a **Emanuelly Félix de Lucena**, para que dissertasse, oral e sucintamente, a respeito de seu trabalho intitulado “**Determinantes ambientais e espaciais da diversidade de térmitas na Floresta Amazônica brasileira**”. Passando então a discorrer sobre o aludido tema, dentro do prazo legal, o(a) candidato(a) foi a seguir arguido(a) pelos examinadores na forma regimental. Em seguida, passou a Comissão, em caráter secreto, a proceder à avaliação e julgamento do trabalho, concluindo por atribuir-lhe o conceito **APROVADA**. Perante o resultado proclamado, os documentos da banca foram preparados para trâmites seguintes. Encerrados os trabalhos, nada mais havendo a tratar, eu, orientador(a), como presidente, lavrei a presente ata que, lida e aprovada, assino juntamente com os demais membros da banca examinadora.


João Pessoa, 30/07/2024.

Documento assinado digitalmente  
 **ALEXANDRE VASCONCELLOS**  
Data: 30/07/2024 19:08:22-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


Orientador(a)

Documento assinado digitalmente  
 **FLAVIA MARIA DA SILVA MOURA**  
Data: 30/07/2024 19:12:11-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


Examinador(a)

Documento assinado digitalmente  
 **ROGERIO ROSA DA SILVA**  
Data: 30/07/2024 19:52:38-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


Examinador(a)

Documento assinado digitalmente  
 **DANILO ELIAS DE OLIVEIRA**  
Data: 30/07/2024 23:41:07-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Examinador(a)

Documento assinado digitalmente  
 **TIAGO FERNANDES CARRIJO**  
Data: 31/07/2024 09:19:59-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Examinador(a)

Documento assinado digitalmente  
 **EMANUELLY FELIX DE LUCENA**  
Data: 31/07/2024 11:34:17-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Emanuelly Félix de Lucena  
(discente ciente do resultado)

(Em modo de webconferência, as assinaturas digitalizadas são certificadas pelo presidente da banca)

## AGRADECIMENTOS

Ao longo desses quase cinco anos de doutorado, foram muitos lugares, pessoas, alegrias, tristezas, desafios e aprendizagem. Agora, chegando ao tão esperado fim, eu sinto que cresci, não apenas profissionalmente. Hoje, afirmo com ainda mais certeza que me sustento em vários pilares, os quais me deram forças para encarar o que me propus a fazer durante esse período.

Primeiramente, como sempre, agradeço a Deus. Nos momentos mais difíceis, quando estamos nos sentindo sozinhos ou com saudade de casa, é a fé que nos ajuda a aliviar as cargas e ter esperança de que as coisas irão melhorar. Assim, encontramos forças para persistir.

À minha família, que, mesmo muitas vezes tendo seus receios com a vida que escolhi, nunca questionou ou criticou. Onde eu sempre encontro apoio, o que também é imprescindível para que eu tenha coragem de me aventurar. Em especial a minha mãe, que sei o quanto sofreu nos períodos em que fiquei distante e, por muitos dias, incomunicável. E ao meu pai, que sempre me incentivou e encorajou. Só Deus sabe o quanto eu amo vocês e fico feliz em tê-los.

Às pessoas que também são casa, estando perto ou longe. Aos que tenho coragem de confidenciar os momentos mais difíceis e compartilhar as histórias mais bobas. Ao longo desse tempo, além dos ganhos científicos, digo com muita alegria que ganhei vários amigos. Eles fazem as histórias ficarem melhores, mais engraçadas, partilharam das alegrias e dividiram as dificuldades. A todas as pessoas que são ombro amigo, laços importantes, obrigada pela paciência, por confiarem em mim – e ouvirem várias vezes as mesmas histórias.

Ao meu orientador, Alexandre Vasconcellos, que abriu meus olhos para a possibilidade de explorar terras amazônicas. Alguém por quem tenho profundo respeito e admiração. Ao meu coorientador, Carlos A. Peres, que confiou no meu trabalho, sem ao menos me conhecer, e abriu as portas do projeto *ABC Expeditions*, o que tornou possível que esta tese de doutorado fosse desenvolvida.

Aos responsáveis pelo projeto *ABC expeditons*, especialmente ao Torbjørn Haugaasen, pela dedicação e paciência para com o projeto e seus respectivos membros, e pela oportunidade de participar de algo tão grandioso. Agradeço em especial aos membros que fizeram parte da equipe de campo e aos que tiveram todo trabalho com planejamento e organização, possibilitando que as expedições acontecessem. Aos amigos e colegas com

os quais convivi em cada expedição, pelo menos em alguns momentos. Pelos perrengues e boas memórias, por compartilhar conhecimento, debater ciência e vida. Às pessoas das comunidades que passamos e auxiliares de campo que nos receberam tão bem e contribuíram de alguma forma com a realização do trabalho.

Aos (ex e atuais) integrantes do Labtermes, muitos dos quais convivo desde 2017. É sempre maravilhoso saber que, além das parcerias de trabalho, dos conselhos e conversas proveitosas, os dias no laboratório sempre são repletos de muitas histórias e boas risadas.

A todos que foram meus professores em algum momento ao longo de todos esses anos, com os quais aprendi muito do que foi aplicado neste doutorado.

Aos membros da banca, por aceitarem o convite para participar e avaliar o trabalho.

Agradeço a Patrícia, Josias e Franklin, do PPGCB, por serem sempre solícitos quando precisamos e desenvolverem um ótimo trabalho.

E, por fim, ao PPGCB e a todos os que dele fazem parte, à UFPB e à CAPES, pela concessão da bolsa de estudos.

## RESUMO

A Amazônia é a maior e mais diversa floresta tropical do mundo, abrigando cerca de ¼ da diversidade do planeta. Embora muitos estudos venham sendo desenvolvidos ao longo dos anos nessa ecorregião, ainda há lacunas importantes relacionadas a distribuição espacial das amostragens e táxons estudados. Os térmitas, também conhecidos como cupins, especialmente na Amazônia, apresentam elevada diversidade, endemismo e biomassa, mas são subamostrados. Sendo assim, nosso objetivo foi expandir os inventários de térmitas na Amazônia brasileira e investigar quais as principais variáveis espaciais e ambientais que influenciam os padrões de distribuição do grupo e sua densidade de ninhos conspícuos. Dessa forma, avaliamos os efeitos de variáveis ambientais e espaciais sobre a riqueza de espécies, composição e diversidade beta das comunidades de térmitas, e dos grupos de xilófagos e humívoros, em sete áreas de Floresta Amazônica brasileira (Capítulo 1). Além disso, avaliamos as comunidades de térmitas construtoras de ninhos conspícuos, quanto a sua riqueza de espécies, composição e densidade/ha, em 11 áreas (Capítulo 2). Em cada área foi aplicado um protocolo rápido de diversidade e um de densidade de ninhos, consistindo em seis transectos com 65x2m e 65x20m, respectivamente. Diferentes tipos de análises de regressão (GLM, RDA, MRM) foram realizadas para avaliar a relação das variáveis preditoras com as variáveis resposta. No capítulo 1, foram registradas 177 espécies em 1056 encontros. A riqueza de espécies foi influenciada positiva e significativamente pela altura da vegetação e sódio do solo. Apenas o pH do solo teve influência sobre a composição das comunidades, e a similaridade entre as mesmas diminuiu a medida que houve um aumento na distância ambiental de variáveis como temperatura, amplitude térmica, pH e potássio do solo, e distância geográfica. Além disso, as relações foram diferentes de acordo com o grupo alimentar, e os xilófagos foram mais influenciados pelo espaço do que os humívoros. No capítulo 2, foram registradas 40 espécies construtoras de ninhos, e a densidade média das construções variou de 30,8 a 109,0 ninhos ativos por hectare. A influência das variáveis ambientais sobre a densidade de ninhos foi diferente entre epígeos e arborícolas, mas ambos foram influenciados principalmente por variáveis climáticas (temperatura anual, amplitude térmica e sazonalidade da precipitação) e disponibilidade de recursos. A riqueza de espécies construtoras não foi significativamente influenciada por nenhuma variável avaliada, e mudanças na composição mostraram-se associadas principalmente à sazonalidade da precipitação e amplitude térmica. Esse estudo contribui para esclarecer os padrões ecológicos dos térmitas na Amazônia, possibilitando um maior entendimento

de como o espaço e o ambiente podem atuar influenciando a diversidade geral, e os “subgrupos” dentro de Isoptera, sejam eles grupos alimentares ou de espécies construtoras de ninhos conspícuos. Dessa forma, torna-se possível identificar processos que atuam em ampla escala espacial, visto que captura-se gradientes ambientais importantes. Além do que, entender como variáveis ambientais influenciam as comunidades de térmitas, nos permite ter *insights* sobre como elas podem ser afetadas por alterações ambientais, sejam elas causadas pelas mudanças climáticas ou por impactos mais diretos.

**Palavras-chave:** Isoptera, Engenheiros do ecossistema, Ninhos conspícuos, Protocolo padronizado, Região Neotropical.

## ABSTRACT

The Amazon is the largest and most diverse tropical forest in the world, with about a quarter of the planet's biodiversity. Although many studies have been conducted over the years in this ecoregion, there are still significant gaps related to the spatial distribution of sampling and taxa studied. Termites, especially in the Amazon, exhibit high diversity, endemism, and biomass but are under-sampled. Therefore, our objective was to expand termite inventories in the Brazilian Amazon and investigate the main spatial and environmental variables influencing the distribution patterns of the group and the conspicuous nests density. Thus, we evaluated the effects of environmental and spatial variables on species richness, composition, and beta diversity of termite communities, and the wood- and soil-feeders groups, in seven areas of the Brazilian Amazon Forest (Chapter 1). Additionally, we evaluated the communities of conspicuous nest-building termites in terms of species richness, composition, and density per hectare, in 11 areas (Chapter 2). In each area, a rapid diversity and a nest density protocols were applied, consisting of six transects with 65x2m and 65x20m, respectively. Different types of regression analyses (GLM, RDA, MRM) were performed to assess the relationship of predictor variables with response variables. In Chapter 1, 177 species were recorded in 1056 encounters. Species richness was positively and significantly influenced by vegetation height and soil sodium. Only soil pH influenced community composition, and similarity between communities decreased as the environmental distance of variables such as temperature, thermal amplitude, pH, and soil potassium, and geographical distance increased. Furthermore, the relationships varied according to the feeding group, with wood-feeders termites being more influenced by space than soil-feeders. In Chapter 2, 40 nest-building species were found, and the average density of constructions ranged from 30.8 to 109.0 active nests per hectare. The influence of environmental variables on nest density differed between epigeal and arboreal nests, but both were mainly influenced by climatic variables (annual temperature, thermal amplitude, and precipitation seasonality) and resource availability. The species richness of nest builders was not significantly influenced by any evaluated variable, and changes in composition were primarily associated with precipitation seasonality and temperature range. This study contributes to elucidating the ecological patterns of termites in the Amazon, allowing a better understanding of how space and environment can influence overall diversity and "subgroups" within Isoptera, whether they are feeding groups or conspicuous nest-building species. Thus, it becomes possible to identify processes operating on a broad spatial scale, capturing important environmental gradients. Moreover, understanding how environmental variables influence termite communities gives us insights into how they might be affected by environmental changes, whether caused by climate change or more direct anthropogenic impacts.

**Keywords:** Isoptera, Ecosystem engineers, Conspicuous nests, Standardized sampling protocol, Neotropical region

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

**Figura 1.1** - Localização das sete áreas de amostragem ao longo da Amazônia brasileira, em ordem de amostragem: BR 319 (brm), PE do Cristalino (crs), PARNA Serra do Divisor (sdd), PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte (cbi), RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi (xxu), Margem esquerda do Rio Juruá (trr), REBIO do Gurupi (grp).....31

**Figura 1.2** - Exemplo do esquema de amostragem e distribuição dos transectos (agrupados em pares), em uma das localidades inventariadas na Amazônia. As distâncias entre os pares de transectos não eram fixas, e variaram de 1,3 a 19 km. Em cada localidade, seis transectos de 65m de extensão foram aplicados, cada um contendo cinco parcelas de 10m<sup>2</sup>.....33

**Figura 1.3** - Número de espécies e encontros por família e subfamília em sete áreas de Floresta Amazônica brasileira: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), SDD (PARNA Serra do Divisor), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi).....39

**Figura 1.4** - Figuras obtidas a partir de análises de ordenação nMDS, utilizando a matriz de distância de Bray-Curtis com dados de composição de espécies de cada transecto das áreas de estudo inventariadas ao longo da Amazônia brasileira: brm (BR 319), cbi (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), crs (PE do Cristalino), grp (REBIO do Gurupi), sdd (PARNA Serra do Divisor), trr (Margem esquerda do Rio Juruá), xxu (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi).....49

**Figura 1.5** - Contribuição de cada escala espacial na diversidade total: diversidade  $\alpha$  (em cada transecto), a diversidade beta entre transectos ( $\beta_1$ ), entre *plots* A, B e C ( $\beta_2$ ) e entre áreas de amostragem ( $\beta_3$ ) na Amazônia brasileira.....50

**Figura 1.6** - Relação entre riqueza de espécies de térmitas e variáveis cuja interação foi significativa nas análises de GLM ( $p < 0,05$ ), considerando dados coletados em sete áreas da Amazônia brasileira. a) Relação entre riqueza de espécies e altura da vegetação; b) relação entre riqueza de espécies e teor de sódio do solo.....52

<b>Figura 1.7</b> - Análise de Redundância parcial com as variáveis do bloco dois, que incluem componentes químicos e físicos do solo; K (potássio) e Na (sódio) obtidos a partir do método AgTu, P (fósforo total), pH e concentrações de areia, argila e silte.....	53
<b>Figura 1.8</b> - Diagrama de Venn com os resultados de partição da variância para toda a comunidade de térmitas, em relação ao conjunto de variáveis do clima e vegetação, variáveis edáficas (solo) e variáveis espaciais, obtidas a partir dos MEM's. Valores <0 não são mostrados.....	54
<b>Figura 1.9</b> - Gráficos de regressão entre as matrizes de distância ambiental e a matriz de similaridade da comunidade. Apenas as relações que apresentaram um $p < 0,05$ nas análises MRM são apresentadas.....	56
<b>Figura 1.10</b> - Número de espécies e de encontros por grupo alimentar em cada uma das sete localidades inventariadas. L = litter-feeders (consumidores de serrapilheira e folhas), X/H = interface madeira/solo; X = xilófagos; H = humívoros. Áreas de estudo: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), SDD (PARNA Serra do Divisor), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi).....	57
<b>Figura 1.11</b> - Gráficos obtidos a partir da ordenação nMDS, baseada no índice de Bray-Curtis. a) Xilófagos; b) Humívoros. Transectos das áreas de estudo: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), SDD (PARNA Serra do Divisor), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi).....	58
<b>Figura 1.12</b> - Diagrama de Venn com os resultados de partição da variância para toda a comunidade de xilófagos (a) e humívoros (b), em relação ao conjunto de variáveis do clima e vegetação, variáveis edáficas (solo) e variáveis espaciais, obtidas a partir dos MEM's. Valores <0 não são mostrados.....	60
<b>Figura 1.13</b> - Gráficos de regressão entre as matrizes de distância ambiental e a matriz de similaridade da comunidade de espécies xilófagas. Apenas as relações que apresentaram um $p < 0,05$ nas análises MRM são apresentadas.....	61

**Figura 1.14** - Gráficos de regressão entre as matrizes de distância ambiental e a matriz de similaridade da comunidade de espécies humívoras. Apenas as relações que apresentaram um  $p < 0,05$  nas análises MRM são apresentadas.....63

## CAPÍTULO 2

**Figura 2.1** - Distribuição das onze áreas de amostragem localizadas ao longo da Amazônia brasileira. BR 319 (brm), Parque Estadual do Cristalino (crs), Parque Nacional Serra do Divisor (sdd), Parque Nacional do Jaú/Parque Estadual do Rio Negro Setor Norte (cbi), Reserva Extrativista Baixo Rio Branco-Jauaperi (xxu), Margem esquerda do Rio Juruá (trr), Margem direita do Rio Juruá (mzl), Reserva Biológica do Gurupi (grp), Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque (tmq), Margens do Rio Sucunduri (snr) e Reserva Biológica do Rio Trombetas (tbt).....80

**Figura 2.2** - Fotos de ninhos conspícuos coletados em algumas áreas de amostragem ao longo da Amazônia brasileira. a) *Patawatermes nigripunctatus*; b) *Nasutitermes* sp. 9; c) *Aparatermes* sp.; d) *Syntermes molestus*; e) *Anoplotermes banksi*.....84

**Figura 2.3** - Riqueza de espécies construtoras por subfamília de Termitidae e grupo alimentar em onze áreas de Floresta Amazônica brasileira. H = humívoro, L = consumidores de serrapilheira/folhas (*litter-feeders*), X = xilófago, X/H = interface xilófago/humívoro. Áreas de estudo: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), MZL (Margem direita do Rio Juruá), SDD (PARNA Serra do Divisor), SNR (Margens do Rio Sucunduri), TBT (REBIO do Rio Trombetas), TMQ (PARNA Montanhas do Tumucumaque), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi).....89

**Figura 2.4** - Gráficos de regressão entre densidade de ninhos arborícolas e epígeos (ninhos/hectare) com as variáveis ambientais cujo resultado do GLM foi significativo ( $p < 0,05$ ).....95

**Figura 2.5** - Decaimento da similaridade entre as comunidades com o aumento da distância geográfica com dados de comunidades de térmitas construtores de ninhos

conspícuos em 11 áreas de Floresta Amazônica brasileira.....96

**Figura 2.6** - Análise de Redundância (RDA) entre a composição de térmitas de 11 áreas da Amazônia brasileira, com base na matriz de *Bray-Curtis*, e as variáveis preditoras analisadas: temperatura média anual (temp\_med), biomassa acima do solo (biomass), amplitude térmica anual (temp\_rang), soma de bases do solo (solo), sazonalidade da precipitação (prec\_var) e evapotranspiração potencial (evapotrans). Apenas as variáveis referentes a biomassa e solo não foram significativas na análise ( $p > 0,05$ ).....97

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

**Tabela 1.1** - Localidades de Floresta Amazônica inventariadas por esse estudo. A área (em hectare) é apresentada apenas nas localidades que são Unidades de Conservação (UC's).....32

**Tabela 1.2** - Lista de espécies encontradas nas localidades de amostragem: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), SDD (PARNA Serra do Divisor), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi), seus respectivos números de encontros, grupos alimentares aos quais pertencem (GA) e micro-habitat onde geralmente são encontradas (Mh). GA: X = xilófago, H = humívoro, X/H = interface xilófago/humívoro, L = *litter-feeders*, Mi = consumidor de microepífitas. Em “Mh”: \* = morfotipos cuja informação sobre micro-habitat não foi obtida em campo e não há como ser obtida na literatura; ? = espécies cujas informações sobre micro-habitat não foram obtidas em campo e não foram encontradas de forma clara na literatura. Obs.: As observações de Mh não indicam que as espécies só podem ser encontradas nos micro-habitats citados; As informações neste tópico foram inseridas visando apresentar maiores detalhes, quando possível, por isso itens que correspondem a madeira foram discriminados em galhos, troncos, cipós, etc.....40

**Tabela 1.3** - Para cada uma das sete áreas de Floresta Amazônica inventariadas, BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), SDD (PARNA Serra do Divisor), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi), valores de riqueza observada de espécies (Riq. obs.), número de encontros, estimativa de cobertura amostral (sample coverage - SC) e riqueza estimada com base na SC (Riq. est.), bem como os valores menores e maiores do intervalo de confiança (95%).....48

**Tabela 1.4** - Valores obtidos a partir da média dos modelos selecionados das análises de GLM com a riqueza de espécies e variáveis preditoras pertencentes aos dois blocos de variáveis ambientais, a partir de dados coletados em sete áreas de Floresta Amazônica.....51

**Tabela 1.5** - Valores obtidos a partir das análises de redundância parcial (RDAP) com composição de espécies e variáveis edáficas, a partir de dados coletados em sete áreas de Floresta Amazônica.....53

**Tabela 1.6** - Valores obtidos através de análises de regressão linear múltipla em matrizes de distância (MRM) avaliando a relação entre a similaridade das comunidades e distância ambiental (variáveis preditoras), a partir de dados coletados em sete áreas de Floresta Amazônica.....55

**Tabela 1.7** - Valores obtidos através de análises de regressão linear múltipla em matrizes de distância (MRM) avaliando a relação entre a similaridade das comunidades de espécies xilófagas e distância ambiental (variáveis preditoras), a partir de dados coletados em sete áreas de Floresta Amazônica.....60

**Tabela 1.8** - Valores obtidos através de análises de regressão linear múltipla em matrizes de distância (MRM) avaliando a relação entre a similaridade das comunidades de espécies humívoras e distância ambiental (variáveis preditoras), a partir de dados coletados em sete áreas de Floresta Amazônica.....62

## **CAPÍTULO 2**

**Tabela 2.1** - Áreas de estudo inventariadas ao longo dos anos 2019-2022, seus respectivos acrônimos, estados, coordenadas geográficas (em graus decimais) e áreas de endemismo as quais pertencem. A área de extensão aproximada é apresentada apenas nas localidades que são Unidades de Conservação (UC's).....81

**Tabela 2.2** - Variáveis preditoras avaliadas no presente estudo, extraídas para cada uma das 11 áreas de amostragem na Amazônia, e seus respectivos valores máximos e mínimos, bem como a diferença entre ambos (amplitude).....85

**Tabela 2.3** - Lista de espécies construtoras de ninhos conspícuos encontradas ao longo das 11 áreas de amostragem, distribuídas ao longo da Amazônia brasileira, densidade de ninhos por hectare encontrados em cada localidade, grupo alimentar (GA) e tipo de ninho (T). Áreas de amostragem: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), MZL (Margem direita do Rio Juruá), SDD (PARNA Serra do Divisor), SNR (Margens do Rio Sucunduri), TBT (REBIO do Rio Trombetas), TMQ (PARNA Montanhas do Tumucumaque), TRR

(Margem esquerda do Rio Juruá) e XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi). GA: X = xilófago, H = humívoro, X/H = interface xilófago/humívoro, L = *litter-feeders*, Mi = microepífitas. T: A = ninhos arborícolas, E=ninhos epígeos, A/E=espécie constrói ninhos dos dois tipos.....90

**Tabela 2.4** - Densidade por hectare (Dens/ha), riqueza de espécies (Riq), índice de Equitabilidade de Pielou (Eq) e porcentagem das espécies mais abundantes de cada uma das 11 áreas de amostragem: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), MZL (Margem direita do Rio Juruá), SDD (PARNA Serra do Divisor), SNR (Margens do Rio Sucunduri), TBT (REBIO do Rio Trombetas), TMQ (PARNA Montanhas do Tumucumaque), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi), assim como seus respectivos grupos alimentares. H - humívoro, X - xilófago, X/H - interface xilófago/humívoro.....92

**Tabela 2.5** - Resultados dos modelos lineares generalizados (GLM's) com riqueza de espécies construtoras de ninhos conspicuos e densidade ninhos por hectare: total, arborícolas e epígeos, com base nos dados obtidos em 11 áreas de Floresta Amazônica.....94

**Tabela 2.6** - Resultados da análise de redundância (RDA) avaliando a relação entre as mudanças na composição das comunidades e as variáveis preditoras de 11 áreas de Floresta Amazônica.....97

## SUMÁRIO

<b>Introdução geral.....</b>	<b>18</b>
Projeto.....	18
Térmitas.....	18
Amazônia.....	20
Variáveis que influenciam os padrões atuais de diversidade dos térmitas.....	21
Importância dos estudos de diversidade com térmitas.....	22
<b>Objetivos.....</b>	<b>23</b>
<b>Referências bibliográficas.....</b>	<b>24</b>
 <b>CAPÍTULO 1: PADRÕES DE RIQUEZA DE ESPÉCIES, COMPOSIÇÃO E DIVERSIDADE BETA DOS TÉRMITAS (BLATTARIA, ISOPTERA) DA AMAZÔNIA BRASILEIRA</b>	
<b>1.1. Introdução.....</b>	<b>28</b>
<b>1.2. Material e Métodos.....</b>	<b>31</b>
1.2.1. Áreas de estudo.....	31
1.2.2. Inventário faunístico.....	32
1.2.3. Identificação dos espécimes.....	33
1.2.4. Grupos alimentares.....	34
1.2.5. Variáveis preditoras.....	34
1.2.6. Análises.....	35
1.2.6.1. Padrões de composição e diversidade beta.....	35
1.2.6.2. Influência das variáveis preditoras na riqueza de espécies, composição e diversidade beta.....	36
1.2.6.3. Influência das variáveis preditoras na riqueza de espécies e composição de grupos alimentares.....	37
<b>1.3. Resultados.....</b>	<b>38</b>
1.3.1. Padrões de composição e diversidade beta.....	49
1.3.2. Influência das variáveis preditoras na riqueza de espécies, composição e diversidade beta.....	50
1.3.2.1. Riqueza de espécies.....	50
1.3.2.2. Composição.....	52
1.3.2.3. Diversidade beta.....	54
1.3.3. Resultados por grupo alimentar.....	57

<b>1.4. Discussão.....</b>	<b>63</b>
<b>Referências bibliográficas.....</b>	<b>69</b>

## **CAPÍTULO 2: TÉRMITAS CONSTRUTORES DE NINHOS CONSPÍCUOS NA FLORESTA AMAZÔNICA BRASILEIRA**

<b>2.1.Introdução.....</b>	<b>78</b>
<b>2.2.Material e Métodos.....</b>	<b>79</b>
2.2.1. Áreas de estudo.....	80
2.2.2. Inventário faunístico - Protocolo de densidade de ninhos faunístico.....	82
2.2.3. Grupos alimentares.....	83
2.2.4. Tipos de ninhos.....	83
2.2.5. Variáveis ambientais.....	84
2.2.6. Análises.....	86
2.2.6.1. Densidade de ninhos e riqueza de espécies construtoras.....	87
2.2.6.2. Composição das comunidades.....	87
<b>2.3. Resultados.....</b>	<b>88</b>
2.3.1. Influência das variáveis preditoras na densidade de ninhos e riqueza de espécies construtoras.....	94
2.3.2. Influência das variáveis preditoras na composição de espécies.....	96
<b>2.4. Discussão.....</b>	<b>98</b>
<b>Referências bibliográficas.....</b>	<b>103</b>
 <b>Considerações finais.....</b>	 <b>109</b>
<b>Apêndice 1: Descrição das áreas de estudo dos capítulos 1 e 2.....</b>	<b>111</b>
<b>Apêndice 2: Representantes das 20 espécies construtoras de ninhos conspícuos que apresentaram maior densidade/ha nas áreas de estudo.....</b>	<b>115</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

### Projeto

Este estudo faz parte do projeto *ABC Expeditions*, o qual é financiado pelo *Research Council of Norway*, e todas as expedições de amostragem foram realizadas com o apoio do mesmo. As expedições do *ABC* tinham como objetivo inventariar a vegetação e realizar o levantamento de vários táxons da fauna, em regiões pouco amostradas da Amazônia brasileira (<https://www.abc-expeditions.com/pt>). Para isso, a escolha das localidades baseou-se na distribuição de algumas das antigas parcelas do RADAMBRASIL, buscando englobar diferentes regiões biogeográficas/interflúvios, considerando que grandes rios podem atuar como barreiras geográficas para diversos grupos taxonômicos (Borges; Da Silva, 2012; Silva; Rylands; Fonseca, 2005).

Ao todo, foram realizadas 15 expedições de coleta pelo projeto *ABC*, que se iniciaram em 2019 e, por conta da pandemia (2020-2021), se estenderam até outubro de 2023. Em todas as expedições, coletas de térmitas foram realizadas, utilizando protocolos padronizados de amostragem. No entanto, por conta das consequências do período pandêmico e do tempo despendido na coleta e determinação dos espécimes, apenas parte dos dados são apresentados ao longo dos capítulos desta tese.

### Térmitas

Assim como as formigas e algumas abelhas e vespas, os térmitas são considerados insetos eussociais, com divisão reprodutiva do trabalho, sobreposição de castas e cuidado cooperativo com a prole (Wilson, 2000). Tais características, combinadas à capacidade de digerir celulose de forma eficiente, são responsáveis por parte do sucesso evolutivo do grupo (Brune, 2014). A digestão da celulose é possibilitada pela simbiose com bactérias e protozoários presentes no intestino desses organismos, associação esta que permite o consumo de uma ampla variedade de recursos celulósicos, como madeira morta, serrapilheira, grama seca e solo (Eggerton; Tayasu, 2001). Com isso, eles ocupam um nicho pouco explorado por outros organismos e se tornam um dos poucos grupos com um impacto significativo global na decomposição da madeira (Cornwell *et al.*, 2009).

Embora sejam bastante conhecidos pela sua atuação como pragas urbanas e rurais, os térmitas, também conhecidos como cupins, são importantes detritívoros e decompositores nos ecossistemas, e suas atividades de forrageio e nidificação alteram as propriedades químicas e físicas do solo, influenciando na disponibilidade de recursos para organismos de outras categorias funcionais (Vasconcellos; Moura, 2014). Dessa forma, eles acabam por contribuir

com vários serviços ecossistêmicos de suporte, como ciclagem de nutrientes, fluxo de energia e bioturbação (Bignell, David E.; Eggleton, 2000; Cardoso *et al.*, 2011; Elizalde *et al.*, 2020; Vasconcellos; Moura, 2014).

Os térmitas também são reconhecidos pela construção de ninhos bastante complexos que, dentre as várias funções que exercem, têm um papel importante em termorregulação e proteção da colônia contra predadores (Noirot; Darlington, 2000). Nos ecossistemas, ninhos de térmitas são importantes fontes de nutrientes (Bourguignon *et al.*, 2015; Rückamp *et al.*, 2010) e abrigam uma ampla gama de diferentes táxons, como formigas, minhocas, aranhas, quilópodes e outros térmitas (Ackerman *et al.*, 2007). Essas estruturas são construídas principalmente a partir de saliva, fezes, solo e material vegetal, em proporções variadas, o que determina em grande parte suas características físicas e químicas (Noirot; Darlington, 2000; Wood, 1988), de forma que podem inclusive aumentar a heterogeneidade espacial em alguns ambientes (Davies, A. B. *et al.*, 2014; Davies, A. B.; Baldeck; Asner, 2016). Além disso, os ninhos geralmente abrigam colônias extremamente numerosas, que impactam fortemente processos importantes, como decomposição. Dessa forma, a avaliação dessas estruturas pode representar uma ferramenta adicional na análise da qualidade do hábitat em florestas tropicais úmidas (Vasconcellos *et al.*, 2008) e seus padrões de distribuição podem refletir padrões espaciais de decomposição, fornecimento de nutrientes e estrutura das comunidades vegetais (Ettema; Wardle, 2002).

Em florestas tropicais úmidas e secas, o impacto ecológico dos térmitas é consideravelmente maior (Jones; Eggleton, 2011), tendo em vista que há maior diversidade do grupo principalmente nos trópicos e subtropicais, onde eles geralmente são considerados os invertebrados decompositores predominantes (Eggleton, 2000; Jones; Eggleton, 2011). Até então, são mais de 3100 espécies de térmitas descritas, pertencentes a cerca de 330 gêneros. A região Neotropical é a terceira maior em riqueza de térmitas, após a Oriental e a Etiópica, e abriga pelo menos 116 gêneros e 615 espécies conhecidas, contando também com um elevado nível de endemismo (Constantino, 2024; Eggleton, 2000; Krishna *et al.*, 2013).

No Brasil, são conhecidas 354 espécies, das quais 247 são encontradas na Amazônia (Constantino, 2024), e representam quatro famílias, de dez descritas: Termitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae e Kalotermitidae. Na Amazônia, os térmitas, além de diversos, apresentam elevada abundância. Em apenas um hectare de floresta primária, podem ser observadas cerca de 63 espécies (Bandeira, 1989) e a biomassa do grupo, juntamente com Formicidae, soma mais que 1/4 de toda biomassa animal (vertebrados e invertebrados) (Fittkau; Klinge, 1973).

## Amazônia

A Amazônia é a maior e mais diversa floresta tropical do mundo, sendo considerada a fonte primária de biodiversidade neotropical (Antonelli *et al.*, 2018). Seu domínio abrange nove países e ocupa cerca de 59% do território brasileiro, além de abrigar o sistema fluvial mais extenso da terra (Stoli, 1985). Atualmente a Amazônia encontra-se dividida em nove áreas de endemismo (Borges; Da Silva, 2012), as quais são definidas com base na congruência de distribuição de duas ou mais espécies endêmicas (geralmente de aves e mamíferos), e consideradas unidades biogeográficas básicas (Silva; Garda, 2010). Embora compartilhem uma gama de características ecológicas, essas áreas de endemismo possuem relações evolutivas e comunidades específicas (Silva; Rylands; Fonseca, 2005).

A biodiversidade atual da Amazônia é resultado de fatores históricos e ecológicos, que, ao serem combinados em estudos biogeográficos e ecológicos, contribuem para elucidar, de forma mais satisfatória, os padrões de diversidade e distribuição encontrados (Figueiredo *et al.*, 2022; Higgins *et al.*, 2011; Hoorn *et al.*, 2010). Vários eventos geológicos que ocorreram ao longo do tempo na Amazônia foram extremamente importantes para a evolução das paisagens e determinação da riqueza e composição das comunidades atuais (Hoorn *et al.*, 2010). O soerguimento dos Andes, por exemplo, afetou a deposição de sedimentos em regiões próximas e, conseqüentemente, influenciou os padrões edáficos e florísticos encontrados atualmente em regiões que estão/estiveram sob influência da cordilheira (Higgins *et al.*, 2011).

À medida que mais estudos são realizados na tentativa de explicar a diversidade e distribuição dos organismos ao longo da Amazônia, novas hipóteses surgem e outras são contestadas, como por exemplo a hipótese dos refúgios do Pleistoceno (Rocha; Kaefer, 2019). Uma das mais investigadas, e corroboradas em alguns casos, é a dos grandes rios como potenciais barreiras de dispersão para organismos terrestres. Seu efeito, no entanto, parece depender tanto do táxon quanto do rio estudado (Dambros *et al.*, 2020; Fluck *et al.*, 2020; Santorelli; Magnusson; Deus, 2018). Em muitos casos, a presença dos rios não é suficiente para explicar a diversidade de alguns táxons, e variáveis climáticas, edáficas, características da vegetação e distância geográfica se destacam como os principais determinantes dos mesmos (Dambros *et al.*, 2020; Fluck *et al.*, 2020; Guilherme *et al.*, 2022). Dificilmente alguma hipótese fundamentada em um único processo será suficiente para explicar a origem dos padrões biogeográficos observados na Amazônia, considerando a sua intensa dinâmica geomorfológica (Silva; Garda, 2010).

A heterogeneidade existente entre as diferentes áreas dessa ecorregião, inclusive entre as áreas de endemismo, vai muito além da presença de rios, e evidencia que os planos de

conservação não podem tratar essas localidades como uma única região (Oliveira; Vasconcelos; Santos, 2017; Silva; Rylands; Fonseca, 2005). Por isso, identificar e entender os padrões de distribuição das espécies são atividades importantes para definir boas estratégias de conservação (Cardoso *et al.*, 2011), e estudos ecológicos e biogeográficos podem auxiliar a preservar um mosaico representativo de habitats amazônicos e as espécies que eles abrigam (Dambros *et al.*, 2020).

Embora conte com uma grande extensão territorial, a Amazônia vem sendo cada vez mais ameaçada, frente à exploração excessiva e políticas de conservação cada vez mais frágeis (Mataveli *et al.*, 2021; Pereira *et al.*, 2020), o que tem tornado o estudo da sua biodiversidade cada vez mais urgente. Além de uma forte ameaça à sua fauna e flora, o desflorestamento dessas áreas pode gerar grande alteração nas chuvas da região, acarretando em secas maiores e mais intensas (Stoli, 1985), além de também impactar a emissão de gases do efeito estufa e a regulação do clima mundial (Pereira *et al.*, 2020).

### **Variáveis que influenciam os padrões atuais de diversidade dos térmitas.**

Os térmitas são considerados um grupo modelo para a realização de estudos biogeográficos, pois possuem um número de espécies modesto, quando comparado a outros grupos de insetos, e uma filogenia relativamente bem resolvida (Jones; Eggleton, 2011; Krishna, 1970). No entanto, sua biogeografia ainda é pouco estudada (Jones; Eggleton, 2011). Estudos cujo objetivo principal foi esclarecer os padrões de diversidade do grupo ao longo de diferentes continentes revelaram que esses padrões possivelmente se devem a diferenças históricas entre as regiões, como seu passado geológico e climático, associadas a limitação na dispersão e variações na temperatura (Cerezer *et al.*, 2020; Davies; Eggleton; *et al.*, 2003; Eggleton, 2000; Eggleton; Williams; Gaston, 1994).

Assim como ocorre com outros táxons, existe uma tendência de a riqueza de gêneros e espécies de térmitas diminuir com o aumento da latitude (Cancello *et al.*, 2014; Cerezer *et al.*, 2020; Eggleton, 2000; Eggleton; Williams; Gaston, 1994; Jones; Eggleton, 2011). Esse gradiente latitudinal mostra-se muito associado a processos ecológicos e evolutivos relacionados a temperatura, que aparenta ser mais importante para a diversidade do grupo do que a produtividade (Cancello *et al.*, 2014; Cerezer *et al.*, 2020; Eggleton; Williams; Gaston, 1994). Na Floresta Atlântica, esse gradiente foi explicado principalmente pela temperatura, precipitação e energia (Cancello *et al.*, 2014). Um gradiente longitudinal da diversidade de térmitas e densidade de ninhos/ha também foi observado, em áreas de semiárido e de Floresta Atlântica, no Nordeste do Brasil, e foi relacionado principalmente ao clima, vegetação e

variáveis do solo (Ernesto, 2018).

Em estudos em escala regional ao longo da Amazônia, os padrões de riqueza e composição foram atribuídos principalmente a distância geográfica, composição do solo, temperatura e precipitação (Dambros *et al.*, 2017, 2020). Em uma escala local, outros fatores se destacam como importantes preditores da diversidade dos térmitas, como, por exemplo, características da vegetação, composição do solo e densidade de predadores (Ackerman *et al.*, 2009; Dambros *et al.*, 2016, 2020; Davies; Hernández; *et al.*, 2003). Vários outros estudos sobre os térmitas da Amazônia também foram realizados ao longo do tempo, seja com o objetivo de conhecer as comunidades ou de compará-las, investigando efeitos de fragmentação, altitude, entre outros (Bandeira, 1989, 1979; Bandeira; Macambira, 1988; Bandeira; Torres, 1985; Constantino, 1992; Davies, 2002; De Souza; Brown, 1994; Martius, 1994; Palin *et al.*, 2011).

### **Importância dos estudos de diversidade com térmitas**

Em média, cada artrópode recebe mil vezes menos financiamento para conservação do que cada espécie de mamífero (Cardoso *et al.*, 2011), o que tem grande impacto no status de conhecimento e conservação de muitos táxons. No caso dos térmitas, mesmo com sua ampla distribuição e grande importância ecológica, ainda há relativamente poucos estudos e vários desafios taxonômicos consideráveis (Davies; Parr; Eggleton, 2021). Na América do Sul, por exemplo, as informações sobre esses organismos ainda são escassas (Palin *et al.*, 2011), principalmente em áreas de difícil acesso, e muitos táxons descritos ainda têm sua distribuição aparentemente associada a limites políticos (Castro *et al.*, 2020).

Mesmo com o aumento no número de estudos de diversidade de térmitas ao longo dos anos, muitos esforços amostrais se concentram em locais específicos, o que torna difícil fazer extrapolações para outros ecossistemas (Davies; Parr; Eggleton, 2021) e prejudica estudos biogeográficos em maiores escalas (Jones; Eggleton, 2011). Dada a proporção entre áreas inventariadas e descobrimento de novos táxons, é provável que muitas espécies da região Neotropical ainda sejam desconhecidas pela ciência (Cancello *et al.*, 2014), com grandes chances de que o endemismo dos gêneros seja ainda maior que nas demais regiões biogeográficas, considerando o longo isolamento da massa continental da América do Sul (Eggleton, 2000).

Informações precisas e atualizadas sobre a distribuição das espécies são necessárias para reconhecer seu status de conservação e conseguir concentrar os esforços para preservá-las, o que seria resolvido com um maior apoio a taxonomistas, museus e estudos de biodiversidade locais e regionais (Cardoso *et al.*, 2011; Lamarre *et al.*, 2020). O aumento desses esforços é

ainda mais urgente quando se considera que mudanças climáticas e/ou antrópicas podem levar a extinções locais e alterações na distribuição de espécies e então, de comunidades locais, sendo os insetos um grupo particularmente sensível a esse tipo de mudança (Lamarre *et al.*, 2020).

Considerando que o impacto desses organismos nos ecossistemas depende bastante da composição taxonômica e funcional das taxocenoses locais (Jones; Eggleton, 2011), aumentar o conhecimento a respeito da diversidade dos térmitas pode permitir que sua contribuição no funcionamento de sistemas tropicais seja melhor estimada (Davies; Parr; Eggleton, 2021). Além disso, dada a grande heterogeneidade de paisagens amazônicas, levantamentos de diversidade nessa região continuam sendo de extrema necessidade pois permitem não apenas um maior conhecimento sobre a fauna e sua distribuição, mas também possibilitam desvendar quais variáveis são importantes para os padrões atuais de diversidade dos organismos (Davies; Parr; Eggleton, 2021), e quais as possíveis consequências das mudanças ambientais nos serviços ecossistêmicos desenvolvidos por eles. Para isso, é necessário que se realizem amostragens padronizadas, permitindo que diferentes estudos sejam comparados e facilitando a determinação dos processos associados a diversidade das espécies.

## **OBJETIVOS**

### **Gerais**

Determinar os padrões de diversidade dos térmitas ao longo da Floresta Amazônica brasileira, e investigar o efeito de fatores relacionados ao espaço e ambiente sobre a riqueza de espécies, composição das comunidades e diversidade beta de térmitas, seus grupos alimentares e densidade de ninhos conspícuos/ha.

### **Específicos**

- Determinar a riqueza de espécies e abundância relativa das colônias de térmitas, no geral e por grupos alimentares das áreas amostradas;
- Propor padrões preditivos gerais entre a estrutura das comunidades de térmitas (riqueza de espécies, abundância relativa e composição) e as variáveis espaciais e ambientais, bem como avaliar como se relacionam com os diferentes grupos alimentares;
- Estimar a densidade de ninhos/ha de cada área, determinar as principais espécies de térmitas construtoras e investigar quais variáveis ambientais exercem maior influência sobre os mesmos, e se essa influência é distinta de acordo com o o tipo

de ninho (epígeo ou arborícola);

- Fornecer listas das espécies coletadas em cada área, como base para estudos futuros e plano de manejo das localidades.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERMAN, I. L. *et al.* Termite (Insecta: Isoptera) Species Composition in a Primary Rain Forest and Agroforests in Central Amazonia. **Biotropica**, [S. l.], v. 41, n. 2, p. 226–233, 2009.

ACKERMAN, I. L. *et al.* The impact of mound-building termites on surface soil properties in a secondary forest of Central Amazonia. **Applied Soil Ecology**, [S. l.], v. 37, n. 3, p. 267–276, 2007.

ANTONELLI, A. *et al.* Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [S. l.], v. 115, n. 23, p. 6034–6039, 2018.

BANDEIRA, A. G. Análise da termitofauna (Insecta, Isoptera) de uma floresta primária e de uma pastagem na Amazônia oriental, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, [S. l.], v. 5, n. 2, p. 225–241, 1989.

BANDEIRA, A. G. Ecologia de cupins (Insecta: Isoptera) da Amazônia Central: efeitos do desmatamento sobre as populações. **Acta Amazonica**, [S. l.], v. 9, n. 3, p. 481–499, 1979.

BANDEIRA, A. G.; MACAMBIRA, M. L. G. J. Térmitas de Carajás, Estado do Pará, Brasil: composição faunística, distribuição e hábito alimentar. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, [S. l.], v. 4, n. 2, p. 175–190, 1988.

BANDEIRA, A. G.; TORRES, M. F. P. Abundância e distribuição de invertebrados do solo em ecossistemas da Amazônia Oriental. O papel ecológico dos cupins. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, [S. l.], v. 2, n. 1, p. 13–38, 1985.

BIGNELL, D. E.; EGGLETON, P. Termites in Ecosystems. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (org.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 363–387. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9\\_17](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_17). Acesso em: 1 jul. 2024.

BORGES, S. H.; DA SILVA, J. M. C. A new area of endemism for Amazonian birds in the Rio Negro Basin. **Wilson Journal of Ornithology**, [S. l.], v. 124, n. 1, p. 15–23, 2012.

BOURGUIGNON, T. *et al.* Influence of soil properties on soldierless termite distribution. **PLoS ONE**, [S. l.], v. 10, n. 8, 2015.

BRUNE, A. Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. **Nature Reviews Microbiology**, [S. l.], v. 12, n. 3, p. 168–180, 2014.

CANCELLO, E. M. *et al.* Latitudinal Variation in Termite Species Richness and Abundance along the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. **Biotropica**, [S. l.], v. 46, n. 4, p. 441–450, 2014.

CARDOSO, P. *et al.* The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. **Biological Conservation**, [S. l.], v. 144, n. 11, p. 2647–2655, 2011.

CASTRO, D. *et al.* *Rustitermes boteroi*, a new genus and species of soldierless termites (Blattodea, Isoptera, Apicotermatinae) from South America. **ZooKeys**, [S. l.], v. 2020, n. 922, p. 35–49, 2020.

CEREZER, F. O. *et al.* Latitudinal gradient of termite diversity indicates higher diversification and narrower thermal niches in the tropics. **Global Ecology and Biogeography**, [S. l.], v. 29, n. 11, p.

1967–1977, 2020.

CONSTANTINO, R. Abundance and diversity of termites (Insecta: Isoptera) in two sites of primary rain forest in Brazilian Amazonia. **Biotropica**, [S. l.], v. 24, n. 3, p. 420–430, 1992.

CONSTANTINO, R. Termite Database. 2024. Disponível em: <http://www.termitologia.net/termite-database>. Acesso em: 05/07/2024

CORNWELL, W. K. *et al.* Plant traits and wood fates across the globe: Rotted, burned, or consumed? **Global Change Biology**, [S. l.], v. 15, n. 10, p. 2431–2449, 2009.

DAMBROS, C. S. *et al.* Association of Ant Predators and Edaphic Conditions with Termite Diversity in an Amazonian Rain Forest. **Biotropica**, [S. l.], v. 48, n. 2, p. 237–245, 2016.

DAMBROS, C. S. *et al.* Isolation by distance, not rivers, control the distribution of termite species in the Amazonian rain forest. **Ecography**, [S. l.], v. 40, n. 10, p. 1242–1250, 2017.

DAMBROS, C. S. *et al.* The role of environmental filtering, geographic distance and dispersal barriers in shaping the turnover of plant and animal species in Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, [S. l.], v. 29, n. 13, p. 3609–3634, 2020.

DAVIES, A. B. *et al.* Spatial variability and abiotic determinants of termite mounds throughout a savanna catchment. **Ecography**, [S. l.], v. 37, n. 9, p. 852–862, 2014.

DAVIES, A. B.; BALDECK, C. A.; ASNER, G. P. Termite mounds alter the spatial distribution of African savanna tree species. **Journal of Biogeography**, [S. l.], v. 43, n. 2, p. 301–313, fev. 2016.

DAVIES, R. G.; HERNÁNDEZ, L. M.; *et al.* Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. **Journal of Tropical Ecology**, [S. l.], v. 19, n. 5, p. 509–524, 2003.

DAVIES, R. G.; EGGLETON, P.; *et al.* Evolution of termite functional diversity: analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. [S. l.], p. 847–877, 2003.

DAVIES, R. G. Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. **Oecologia**, [S. l.], v. 133, n. 2, p. 233–242, 2002.

DAVIES, R. G.; PARR, C. L.; EGGLETON, P. A global review of termite sampling methods. **Insectes Sociaux**, [S. l.], v. 68, n. 1, p. 3–14, 2021.

DE SOUZA, O. F. F.; BROWN, V. K. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology**, [S. l.], v. 10, n. 2, p. 197–206, 1994.

EGGLETON, P. Global Patterns of Termite Diversity. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (org.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 25–51. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_2).

EGGLETON, P.; TAYASU, I. Feeding groups, lifestyles and the global ecology of termites. **Ecological Research**, [S. l.], v. 16, n. 5, p. 941–960, 2001.

EGGLETON, P.; WILLIAMS, P. H.; GASTON, K. J. Explaining global termite diversity: productivity or history? **Biodiversity & Conservation**, [S. l.], v. 3, p. 318–330, 1994.

ELIZALDE, L. *et al.* The ecosystem services provided by social insects: traits, management tools and knowledge gaps. **Biological Reviews**, [S. l.], v. 95, n. 5, p. 1418–1441, 2020.

ERNESTO, M. V. **Influência de fatores ambientais e espaciais sobre as taxocenoses e ninhos conspícuos de térmitas (Blattodea: Isoptera) em um gradiente longitudinal**. 2018. Tese – Universidade Federal da Paraíba, 2018. Disponível em: <https://repositorio.ufpb.br>. Acesso em: 9 jul. 2024.

ETTEMA, C. H.; WARDLE, D. A. Spatial soil ecology. **Trends in ecology & evolution**, [S. l.], v. 17, n. 4, p. 177–183, 2002.

FIGUEIREDO, F. O. G. *et al.* Linking high diversification rates of rapidly growing Amazonian plants to geophysical landscape transformations promoted by Andean uplift. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [S. l.], v. 199, n. 1, p. 36–52, 2022.

FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. **On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem**. [S. l.: s. n.], 1973.

FLUCK, I. E. *et al.* Climate and geographic distance are more influential than rivers on the beta diversity of passerine birds in Amazonia. **Ecography**, [S. l.], v. 43, n. 6, p. 860–868, 2020.

GUILHERME, D. R. *et al.* Direct and indirect effects of geographic and environmental factors on ant beta diversity across Amazon basin. **Oecologia**, [S. l.], v. 198, p. 193–203, 2022.

HIGGINS, M. A. *et al.* Geological control of floristic composition in Amazonian forests. **Journal of Biogeography**, [S. l.], v. 38, n. 11, p. 2136–2149, 2011.

HOORN, C. *et al.* Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science**, [S. l.], v. 330, n. 6006, p. 927–931, 2010.

JONES, D. T.; EGGLETON, P. Global Biogeography of Termites: A Compilation of Sources. In: BIGNELL, David Edward; ROISIN, Y.; LO, N. (org.). **Biology of Termites: A Modern Synthesis**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. p. 477–498. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4\\_17](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4_17).

KRISHNA, K. Taxonomy, Phylogeny, and Distribution of Termites. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. (org.). **Biology of Termites**. New York: Academic Press, 1970. v. 2, p. 127–152.

KRISHNA, Kumar *et al.* Treatise on the Isoptera of the world. [S. l.], v. 377, n. Bulletin of the American Museum of Natural History, 2013.

LAMARRE, G. P. A. *et al.* Monitoring tropical insects in the 21st century. In: DUMBRELL, A. J.; TURNER, E. C.; BASSET, Y. (org.). **Advances in Ecological Research**. [S. l.]: Academic Press, 2020. v. 62, p. 295–330. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/bs.aecr.2020.01.004>.

MARTIUS, C. Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. **Pedobiologia**, [S. l.], v. 38, n. 5, p. 407–428, 1994.

MATAVELI, G. A. V. *et al.* The emergence of a new deforestation hotspot in Amazonia. **Perspectives in Ecology and Conservation**, [S. l.], v. 19, n. 1, p. 33–36, 2021.

NOIROT; DARLINGTON, J. P. E. C. Termite Nests: Architecture, Regulation and Defence. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (org.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 121–139. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9\\_6](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_6). Acesso em: 6 jul. 2024.

OLIVEIRA, U.; VASCONCELOS, M. F.; SANTOS, A. J. Biogeography of Amazon birds: Rivers limit species composition, but not areas of endemism. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 7, n. 1, 2017.

- PALIN, O. F. *et al.* Termite Diversity along an Amazon-Andes Elevation Gradient, Peru. **Biotropica**, [S. l.], v. 43, n. 1, p. 100–107, 2011.
- PEREIRA, E. J. de A. L. *et al.* Brazilian policy and agribusiness damage the Amazon rainforest. **Land Use Policy**, [S. l.], v. 92, n. January, p. 104491, 2020.
- ROCHA, D. G. da; KAEFER, I. L. What has become of the refugia hypothesis to explain biological diversity in Amazonia? **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 9, n. 7, p. 4302–4309, 2019.
- RÜCKAMP, D. *et al.* Phosphorus forms in Brazilian termite nests and soils: Relevance of feeding guild and ecosystems. **Geoderma**, [S. l.], v. 155, n. 3–4, p. 269–279, 2010.
- SANTORELLI, S.; MAGNUSSON, W. E.; DEUS, C. P. Most species are not limited by an Amazonian river postulated to be a border between endemism areas. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 8, n. 1, p. 1–8, 2018.
- SILVA, J. M. C.; GARDA, A. A. Padrões e Processos Biogeográficos na Amazônia. In: CARVALHO, C. J. B.; CARVALHO, E. A. B. (org.). **Biogeografia Da América Do Sul: Padrões e Processos**. São Paulo: Roca, 2010. p. 189–197.
- SILVA, J. M. C.; RYLANDS, A. B.; FONSECA, G. A. B. The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 689–694, 2005.
- STOLI, H. Amazonia-Fundamentos da Ecologia da maior região de florestas tropicais (Trad. de J. Becker). [S. l.], 1985.
- VASCONCELLOS, A. *et al.* Térmitas construtores de ninhos conspícuos em duas áreas de Mata Atlântica com diferentes níveis de perturbação antrópica. **Neotropical Entomology**, [S. l.], v. 37, n. 1, p. 15–19, fev. 2008.
- VASCONCELLOS, A.; MOURA, F. M. da S. Térmitas de oito ecossistemas inseridos no Domínio do Semiárido Brasileiro. In: BRAVO, F.; CALOR, A. (org.). **Artrópodes do Semiárido: Biodiversidade e Conservação**. Feira de Santana: Print Mídia, 2014. v. 1, p. 99–109.
- WILSON, E. O. **Sociobiology: The new synthesis**. [S. l.]: Harvard University Press, 2000.
- WOOD, T. G. Termites and the soil environment. **Biology and Fertility of Soils**, [S. l.], v. 6, n. 3, p. 228–236, 1988.

# CAPÍTULO 1

## **Padrões de riqueza de espécies, composição e diversidade beta dos térmitas (Blattaria, Isoptera) da Amazônia brasileira**

### **Resumo**

Os térmitas são engenheiros dos ecossistemas com importante contribuição em funções como ciclagem de nutrientes e decomposição. Na Amazônia, a diversidade desses organismos vem sendo investigada ao longo dos anos, mas muitas lacunas ainda permanecem, impossibilitando que padrões e processos em larga escala sejam reconhecidos. Com base nisso, nosso objetivo foi investigar qual o papel das variáveis ambientais e espaciais na determinação dos padrões de diversidade de térmitas ao longo da Floresta Amazônica brasileira. Para isso, a amostragem de térmitas se deu através da aplicação de protocolos rápidos de diversidade, consistindo em seis transectos com 65x2m em cada uma das sete áreas de Floresta Amazônica investigadas. A influência de variáveis ambientais e espaciais foi testada sobre a riqueza de espécies, composição e diversidade beta, através de diferentes análises de regressão (GLM, RDAP e MRM, respectivamente). Tais análises foram realizadas com toda a comunidade e, posteriormente, de forma independente para os grupos de xilófagos e humívoros. Ao todo, foram registradas 177 espécies em 1056 encontros. Nossos resultados mostraram que 1) a riqueza de espécies sofreu influência principalmente da altura da vegetação e sódio; 2) mudanças na composição e diversidade beta entre as comunidades não foram fortemente influenciadas pela distância geográfica ou pelas variáveis ambientais, embora as análises de diversidade beta tenham revelado relações significativas com as diferenças ambientais das variáveis temperatura média e amplitude térmica anuais, pH e potássio do solo, e distância geográfica; e 3) ao contrário do que era esperado, a influência do espaço foi maior no grupo dos xilófagos do que dos humívoros.

**Palavras-chave:** Grupos alimentares, escala espacial, lacunas de amostragem, insetos eussociais, Região Neotropical

### **1.1. Introdução**

A Amazônia é a maior e mais diversa floresta tropical do mundo, abrigando em torno de um quarto de toda a flora e fauna do planeta (Pereira *et al.*, 2020), além de ser

considerada a fonte primária de diversidade na região Neotropical (Antonelli *et al.*, 2018). Ao longo dos anos, muitos estudos vêm sendo realizados na tentativa de esclarecer os fatores históricos, ambientais e espaciais que se relacionam aos padrões de distribuição dos organismos da Amazônia (Braga *et al.*, 2022; Dambros; Zuquim; *et al.*, 2020; Guilherme *et al.*, 2022; Maximiano *et al.*, 2020; Oliveira; Vasconcelos; Santos, 2017; Santorelli; Magnusson; Deus, 2018). No entanto, ainda há um desbalanço muito elevado quanto às informações disponíveis, tanto a respeito de grupos taxonômicos quanto distribuição espacial das amostragens, que geralmente ocorrem mais próximo de grandes centros ou locais mais acessíveis (Andrade-Silva *et al.*, 2022; Oliveira *et al.*, 2016).

Os térmitas exemplificam organismos que, especialmente em florestas tropicais, como a Amazônia, apresentam elevada diversidade, endemismo (Bandeira, 1989) e biomassa (Fittkau; Klinge, 1973; Tuma; Eggleton; Fayle, 2020), mas são subamostrados. Na Amazônia, estudos vêm sendo desenvolvidos com o objetivo de conhecer e entender a diversidade do grupo, incluindo suas relações ecológicas (Ackerman *et al.*, 2009; Bandeira, 1979; Bandeira; Torres, 1985; Constantino, 1992; Dambros *et al.*, 2017; De Souza; Brown, 1994; Martius, 1994; Palin *et al.*, 2011; Pequeno *et al.*, 2015). Mas estes ainda são limitados, especialmente quando consideramos a extensão territorial do domínio, a abundância e importância desses insetos, e a aplicação de métodos diversos de coleta, o que pode dificultar comparações mais significativas entre as comunidades (Bignell; Eggleton, 2000; Vasconcellos *et al.*, no prelo).

No geral, o entendimento dos padrões de diversidade existentes pode ser desafiador, dado que as relações com processos estocásticos (como dispersão, por exemplo) e determinísticos (relacionados ao ambiente) variam ao longo dos diferentes ecossistemas (Sutherland *et al.*, 2013) e das diferentes escalas de investigação, tanto espaciais quanto temporais (McGill, 2010). Estudos em florestas tropicais úmidas, como a Amazônia, e em escala regional/global têm relacionado os padrões de distribuição dos térmitas a fatores como densidade de árvores e de predadores, variáveis edáficas, distância geográfica, temperatura, precipitação e evapotranspiração potencial (Cancello *et al.*, 2014; Cerezer *et al.*, 2020; Dambros *et al.*, 2016, 2017; Dambros; Zuquim *et al.*, 2020; Eggleton, 2000).

Ao preencher algumas lacunas amostrais e mudar a escala de análise, é possível avaliar se os processos encontrados anteriormente se mantêm ou se novos padrões e interações emergem. Além disso, preencher essas lacunas, tanto espaciais quanto taxonômicas, aumenta a capacidade de futuramente avaliarmos padrões macroecológicos

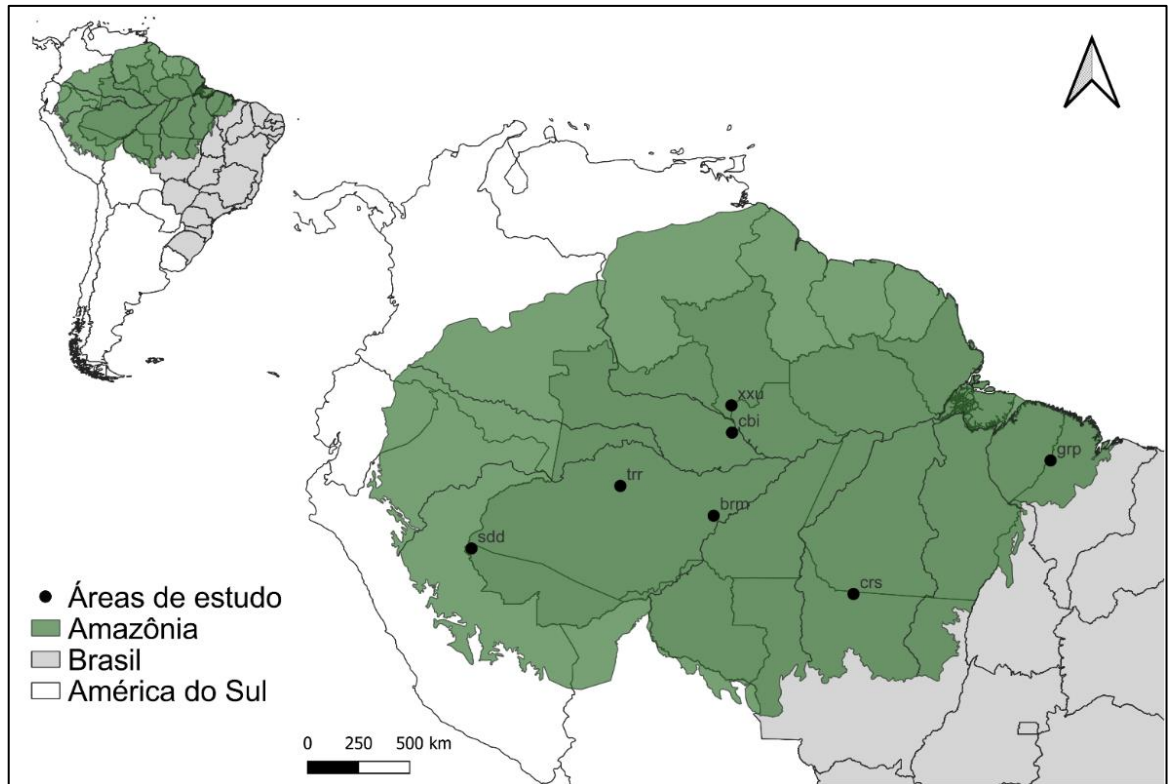
globais com mais precisão e, conseqüentemente, no caso dos organismos edáficos, de desenvolver políticas adequadas para proteger a biodiversidade do solo (Cameron *et al.*, 2018). Dessa forma, nosso objetivo foi investigar quais são as principais variáveis que influenciam os padrões de riqueza de espécies, composição e diversidade beta de térmitas em uma ampla escala espacial na Amazônia brasileira.

Espera-se que: H1) a riqueza de espécies sofra influência principalmente da temperatura, considerando que esta tem influência direta e indireta nos padrões de diversidade, possuindo efeito a nível de metabolismo dos organismos, taxas de especiação, e disponibilidade de nichos (Brown *et al.*, 2004; Clarke; Gaston, 2006; Currie *et al.*, 2004; Evans; Warren; Gaston, 2005); H2) mudanças na composição e diversidade beta sofram influência do espaço, com uma relação negativa entre similaridade e distância geográfica, mas que processos determinísticos tenham maior efeito. Além disso, por conta das diferenças na biologia e capacidade de dispersão dos táxons (Davies; Hernández; *et al.*, 2003; Eggleton; Tayasu, 2001; Hellemans *et al.*, 2022), esperamos que H3) os padrões de distribuição e as interações com variáveis preditoras sejam diferentes entre os grupos alimentares, com a composição de humívoros sendo mais influenciada pelo espaço do que a composição de xilófagos.

## **1.2. Material e Métodos**

### **1.2.1. Áreas de estudo**

O presente estudo foi realizado em sete áreas de Floresta Amazônica, abrangendo cinco das nove áreas de endemismo propostas para o domínio (Borges; Da Silva, 2012) (Figura 1.1; Tabela 1.1; Apêndice 1). O estudo faz parte do projeto *ABC Expeditions* e a escolha das localidades inventariadas baseou-se na distribuição de algumas das antigas parcelas do RADAMBRASIL (década de 1970). Os pontos de coleta abrangeram principalmente áreas de floresta de terra firme.



**Figura 1.1** - Localização das sete áreas de amostragem ao longo da Amazônia brasileira, em ordem de amostragem: BR 319 (brm), PE do Cristalino (crs), PARNA Serra do Divisor (sdd), PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte (cbj), RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi (xxu), Margem esquerda do Rio Juruá (trr), REBIO do Gurupi (grp).

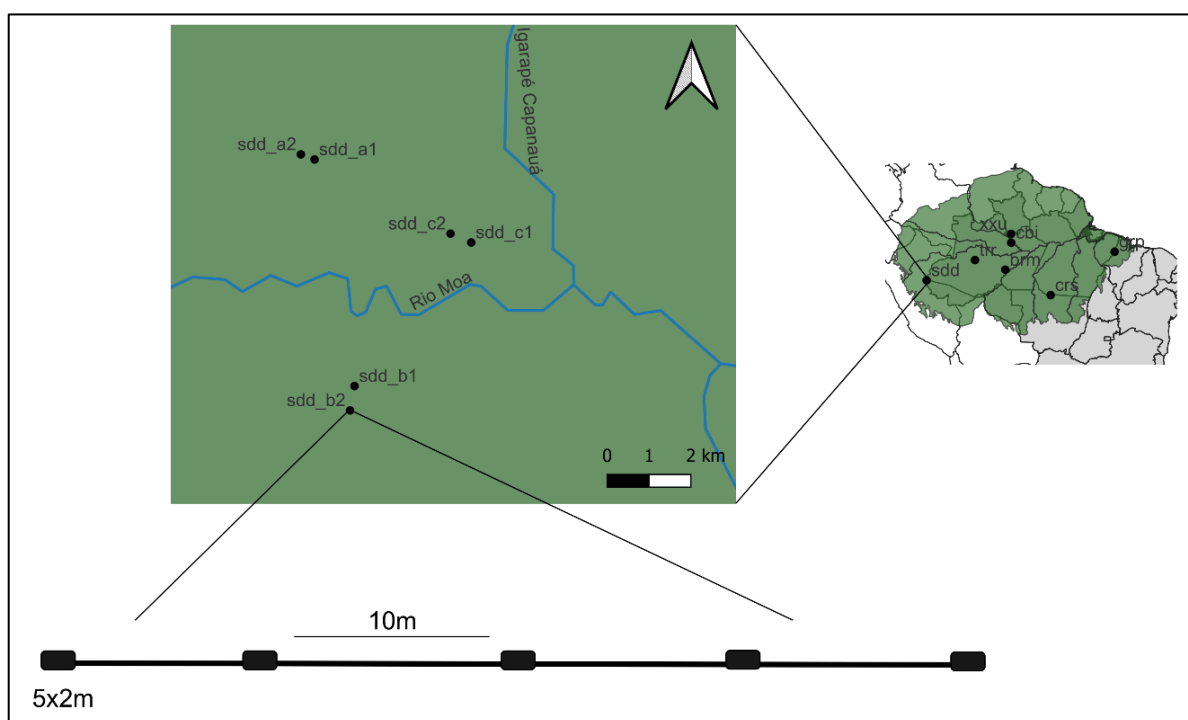
**Tabela 1.1** - Localidades de Floresta Amazônica inventariadas por esse estudo. A área (em hectare) é apresentada apenas nas localidades que são Unidades de Conservação (UC's).

LOCALIDADES	ESTADO	LATITUDE	LONGITUDE	ÁREA (HECTARES)	ÁREA DE ENDEMISMO
BR 319 – KM 450 (BRM)	AMAZONAS	-5.90535	-62.40717	-	INAMBARI
PARQUE ESTADUAL DO CRISTALINO (CRS)	MATO GROSSO	-9.53969	-55.91242	118.000,00	TAPAJÓS
PARQUE NACIONAL SERRA DO DIVISOR (SDD)	ACRE	-7.42465	-73.65904	843.000,00	INAMBARI
PARQUE NACIONAL DO JAÚ E PARQUE ESTADUAL RIO NEGRO SETOR NORTE (CBI)	AMAZONAS	-2.04472	-61.55400	2.272.000,00	JAÚ
RESERVA EXTRATIVISTA BAIXO RIO BRANCO-JAUAPERI (XXU)	AMAZONAS/RORAIMA	-0.77886	-61.58147	580.630,92	GUIANA
RIO JURUÁ - MARGEM ESQUERDA (TRR)	AMAZONAS	-4.52208	-66.74300	-	INAMBARI
RESERVA BIOLÓGICA DO GURUPI (GRP)	MARANHÃO	-3.33812	-46.75522	271.197, 51	BELÉM

### 1.2.2. Inventário faunístico

Em cada área, foi aplicado um protocolo rápido de diversidade, adaptado por Canello *et al.* (2014) a partir daqueles propostos por De Souza; Brown (1994) e Jones; Eggleton (2000). Cada protocolo consistiu de seis transectos de 65 x 2 metros, divididos em cinco parcelas de 5 x 2m, com 10m de distância entre elas e tempo padronizado de 1h/pessoa/parcela. A distância mínima entre os transectos ficou em torno de 500m (Figura 1.2). Os térmitas foram procurados nos seguintes microhabitats: solo (até 20cm de profundidade), liteira, ninhos, troncos caídos, madeira morta, raízes, entre outros (até uma altura de, no máximo, 2m). Os espécimes foram conservados em álcool 80% e determinados na melhor resolução taxonômica possível.

No delineamento amostral utilizado, seguindo os padrões do projeto *ABC Expeditions*, os transectos foram agrupados em pares ao longo de três *plots* (A, B e C) (Figura 1.2). Esses *plots* tinham uma extensão de 500x20m, onde amostragens florísticas e edáficas foram realizadas. Dessa forma, os transectos foram posicionados com o objetivo de manter maior proximidade dos *plots* e, com isso, obtermos informações mais refinadas para estudos atuais e futuros. O transecto 1 (A1, B1 e C1) de cada *plot* foi localizado próximo ao ponto 0m do mesmo, enquanto que o transecto 2 (A2, B2 e C2) próximo ao ponto 500m.



**Figura 1.2** - Exemplo do esquema de amostragem e distribuição dos transectos (agrupados em pares), em uma das localidades inventariadas na Amazônia. As distâncias entre os pares de transectos não eram fixas, e variaram de 1,3 a 19 km. Em cada localidade, seis transectos de 65m de extensão foram aplicados, cada um contendo cinco parcelas de 10m<sup>2</sup>.

### 1.2.3. Identificação dos espécimes

Os espécimes foram identificados com base na chave de gêneros Neotropicais (Constantino, 2002) e também foram utilizados artigos de descrição e revisão (Constantino, 1991, 1995; Acioli; Constantino, 2015; Bourguignon *et al.*, 2016, 2010; Rocha; Canello; Carrijo, 2012; Rocha; Canello, 2022; Carrijo *et al.*, 2023; entre outros). A identificação das espécies pertencentes à subfamília Apicotermatinae se deu principalmente através da morfologia interna dos indivíduos, utilizando características como enrolamento do intestino e ornamentação da válvula entérica para determinar os espécimes (Almeida-Azevedo *et al.*,

2023). No total, indivíduos de mais de 378 amostras de Apicotermitinae foram dissecados para observação das características da válvula entérica. Espécimes depositados na Coleção de Isoptera da UFPB também foram utilizados para comparação e confirmação das determinações. As identificações dos espécimes foram realizadas principalmente por E. Lucena e A. Vasconcellos.

#### **1.2.4. Grupos alimentares**

Embora informações sobre o grupo alimentar ao qual as espécies pertencem sejam extremamente relevantes para entender como suas atividades influenciam o ambiente em que estão inseridas, ainda não há um consenso na literatura sobre qual a melhor forma para delimitar esses grupos de forma mais precisa. Várias classificações foram propostas ao longo dos anos, agrupando as espécies de acordo com o tipo de recurso que consomem (madeira, húmus, etc.), morfologia do aparelho bucal ou de acordo com o grau de humificação dos itens consumidos em seus intestinos (I, II, III, IV; Donovan; Eggleton; Bignell, 2001). Com essas diferentes propostas, alguns grupos, como xilófagos, humívoros e interface xilófagos/humívoros, geralmente se mantêm, outros, no entanto, apresentam variações de acordo com os autores (Bignell; Eggleton, 2000; Canello *et al.*, 2014; Plaza, 2019).

Nesse estudo, optamos por utilizar os seguintes grupos: xilófagos (X), humívoros (H), interface xilófagos/humívoros (X/H) e consumidores de folhas/serrapilheira ou *litter-feeders* (L) (Constantino, 1992). Para essa determinação, não foi possível analisar as características morfológicas de cada uma das espécies, então foram utilizadas informações presentes na literatura, mais especificamente nos trabalhos de Canello *et al.* (2014), Constantino (1992) e Plaza (2019). Todos estes possuem uma longa lista de espécies e os dois últimos foram realizados em áreas de Floresta Amazônica, o que pôde aumentar a sobreposição de espécies encontradas.

#### **1.2.5. Variáveis preditoras**

As variáveis preditoras foram obtidas a partir de bancos de dados online (WorldClim), de mapas disponíveis em artigos recentes (Lang *et al.*, 2023; Ometto *et al.*, 2023) e de dados obtidos *in loco* durante este estudo. As análises foram separadas em dois blocos, com base na fonte dos dados: obtidos online (bloco 1 - clima e vegetação) e obtidos em campo (bloco 2 - variáveis edáficas). Matrizes de correlação foram realizadas dentro de cada um dos blocos, para evitar multicolinearidade, determinando as variáveis a serem excluídas com base no coeficiente de correlação ( $r > 0,7$ ) e informações da literatura, para que a escolha das variáveis não fosse arbitrária. No primeiro bloco, foram excluídas as variáveis sazonalidade da precipitação e

evapotranspiração, e as variáveis avaliadas nos modelos finais foram: temperatura média anual, amplitude térmica anual, precipitação média anual, altura da vegetação e biomassa acima do solo. Todas foram extraídas utilizando o pacote *raster*, no R, para um total de 42 transectos.

O segundo bloco de variáveis é composto por componentes físicos e químicos do solo, e os dados foram obtidos em campo. Em cada expedição/área, amostras de solo foram coletadas em cada *plot*. Foram coletadas amostras de 20 cm de profundidade a cada 100m (0m-500m), totalizando seis amostras para cada *plot* e 18 amostras por área (3 *plots* x 6 amostras). Considerando que os transectos de diversidade de térmitas foram distribuídos no início e final dos *plots* A, B e C de cada localidade, os dados de solo foram utilizados da seguinte forma: a média das medidas das três primeiras amostras de cada *plot* (equivalentes aos 0m, 100m e 200m) caracterizam o primeiro transecto do mesmo *plot* (A1, B1 e C1), enquanto que a média das três últimas (300m, 400m e 500m) caracterizam o segundo transecto (A2, B2 e C2). Após a exclusão de variáveis altamente correlacionadas (cálcio, magnésio e alumínio), foram avaliados os seguintes componentes do solo: pH, fósforo total, sódio, potássio e granulometria (% de silte, areia e argila). As amostras de solo foram analisadas através do método AgTu e Kcl, no Laboratório Temático de Solos e Plantas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), em Manaus-AM.

#### 1.2.6. Análises

Estimativas de cobertura amostral (*sample coverage*) e de riqueza de espécies foram realizadas para cada área de amostragem, esta última através da função *ChaoRichness* (pacote *iNEXT*; Hsieh; Ma; Chao, 2015), utilizando dados para “frequência de incidência”, como forma de comparar o que foi coletado (valores observados) com o que possivelmente existe na comunidade (Roswell; Dushoff; Winfree, 2021). Considerando que a riqueza de espécies e número de encontros foram significativamente correlacionadas ( $R=0,89$ ;  $p<0,05$ ), as análises foram realizadas apenas com a riqueza de espécies. As demais análises foram realizadas à nível de transectos, visto que foram considerados unidades amostrais independentes.

##### 1.2.6.1. Padrões de composição e diversidade beta

Para visualizar a similaridade na composição de espécies dentro de cada área e entre elas, foi realizada uma análise de ordenação irrestrita, nMDS (*non-Metric Multidimensional Scaling*) com dados de frequência de ocorrência (= número de encontros), utilizando o índice de *Bray-Curtis*, seguida da construção de um dendrograma. Os dados foram padronizados através do método *Hellinger* (Legendre; Gallagher, 2001). Posteriormente, análises PERMANOVA, associadas a análise *betadisper*, foram realizadas para avaliar os agrupamentos formados por

cada área, com esta última indicando se as diferenças entre grupos se dão pela posição ou dispersão dos dados (Da Silva *et al.*, 2022). A fim de observar a contribuição de cada escala espacial na diversidade total (gama), foi feito um particionamento aditivo da diversidade total em alfa, beta e gama, com índice de Jaccard, usando a função *adipart* do pacote *vegan*, para capturar a variação em quatro escalas espaciais: em cada transecto (n=5 parcelas), entre transectos (n=6), entre *plots* (A, B e C) e entre áreas (n = 7) (Crist *et al.*, 2003).

#### **1.2.6.2. Influência das variáveis preditoras na riqueza de espécies, composição e diversidade beta**

A influência das variáveis preditoras sobre os padrões de riqueza de espécies, composição e diversidade beta, foram avaliadas utilizando diferentes tipos de análises de regressão. Para testar o efeito das variáveis preditoras sobre a riqueza de espécies (H1), foram feitos GLM's (*Generalized linear models*), com distribuição de erros do tipo Poisson (para dados de contagem), e avaliação posterior dos resíduos, utilizando o pacote *DHARMa* (Hartig, 2022). Valores de pseudo R<sup>2</sup> ajustado foram calculados para cada um dos modelos, através da função *r.squaredLR* (pacote *MuMIn*; Bartoń, 2024). A seleção de modelos foi realizada utilizando a função *dredge*, para obter diferentes combinações de variáveis. Posteriormente um subconjunto foi selecionado, com base no valor de delta  $\leq 2$ . O modelo final foi obtido a partir da média dos modelos selecionados (função *model.avg*, pacote *MuMIn*).

Para avaliar a contribuição dos processos relacionados ao ambiente (determinísticos) e ao espaço (estocásticos) nas mudanças da composição e diversidade beta de térmitas na Amazônia brasileira (H2), as variáveis relacionadas ao clima, vegetação e solo foram utilizadas para representar os primeiros, enquanto que a distância geográfica foi utilizada para representar o segundo, dado que o efeito da distância entre as comunidades se relaciona à capacidade de dispersão dos organismos (Padial *et al.*, 2014).

Inicialmente, a composição foi analisada a partir de uma RDA (Análise de redundância), que avalia a relação entre a matriz de variáveis resposta (matriz de comunidade) e de variáveis preditoras (Da Silva *et al.*, 2022). Para essa análise, a matriz de comunidades também foi padronizada com o método *Hellinger*, enquanto que a matriz com as variáveis preditoras foi padronizada com o método *standardize*. A função *mso* do pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2024) foi utilizada para avaliar a autocorrelação espacial dos resíduos. Como foi observada autocorrelação espacial, uma RDA parcial foi realizada, inserindo uma matriz espacial na análise.

A RDA parcial tem como objetivo controlar o efeito do espaço nos modelos. A matriz de

“preditores” espaciais foi obtida através da seleção de MEM’s (*Moran's eigenvectors maps* ou mapas de autovetores de Moran), a partir da localização geográfica dos pontos de amostragem (distância euclidiana), da obtenção de uma matriz de conectividade e de uma matriz espacial ponderada (Bauman *et al.*, 2018; Da Silva *et al.*, 2022), cujos parâmetros foram definidos com base no processo de otimização sugerido por Bauman *et al.* (2018).

A matriz de autovetores espaciais foi inserida na análise como variável condicional, com o objetivo de considerar o efeito das demais variáveis controlando o efeito dessa terceira matriz. A significância e o  $R^2$  ajustado de cada modelo foram avaliados, assim como os eixos e variáveis que têm influência nas mudanças de composição de espécies das comunidades. Posteriormente, uma análise de partição da variância foi realizada com os três conjuntos de dados: variáveis do clima e vegetação (bloco 1), variáveis edáficas (bloco 2) e matriz com preditores espaciais. A significância de cada fração foi testada através de ANOVA. O particionamento da variação é usado quando dois ou mais conjuntos de hipóteses complementares podem ser utilizados para explicar a variação de uma variável resposta ecológica (Legendre, 2008).

A relação entre as estimativas de beta diversidade e variáveis preditoras foi avaliada através de análises de regressão múltipla em matrizes de distância (MRM; Lichstein, 2007; Tuomisto; Ruokolainen, 2006). Para isso, foram calculadas matrizes de distância da variável resposta e de cada uma das variáveis preditoras. Ambos conjuntos de variáveis foram transformados previamente, como descrito anteriormente para a RDA. Análises MRM são uma extensão da análise de Mantel parcial, com 999 aleatorizações, e permitem que mais de duas matrizes sejam avaliadas ao mesmo tempo, além de lidar com dados que apresentam diferentes distribuições, sem aumentar as chances de erro do tipo I, pois calcula a significância e coeficientes de regressão com base em permutação (Lichstein, 2007). A distância geográfica foi inserida em todos os modelos, para controlar o efeito do espaço nos mesmos, e as análises foram realizadas utilizando a função *MRM*, do pacote *ecodist* (Goslee; Urban, 2007; Lichstein, 2007).

#### **1.2.6.3. Influência das variáveis preditoras na riqueza de espécies e composição de grupos alimentares**

A hipótese direcionada aos grupos alimentares, foi testada utilizando os grupos xilófagos e humívoros, considerando que ambos apresentam as duas maiores riquezas de espécies e números de encontros, o que torna possível a realização das análises. Por conta da ausência de espécies humívoras, o transecto CBI C1 foi retirado das análises de ambos os grupos alimentares, para facilitar a comparação entre eles. Análises com riqueza de espécies não foram

realizadas, pois, considerando que estamos analisando dois subgrupos menores, surgiram problemas com a distribuição e dispersão dos dados.

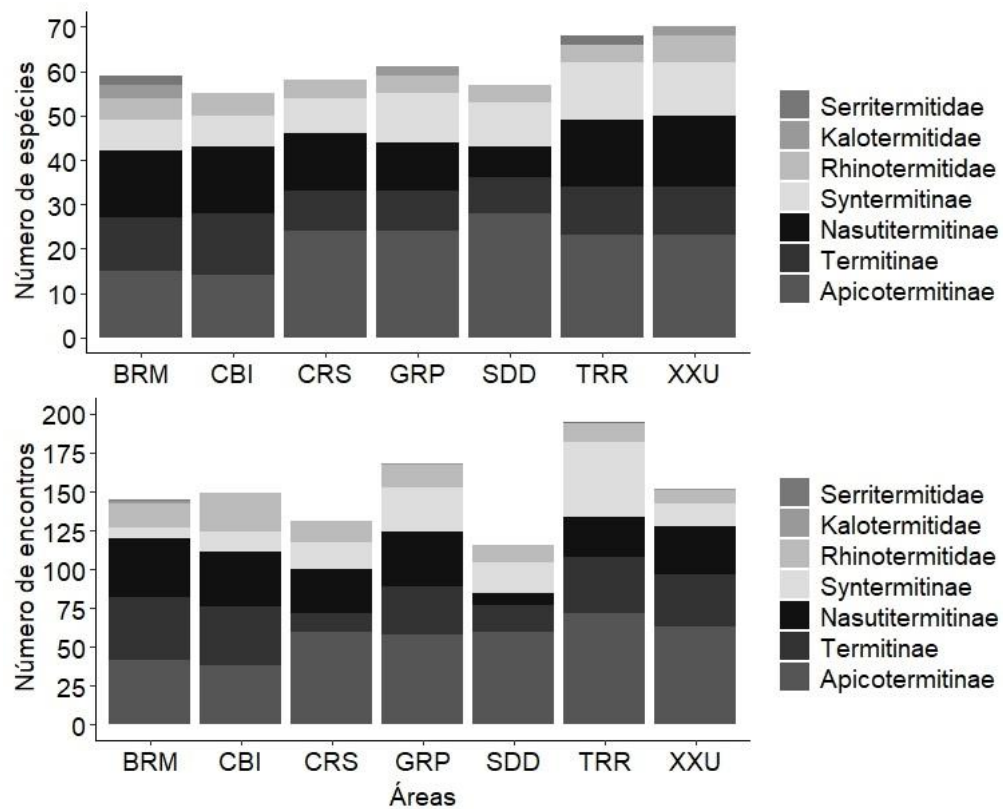
Sendo assim, o protocolo para realização das análises com composição de espécies e diversidade beta dos grupos alimentares foi o mesmo utilizado com os dados gerais de diversidade. Os padrões de composição foram avaliados através de nMDS, esperando que os agrupamentos dos humívoros apresentem menos sobreposição do que o dos xilófagos, tendo em vista que espera-se que o primeiro grupo apresente uma dispersão mais ‘limitada’ em relação ao segundo. Análises de RDA parcial e particionamento da variância foram realizadas para avaliar o efeito das matrizes ambientais nas mudanças na composição, os MEM’s utilizados foram calculados de forma independente para xilófagos e humívoros. Além disso, foi calculado o valor de diversidade beta total, *turnover* e aninhamento; e variações na diversidade beta foram analisadas através de MRM. As variáveis preditoras utilizadas foram as mesmas anteriores, divididas nos dois blocos, variáveis do clima e vegetação (bloco 1) e variáveis edáficas (bloco 2).

Através das análises propostas para testar essa hipótese (H3), espera-se que maiores valores de *turnover* sejam encontrados nos humívoros, assim como uma maior porcentagem de explicação da variância seja composto por variáveis espaciais. Além disso, espera-se que as áreas sejam mais separadas no nMDS e que haja uma maior influência das variáveis edáficas nesse grupo. Em todas as análises deste trabalho, sempre que possível, são apresentados valores de  $R^2$  ajustado ( $R^2_{adj}$ ), dado que ele considera o número de variáveis explicativas e, com isso, é o mais adequado para comparar diferentes conjuntos de dados (Legendre, 2008). Todas as análises e gráficos foram desenvolvidos no programa R (R Core Team, 2024).

### 1.3. Resultados

Ao todo, foram 1056 encontros e 177 espécies registradas, pertencentes a 66 gêneros, com chances de aumento nesses números, considerando que alguns morfotipos foram determinados em nível de subfamília e há possibilidade de haver novos gêneros. Foram encontradas espécies de quatro famílias: Serritermitidae (1 gênero, 1 sp.), Kalotermitidae (4 gêneros, 4 spp.), Rhinotermitidae (4 gêneros, 8 spp.) e Termitidae (57 gêneros, 164 spp.). Os táxons de Termitidae se distribuíram em quatro subfamílias: Apicotermitinae (17 gêneros, 57 spp.), Nasutitermitinae (15 gêneros, 51 spp.), Syntermitinae (12 gêneros, 29 spp.) e Termitinae (13 gêneros, 27 spp.) (Tabela 1.2). A riqueza total variou de 50 a 64 espécies por área, e o número de encontros de 116 a 195 (Figura 1.3). As estimativas de cobertura amostral variaram de 78% a 89%, com uma média de 84%, e a maior riqueza estimada foi de 107 espécies, na área XXU

(Tabela 1.3).



**Figura 1.3** - Número de espécies e encontros por família e subfamília em sete áreas de Floresta Amazônica brasileira: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), SDD (PARNA Serra do Divisor), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi).

**Tabela 1.2** - Lista de espécies encontradas nas localidades de amostragem: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), SDD (PARNA Serra do Divisor), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi), seus respectivos números de encontros, grupos alimentares aos quais pertencem (GA) e micro-habitat onde geralmente são encontradas (Mh). GA: X = xilófago, H = humívoro, X/H = interface xilófago/humívoro, L = *litter-feeders*, Mi = consumidor de microepífitas. Em “Mh”: \* = morfotipos cuja informação sobre micro-habitat não foi obtida em campo e não há como ser obtida na literatura; ? = espécies cujas informações sobre micro-habitat não foram obtidas em campo e não foram encontradas de forma clara na literatura. Obs.: As observações de Mh não indicam que as espécies só podem ser encontradas nos micro-habitats citados; As informações neste tópico foram inseridas visando apresentar maiores detalhes, quando possível, por isso itens que correspondem a madeira foram discriminados em galhos, troncos, cipós, etc.

Famílias/Subfamílias/Espécies	Áreas								Grupo alimentar	Mh
	BR M	CB I	CR S	GR P	SD D	TR R	XX U			
<b>Kalotermitidae</b>										
<i>Calcaritermes rioensis</i> Krishna, 1962	1								X	madeira seca
<i>Cryptotermes verruculosus</i> (Emerson, 1925)				1					X	madeira seca
<i>Glyptotermes</i> sp.							1		X	madeira seca
<i>Rugitermes</i> sp.	1								X	madeira seca
<b>Rhinotermitidae</b>										
<i>Coptotermes testaceus</i> (Linnaeus, 1758)		5		3	1	2	2		X	Madeira, ninhos abandonados
<i>Dolichorhinotermes longilabius</i> (Emerson, 1924)	4		8				2		X	Madeira podre
<i>Heterotermes crinitus</i> (Emerson, 1924)		7				1	1		X	Madeira, galhos, ninhos abandonados
<i>Heterotermes tenuis</i> (Hagen, 1858)	7	11	5	10	10	9	3		X	Madeira, galhos, ninhos abandonados
<i>Rhinotermes hispidus</i> Emerson, 1925				1					X	Madeira podre
<i>Rhinotermes marginalis</i> (Linnaeus, 1758)		2	1		1		1		X	Madeira podre
<i>Rhinotermes</i> sp. 1	3								X	Madeira podre
<i>Rhinotermes</i> sp. 2	1								X	Madeira podre



<i>Apicotermitinae</i> sp. 9	1	3	3	3	2	4	H	Solo
<i>Apicotermitinae</i> sp. 10		2					H	*
<i>Apicotermitinae</i> sp. 11		2					H	*
<i>Apicotermitinae</i> sp. 12	1			3			H	*
<i>Apicotermitinae</i> sp. 13				3	1		H	*
<i>Apicotermitinae</i> sp. 14				3	1		H	*
<i>Apicotermitinae</i> sp. 15			1	1			H	*
<i>Apicotermitinae</i> sp. 16			3				H	Solo
<i>Apicotermitinae</i> sp. 17			1				H	Solo
<i>Compositermes vindai</i>		1		1		3	H	Solo, ninho abandonado
<i>Disjunctitermes insularis</i> Scheffrahn, 2017				1		1	H	Abaixo de rochas e pedras (Scheffrahn <i>et al.</i> , 2017)
<i>Disjunctitermes</i> sp.				2			H	*
<i>Grigiotermes hageni</i> (Snyder & Emerson, 1949)						1	H	Solo
<i>Hirsutitermes kanzakii</i> Scheffrahn, Carrijo & Castro, 2023		3	2				H	Solo
<i>Humutermes krishnai</i> Bourguignon & Roisin, 2016	3	2	5	1	5		H	Solo, galho
<i>Hydrecotermes arienesho</i> Bourguignon & Roisin, 2016						2	H	?
<i>Hydrecotermes kawaii</i> Bourguignon & Roisin, 2016	1	1		2			H	?
<i>Hydrecotermes</i> sp.		3					H	*
<i>Krecekitermes daironi</i> Scheffrahn, Carrijo & Castro, 2023	2	2		3	2	5	H	Solo, ninhos abandonados, ninho de <i>A. banksi</i>
<i>Longustitermes manni</i> (Snyder, 1922)		8	2		5	7	H	Solo
<i>Mangolditermes curveileum</i> Scheffrahn, Carrijo & Castro 2023			5	1			H	Solo e ninhos abandonados
<i>Ourissotermes giblinorum</i> Scheffrahn, Carrijo & Castro 2023	1		4		1		H	Solo
<i>Patawatermes turricola</i> (Silvestri, 1901)						1	H	Solo e ninho arborícola (semelhante a <i>A. banksi</i> )
<i>Rubeotermes jheringi</i> Bourguignon & Roisin 2016	2			5	1		H	Comumente encontrados forrageando no solo (Bourguignon <i>et al.</i> , 2016)
<i>Ruptitermes franciscoi</i> (Snyder, 1959)	1			1			L	?
<i>Ruptitermes piliceps</i> Acioli & Constantino, 2015		3		2			L	?

<i>Ruptitermes pitan</i> Acioli & Constantino, 2015						2	L	?
<i>Ruptitermes reconditus</i> (Silvestri, 1901)			3				L	Serrapilheira
<i>Ruptitermes</i> sp.				3			L	*
<i>Rustitermes boteroi</i> Constantini, Castro & Scheffrahn 2020	1	5	3	8	2	2	H	Solo, galho, túneis e casca de árvore
<i>Rustitermes</i> sp.		2					H	*
<i>Tonsuritermes tucki</i> Constantini & Canello, 2018		1	2		2	4	H	Solo
<b><i>Nasutitermitinae</i></b>								
<i>Angularitermes nasutissimus</i> (Emerson, 1925)					1		H	Ninho hipógeo, na camada superficial do solo, junto a raízes finas
<i>Araujotermes nanus</i> Constantino, 1991					2		X/H	Ninho abandonado em tronco caído
<i>Araujotermes parvelli</i> (Silvestri, 1923)		5	1			3	X/H	Madeira podre
<i>Araujotermes</i> sp.	1						X/H	*
<i>Atlantitermes</i> cf. <i>oculatus</i>		1					X/H	?
<i>Atlantitermes</i> cf. <i>stercophilus</i>		1					X/H	?
<i>Atlantitermes snyderi</i> (Emerson, 1925)			1			2	X/H	Madeira podre, inquilinos
<i>Atlantitermes</i> sp.						1	X/H	*
<i>Atlantitermes raripilus</i> (Emerson, 1925)		1				1	X/H	Madeira podre
<i>Caetetermes</i> sp.	1						X	Madeira podre
<i>Coatitermes clevelandi</i> (Snyder, 1926)		1					X/H	Inquilinos
<i>Coatitermes kartaboensis</i> (Emerson, 1925)					1		X/H	Tronco podre, ninho abandonado
<i>Coatitermes mazaruniensis</i> (Emerson, 1925)	4						X/H	?
<i>Constrictotermes cavifrons</i> (Holmgren, 1910)					1		Mi	Ninhos arborícolas ou forrageando na serrapilheira
<i>Convexitermes convexitrons</i> (Holmgren, 1906)						1	X/H	Madeira podre
<i>Convexitermes manni</i> (Emerson, 1925)		1					X/H	Tronco podre, solo
<i>Ereymatermes rotundiceps</i> Constantino, 1991		1	1				X/H	Tronco podre
<i>Ereymatermes</i> sp.	2						X/H	*
<i>Hyleotermes brevopilus</i> Cuezso, Scheffrahn & Constantino 2022				1			H	?
<i>Nasutitermes acangussu</i> Bandeira & Fontes, 1979		1			1		X	Ninhos arborícolas

<i>Nasutitermes banksi</i> Emerson, 1925	8	3		6		7	1	X	Túneis, madeira, ninhos abandonados
<i>Nasutitermes callimorphus</i> Mathews, 1977	1		4	4		2	1	X	Túneis, madeira, cascas de árvore
<i>Nasutitermes</i> cf. <i>unduliceps</i>			4					X	madeira
<i>Nasutitermes chaquimayensis</i> (Holmgren, 1906)						1		X	Ninhos epígeos e arborícolas? (Gonçalves; Silva, 1962)
<i>Nasutitermes corniger</i> (Motschulsky, 1855)			5	3		1		X	Ninhos arborícolas, ninho abandonado, madeira e serrapilheira
<i>Nasutitermes ephratae</i> (Holmgren, 1910)			5	1			1	X	Ninhos arborícolas, galhos
<i>Nasutitermes gaigei</i> Emerson, 1925		5	2	7			1	X	Ninhos arborícola (pequeno), madeira podre, galhos, solo
<i>Nasutitermes guayanae</i> (Holmgren, 1910)	10		2	10	3	4	3	X	Ninho arborícola, galhos, madeira podre e solo
<i>Nasutitermes obscurus</i> (Holmgren, 1906)	1							X	Ninho arborícola
<i>Nasutitermes octopilis</i> Banks, 1918	1		1					X	Madeira podre
<i>Nasutitermes similis</i> Emerson, 1935		12					9	X	Ninho arborícola, serrapilheira, galhos, madeira seca e podre
<i>Nasutitermes surinamensis</i> (Holmgren, 1910)			1					X	Ninho arborícola
<i>Nasutitermes wheeleri</i> Emerson, 1925		1						X	Tronco sobre o solo
<i>Nasutitermes</i> sp. 1		1						X	*
<i>Nasutitermes</i> sp. 2		1						X	*
<i>Nasutitermes</i> sp. 3	1							X	*
<i>Nasutitermes</i> sp. 4	5							X	*
<i>Nasutitermes</i> sp. 5					1			X	*
<i>Nasutitermes</i> sp. 6	1							X	*
<i>Sandsitermes robustus</i> Cuezze, Cancellato & Carrijo 2017	1							X	Tronco
<i>Subulitermes baileyi</i> (Emerson, 1925)	1						1	H	Solo e ninhos abandonados
<i>Tiunatermes mariuzani</i> Carrijo, Cuezze & Santos 2015			1					H	Solo
<i>Triangularitermes triangulariceps</i> Mathews 1977		1			1	1	3	X	Madeira podre, serrapilheira, solo
<i>Triangularitermes</i> sp.						2		X	Madeira podre
<i>Velocitermes</i> cf. <i>aporeticus</i>			1			1		L	Serrapilheira
<i>Velocitermes</i> cf. <i>velox</i>				1				L	Serrapilheira, cipó podre
<i>Velocitermes melanocephalus</i> (Snyder, 1926)			1					L	Serrapilheira

<i>Velocitermes</i> sp. 1								1			L	Serrapilheira
<i>Velocitermes</i> sp. 2								1			L	Serrapilheira
<i>Velocitermes</i> sp. 3							1		2		L	Serrapilheira, abaixo de tronco caído
<i>Velocitermes</i> sp. 4									1		L	Serrapilheira
<b><i>Syntermitinae</i></b>												
<i>Cornitermes bequaerti</i> Emerson, 1952								3			X	Ninhos epígeos, solo
<i>Cornitermes bolivianus</i> Snyder, 1926									2		X	Ninhos epígeos?
<i>Cornitermes ovatus</i> Emerson, 1952	1							2		3	X	Ninhos epígeos, galhos, serrapilheira e solo
<i>Cornitermes pugnax</i> Emerson, 1925								2			X	Ninho abaixo de galho, galhos
<i>Cornitermes villosus</i> Emerson, 1952								1			X	Ninhos epígeos
<i>Cornitermes weberi</i> Emerson, 1952								2			X	Ninhos epígeos
<i>Curvitermes odontognathus</i> (Silvestri, 1901)	1										H	Inquilinos
<i>Cyrelliotermes angulariceps</i> Fontes 1985	1	4	1	1						2	H	Solo, tronco de árvore, ninhos epígeos abandonados
<i>Embiraetermes latidens</i> (Emerson & Banks, 1957)	1										X/H	solo
<i>Embiraetermes neotenicus</i> (Holmgren, 1906)	1			6	3	2	4	1			X/H	Ninhos geralmente epígeos, madeira
<i>Embiraetermes</i> sp.									1		X/H	Solo, pedaços de ninhos?
<i>Embiraetermes spissus</i> (Emerson & Banks, 1957)									1		X/H	?
<i>Labiotermes pelliceus</i> Emerson & Banks, 1965						1		1			H	Solo, ninho abandonado?
<i>Mapinguaritermes grandidens</i> (Emerson, 1925)		1						1	2		X/H	Solo, serrapilheira ou entre raízes (Rocha; Canello; Carrijo, 2012)
<i>Mapinguaritermes peruanus</i> (Holmgren, 1906)				3	4	1					X/H	Solo, serrapilheira ou entre raízes (Rocha; Canello; Carrijo, 2012)
<i>Rhynchotermes amazonensis</i> Constantini & Canello, 2016		1									L	Serrapilheira, camada fina de raízes do solo
<i>Silvestritermes euamignathus</i> (Silvestri, 1901)								1			X/H	Ninho arborícola ativo ou abandonado, casca de árvore, túneis
<i>Silvestritermes heyeri</i> (Wasmann, 1915)				3	1				1		X/H	Ninho arborícola ativo ou abandonado, tronco e raízes
<i>Silvestritermes lanei</i> (Canter, 1968)		1									X/H	No solo, entre raízes (Rocha; Canello; Carrijo, 2012; com base na descrição

										original)
<i>Silvestritermes minutus</i> (Emerson, 1925)					2	2		X/H		Ninho pequeno - geralmente em base de palmeiras, solo
<i>Syntermes aculeosus</i> Emerson, 1945					1	2	1	L		Solo
<i>Syntermes brevimalatus</i> Emerson, 1945					2			L		Solo
<i>Syntermes crassilabrum</i> Constantino, 1995						3	1	L		Solo
<i>Syntermes molestus</i> (Burmeister, 1839)					1	15	1	L		Solo, ninhos epígeos
<i>Syntermes spinosus</i> (Latreille, 1804)						9	1	L		Solo
<i>Syntermes</i> sp.					2			L		*
<i>Uncitermes teevani</i> (Emerson, 1925)				2		1	2	X/H		Solo, serrapilheira, tronco caído, frutos secos caídos
<i>Vaninitermes ignotus</i> (Constantino, 1991)	2	3	1	10	6	6		H		Solo, ninhos epígeos abandonados
<i>Syntermitinae</i> sp.		3						H		?
<b>Termitinae</b>										
<i>Cavitermes parvicavus</i> Mathews, 1977						1		H		Inquilinos
<i>Cornicapritermes mucronatus</i> Emerson, 1950		1	1	4	2	1	1	H		Solo
<i>Crepititermes verruculosus</i> (Emerson, 1925)		2				2	1	H		Muito comum em ninhos abandonados; casca de árvores
<i>Cylindrotermes flangiatus</i> Mathews, 1977	5	1	3		4	6		X		Madeira, galhos
<i>Cylindrotermes parvignathus</i> Emerson, 1949	13	11	1	11	5	13	14	X		Madeira, galhos
<i>Dihoplotermes inusitatus</i> Araujo, 1961				1				H		Solo
<i>Genuotermes spinifer</i> Emerson, 1950	1							H		Solo, inquilino de ninhos epígeos
<i>Microcerotermes indistinctus</i> Mathews, 1977				8				X		Ninhos arborícolas, galhos e túneis
<i>Microcerotermes strunckii</i> (Sörensen, 1884)	1	3	2	4	1			X		Ninhos arborícolas, galhos e túneis
<i>Neocapritermes angusticeps</i> (Emerson, 1925)							1	X/H		“Ninho” na madeira
<i>Neocapritermes braziliensis</i> (Snyder, 1926)	3	6				1	1	X/H		Ninhos geralmente epígeos, madeira
<i>Neocapritermes guyana</i> Krishna & Araujo, 1968					1			X/H		Solo, madeira
<i>Neocapritermes opacus</i> (Hagen, 1858)			2					X/H		Solo, ninhos abandonados
<i>Neocapritermes pumilis</i> Constantino, 1991		3	1		2	3	3	X/H		Solo, tronco, galhos
<i>Neocapritermes talpa</i> (Holmgren, 1906)							3	X/H		Solo, tronco, galhos

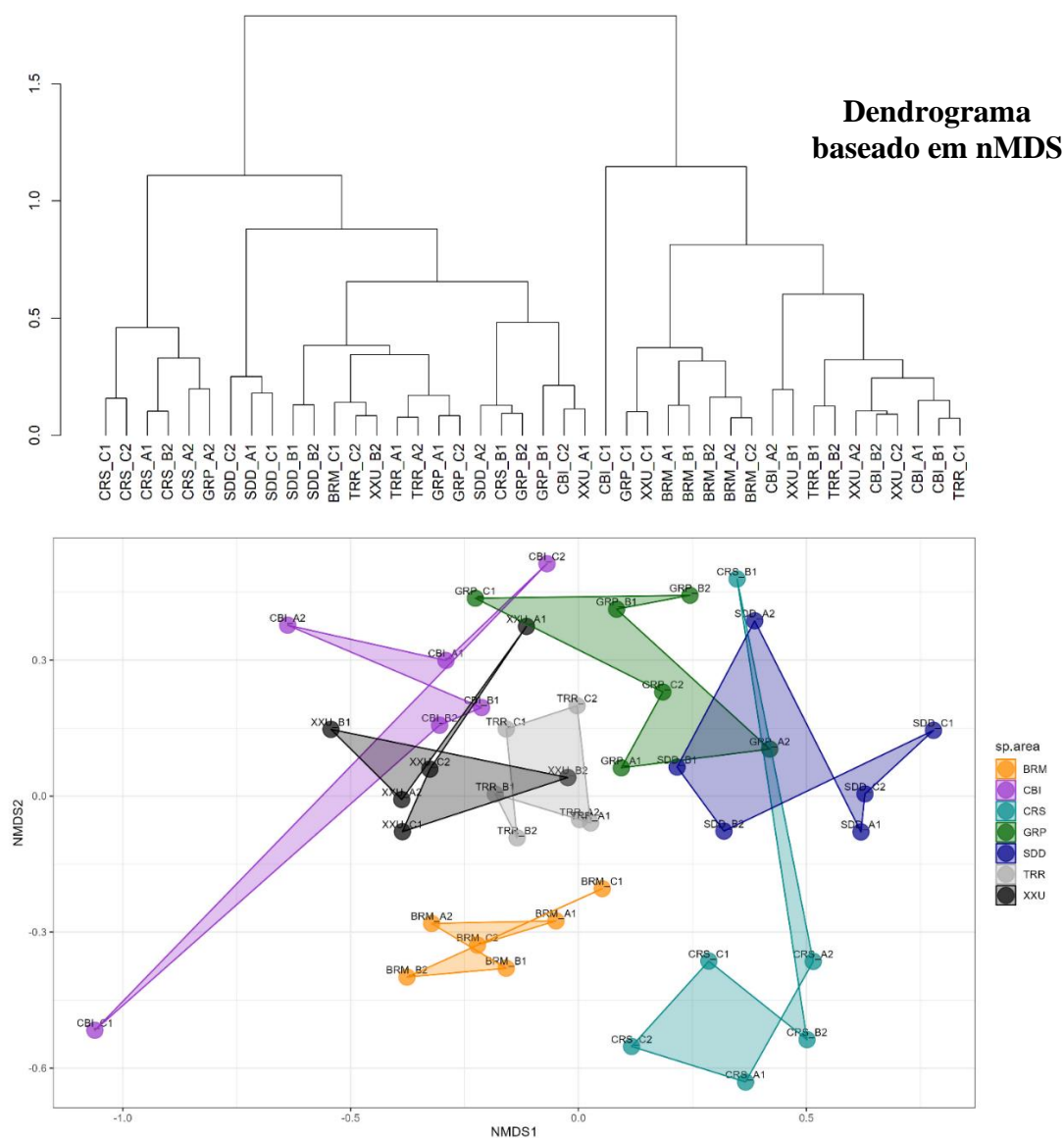
<i>Neocapritermes talpoides</i> Krishna & Araujo, 1968		1	1	1	2	1		X/H	Solo
<i>Neocapritermes taracua</i> Krishna & Araujo, 1968							2	X/H	Solo, madeira e ninhos abandonados
<i>Neocapritermes</i> sp.	7							X/H	*
<i>Planicapritermes planiceps</i> (Emerson, 1925)	3	3		1		6	7	X	Ninho dentro do solo, galhos e troncos caídos
<i>Schievitermes globicornis</i> Roisin 2022	2							X/H	Encontrado em madeira podre (Roisin, 2022)
<i>Spinitermes</i> cf. <i>trispinosus</i>			1					H	Ninhos abandonados
<i>Spinitermes longiceps</i> Constantino, 1991		2					1	H	Ninhos abandonados
<i>Termes ayri</i> Bandeira & Cancellato, 1992	2	2				2		X/H	Solo, madeira e ninhos, ativos e abandonados, ninho abandonado de <i>C. cavifrons</i>
<i>Termes fatalis</i> Linnaeus, 1758		1		1				X/H	Tronco caído
<i>Termes medioculatus</i> Emerson, 1949		2						X/H	madeira e ninhos, ativos e abandonados
<i>Termes</i> sp.	2							X/H	*
Termitinae sp.	1							?	Possivelmente coletado em madeira; amostra misturada com <i>Nasutitermes guayanae</i> .
<b>Total de espécies</b>	52	50	53	55	52	62	64		
<b>Áreas</b>	<b>BR M</b>	<b>CB I</b>	<b>CR S</b>	<b>GR P</b>	<b>SD D</b>	<b>TR R</b>	<b>XX U</b>		

**Tabela 1.3** - Para cada uma das sete áreas de Floresta Amazônica inventariadas, BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), SDD (PARNA Serra do Divisor), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi), valores de riqueza observada de espécies (Riq. obs.), número de encontros, estimativa de cobertura amostral (*sample coverage* - SC) e riqueza estimada com base na SC (Riq. est.), bem como os valores menores e maiores do intervalo de confiança (95%).

Área	Riq. obs.	Nº encontros	SC	Riq. est.	IC - 95% menor	IC - 95% maior
<b>BRM</b>	52	145	81,80%	91,15	66,68	156,43
<b>CBI</b>	50	149	84,93%	81,96	61,22	141,05
<b>CRS</b>	53	131	83,72%	76,39	61,28	119,13
<b>GRP</b>	55	168	89,09%	72,45	60,83	107,26
<b>SDD</b>	52	116	79,19%	75,24	60,78	113,53
<b>TRR</b>	62	195	87,66%	83,58	70,18	118,94
<b>XXU</b>	64	152	78,21%	106,98	82,01	166,60

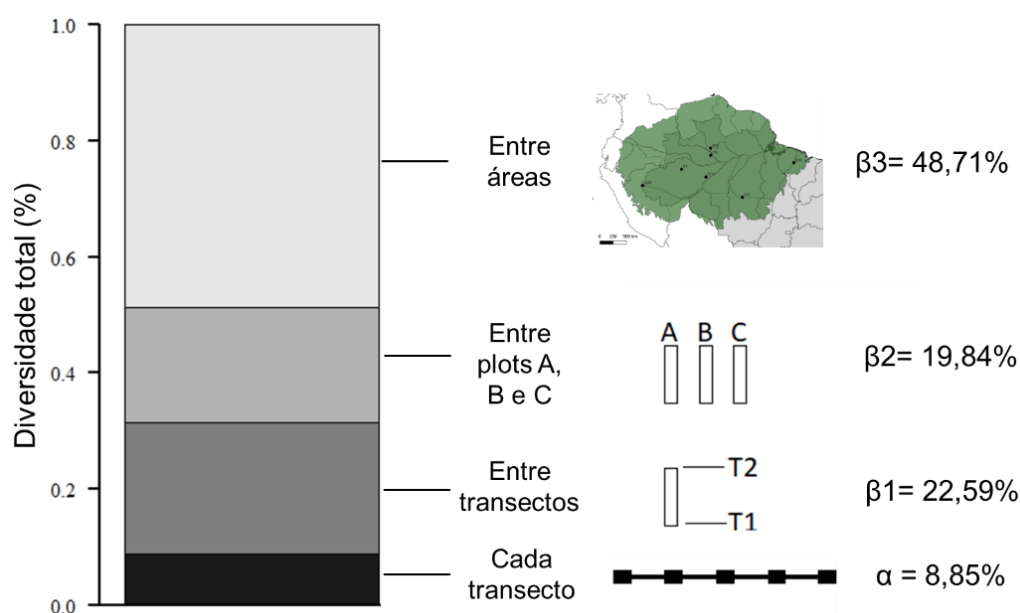
### 1.3.1. Padrões de composição e diversidade beta

Os padrões mostrados pelo nMDS indicam que há sobreposição em vários transectos de localidades diferentes (Figura 1.4). O dendrograma agrupou principalmente os transectos das áreas CRS, SDD e GRP, e, separadamente, a maioria dos transectos de CBI, XXU e BRM (Figura 1.4). Os transectos das áreas TRR, BRM, CBI e XXU se dividiram entre os grupos. As análises de PERMANOVA mostraram que as áreas formam agrupamentos significativos, com valores de  $R^2 = 0,34$  e  $p < 0,001$ . Os dois agrupamentos mostrados no dendrograma também foram avaliados através da PERMANOVA e apresentaram valores de  $R^2 = 9,06\%$  e  $p < 0,001$ . Os resultados do *betadisper* não foram significativos para nenhum dos grupos (áreas:  $F = 1,131$ ;  $p = 0,354$ ; agrupamentos dendrograma:  $F = 1,823$ ;  $p = 0,198$ ), indicando que as diferenças entre os grupos ocorrem principalmente por diferenças de posição.



**Figura 1.4** - Figuras obtidas a partir de análises de ordenação nMDS, utilizando a matriz de distância de Bray-Curtis com dados de composição de espécies de cada transecto das áreas de estudo inventariadas ao longo da Amazônia brasileira: brm (BR 319), cbi (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), crs (PE do Cristalino), grp (REBIO do Gurupi), sdd (PARNA Serra do Divisor), trr (Margem esquerda do Rio Juruá), xxu (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi).

A diversidade beta Jaccard total foi de 87,66%, dividida em *turnover* (84,88%) e aninhamento (2,77%). Ao avaliar qual a escala que mais gera dissimilaridade entre as comunidades, obtivemos os seguintes valores observados:  $\alpha$  (dentro dos transectos) = 8,85%;  $\beta$ 1 (entre transectos) = 22,59%;  $\beta$ 2 (entre *plots* A, B e C) = 19,84%; e  $\beta$ 3 (entre áreas) = 48,71% (Figura 1.5).



**Figura 1.5** - Contribuição de cada escala espacial na diversidade total: diversidade  $\alpha$  (em cada transecto), a diversidade beta entre transectos ( $\beta$ 1), entre *plots* A, B e C ( $\beta$ 2) e entre áreas de amostragem ( $\beta$ 3) na Amazônia brasileira.

### 1.3.2. Influência das variáveis preditoras na riqueza, composição e diversidade beta

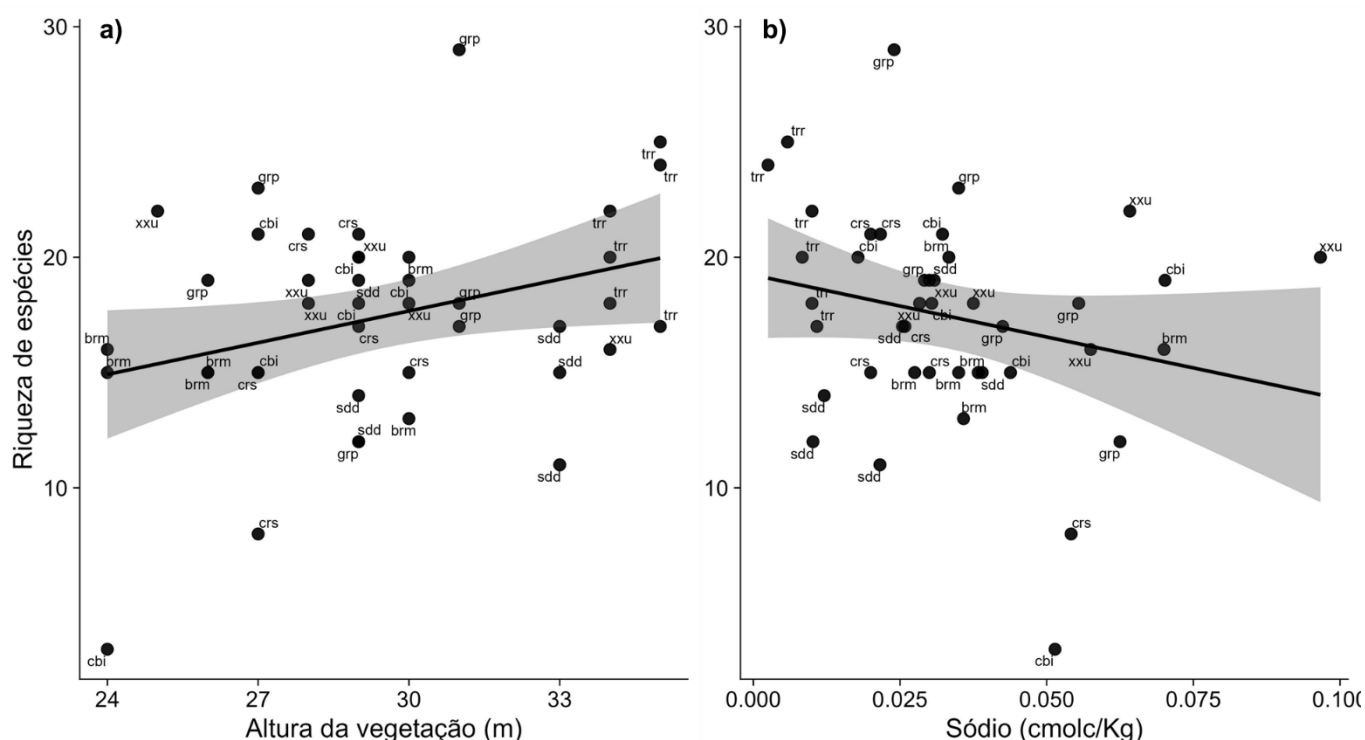
#### 1.3.2.1. Riqueza de espécies

O GLM realizado para avaliar a relação entre riqueza de espécies e as variáveis do bloco 1 (clima e vegetação) apresentou um  $R^2_{adj}$  de 20,00%, e a única variável com efeito significativo foi altura da vegetação (coeficiente=0,03;  $p=0,01$ ), cuja relação foi positiva. Ao avaliar a relação entre riqueza de espécies e variáveis do bloco 2 (edáficas), obtivemos

um modelo com o  $R^2_{adj} = 34,37\%$ . Nesse bloco, apenas o sódio foi significativamente relacionado a riqueza (coeficiente = -4,74;  $p = 0,03$ ) (Tabela 1.4, Figura 1.6).

**Tabela 1.4** - Valores obtidos a partir da média dos modelos selecionados das análises de GLM com a riqueza de espécies e variáveis preditoras pertencentes aos dois blocos de variáveis ambientais, a partir de dados coletados em sete áreas de Floresta Amazônica.

<b>GLM - Bloco 1 – Clima e vegetação</b>				
<b>Variáveis preditoras</b>	<b>Coefficiente</b>	<b>Erro padrão</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>
Intercepto	1,261	2,195	0,566	0,572
Altura da vegetação (m)	0,028	0,012	0,013	<b>0,031*</b>
Temperatura média (°C)	0,032	0,077	0,078	0,680
Amplitude térmica (°C)	-0,004	0,012	0,012	0,753
Precipitação média (mm)	-0,000	0,000	0,190	0,849
<b>GLM - Bloco 2 – Variáveis edáficas</b>				
<b>Variáveis preditoras</b>	<b>Coefficiente</b>	<b>Erro padrão</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>
Intercepto	0,389	3,462	0,111	0,912
Potássio (mg/kg)	-1,231	1,285	0,947	0,344
Sódio (cmolc/kg)	-4,737	2,054	2,233	<b>0,026*</b>
Argila (%)	0,030	0,034	0,863	0,388
Areia (%)	0,027	0,035	0,035	0,769
Silte (%)	0,025	0,034	0,732	0,464



**Figura 1.6** - Relação entre riqueza de espécies de térmitas e variáveis cuja interação foi significativa nas análises de GLM ( $p < 0,05$ ), considerando dados coletados em sete áreas da Amazônia brasileira. a) Relação entre riqueza de espécies e altura da vegetação; b) relação entre riqueza de espécies e teor de sódio do solo.

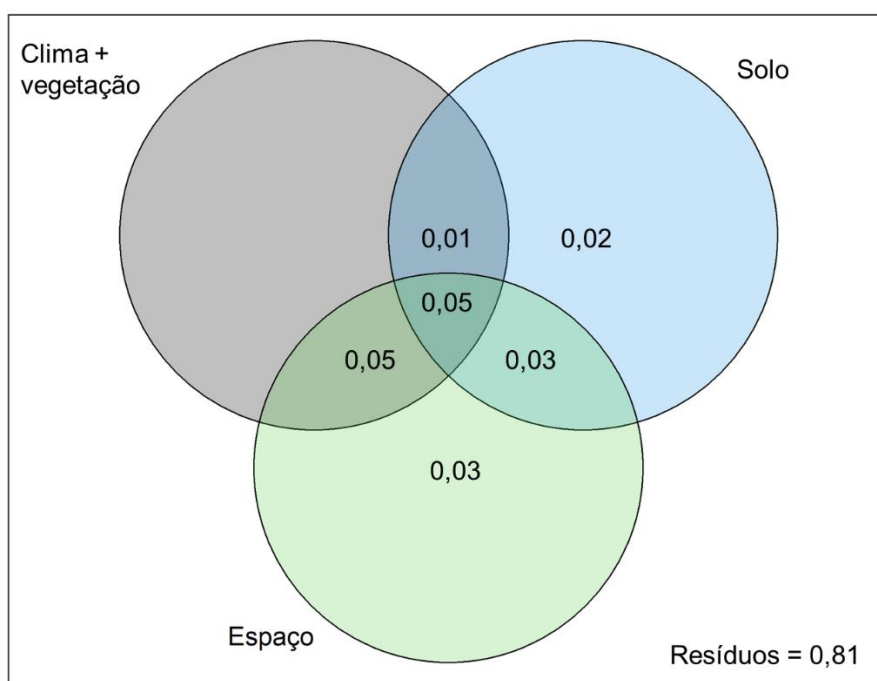
### 1.3.2.2. Composição

Os resultados da RDA parcial revelaram que, ao controlar o efeito do espaço, o modelo com as variáveis de clima e vegetação (bloco 1) apresentou uma porcentagem de explicação dos eixos 1 e 2 de 4,24% e 3,64%, respectivamente, e não foi significativo ( $F=1,076$ ;  $p=0,202$ ;  $R^2_{adj}=0,99\%$ ). A proporção explicada pelo espaço (variável condicional) foi de 34,47%, enquanto que o conjunto de variáveis preditoras de interesse foi de 10,89%, os demais 54,64% não foram explicados por nenhum dos dois.

No modelo realizado com as variáveis edáficas (bloco 2), ao controlar o efeito do espaço, os eixos 1 e 2 explicaram 4,91% e 4,73% da variação dos dados, e o modelo foi significativo ( $F=1,167$ ;  $p=0,022$ ;  $R^2_{adj}=2,96\%$ ). No entanto, nenhum eixo da RDA foi significativo. A proporção explicada pelo espaço foi 34,47%, enquanto que o conjunto de variáveis edáficas explicou 16,14% da variância, e os demais 49,39% não foram atribuídos a nenhum dos dois. A única variável de efeito significativo foi o pH do solo (Tabela 1.5; Figura 1.7).



sendo explicada por nenhum dos conjuntos de variáveis preditoras avaliados. Quando os conjuntos de variáveis foram avaliados controlando o efeito dos demais, o efeito único do bloco 1 (clima e vegetação) não foi explicativo ( $-0,3\%$  da variância), enquanto que o conjunto de variáveis edáficas explicou  $1,66\%$  e o espaço explicou  $2,62\%$  (Figura 1.8). Os três conjuntos de preditores juntos explicaram aproximadamente  $5,49\%$ . Ao testar a significância das frações de interesse, observamos que, ao inserir os preditores espaciais, o conjunto de variáveis do clima e vegetação apresentou  $F = 1,076$  e  $p = 0,202$ , enquanto o conjunto de variáveis edáficas ainda se mostrou significativo, com  $F = 1,167$  e  $p = 0,04$ .



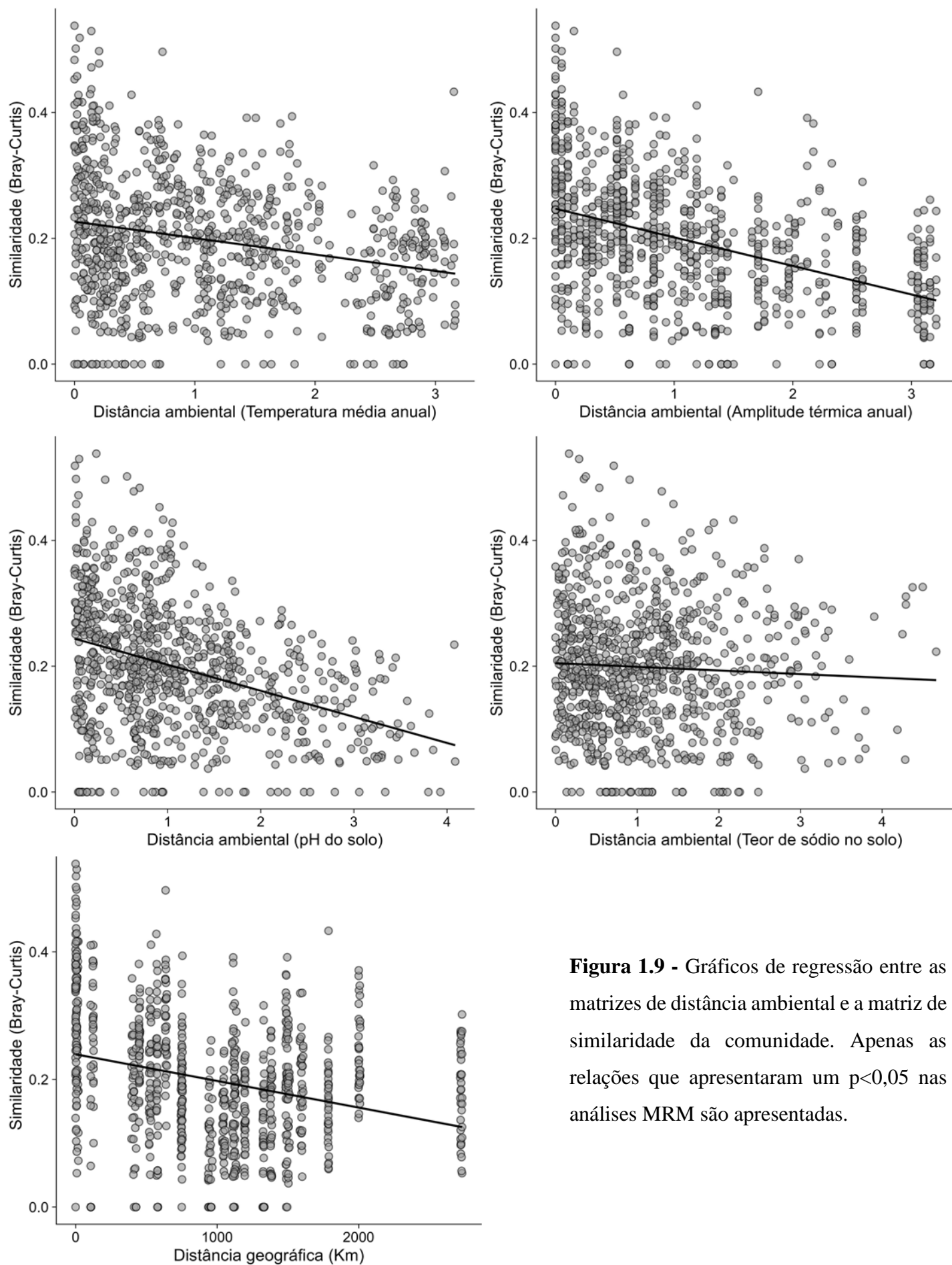
**Figura 1.8** - Diagrama de Venn com os resultados de partição da variância para toda a comunidade de térmitas, em relação ao conjunto de variáveis do clima e vegetação, variáveis edáficas (solo) e variáveis espaciais, obtidas a partir dos MEM's. Valores  $<0$  não são mostrados.

### 1.3.2.3. Diversidade beta

Ao analisarmos a diversidade beta, observamos que o modelo 1, realizado com a distância das variáveis relacionadas ao clima e vegetação (bloco 1), apresentou valores de  $F = 44,45$ ,  $p = 0,001$  e  $R^2 = 23,80\%$ . O modelo 2, com a distância das variáveis edáficas (bloco 2), apresentou  $F = 31,03$ ,  $p = 0,001$  e  $R^2 = 22,56\%$  (Tabela 1.6). No modelo 1, foram significativas as distâncias das variáveis temperatura média anual e amplitude térmica, enquanto que no modelo 2 foram as mudanças no pH, potássio e distância geográfica (Figura 1.9).

**Tabela 1.6** - Valores obtidos através de análises de regressão linear múltipla em matrizes de distância (MRM) avaliando a relação entre a similaridade das comunidades e distância ambiental (variáveis preditoras), a partir de dados coletados em sete áreas de Floresta Amazônica.

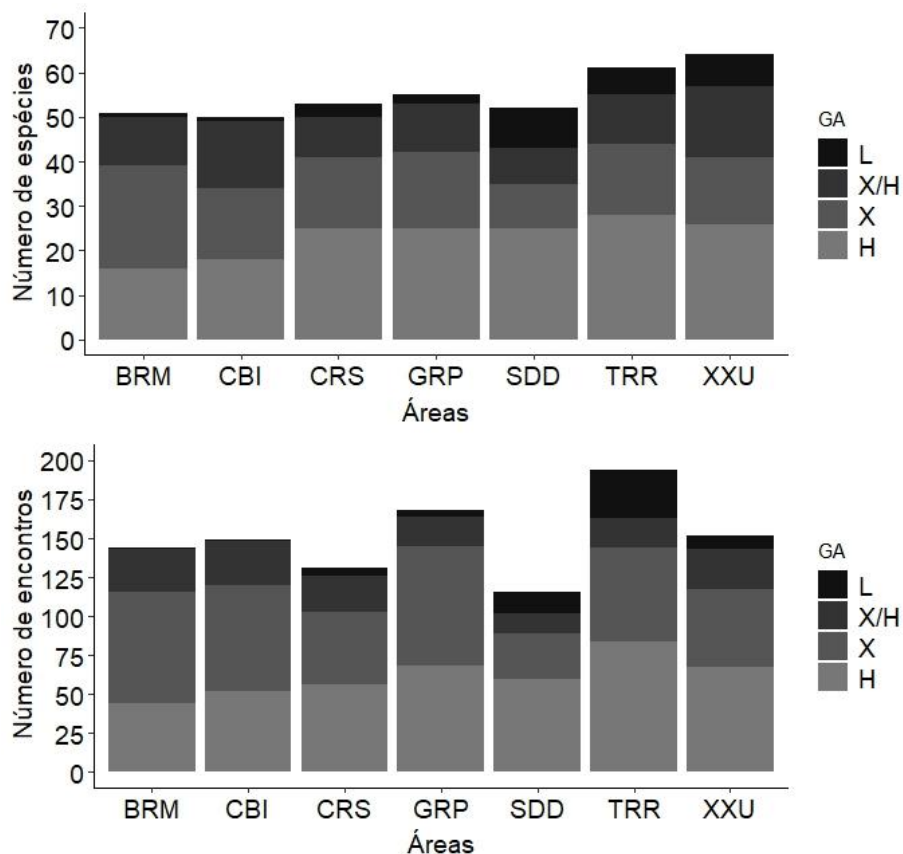
<b>MRM - Bloco 1 – Clima e vegetação</b>		
<b>Variáveis</b>	<b>Coefficiente</b>	<b>P(&gt; t )</b>
Intercepto	0,296	<b>0,001*</b>
Temperatura média	-0,018	<b>0,009*</b>
Amplitude térmica	-0,044	<b>0,001*</b>
Precipitação média	0,000	0,977
Altura da vegetação	-0,005	0,435
Biomassa	-0,011	0,192
Distância geográfica	-0,000	0,315
<b>MRM - Bloco 2 – Variáveis edáficas</b>		
<b>Variáveis</b>	<b>Coefficiente</b>	<b>P(&gt; t )</b>
Intercepto	0,314	<b>0,001*</b>
pH	-0,032	<b>0,001*</b>
Na	-0,013	0,099
K	-0,020	<b>0,026*</b>
P	-0,008	0,318
Argila (%)	-0,005	0,573
Silte (%)	-0,007	0,202
Areia (%)	0,000	0,984
Distância geográfica	-0,000	<b>0,020*</b>



**Figura 1.9** - Gráficos de regressão entre as matrizes de distância ambiental e a matriz de similaridade da comunidade. Apenas as relações que apresentaram um  $p < 0,05$  nas análises MRM são apresentadas.

### 1.3.3. Resultados por grupo alimentar

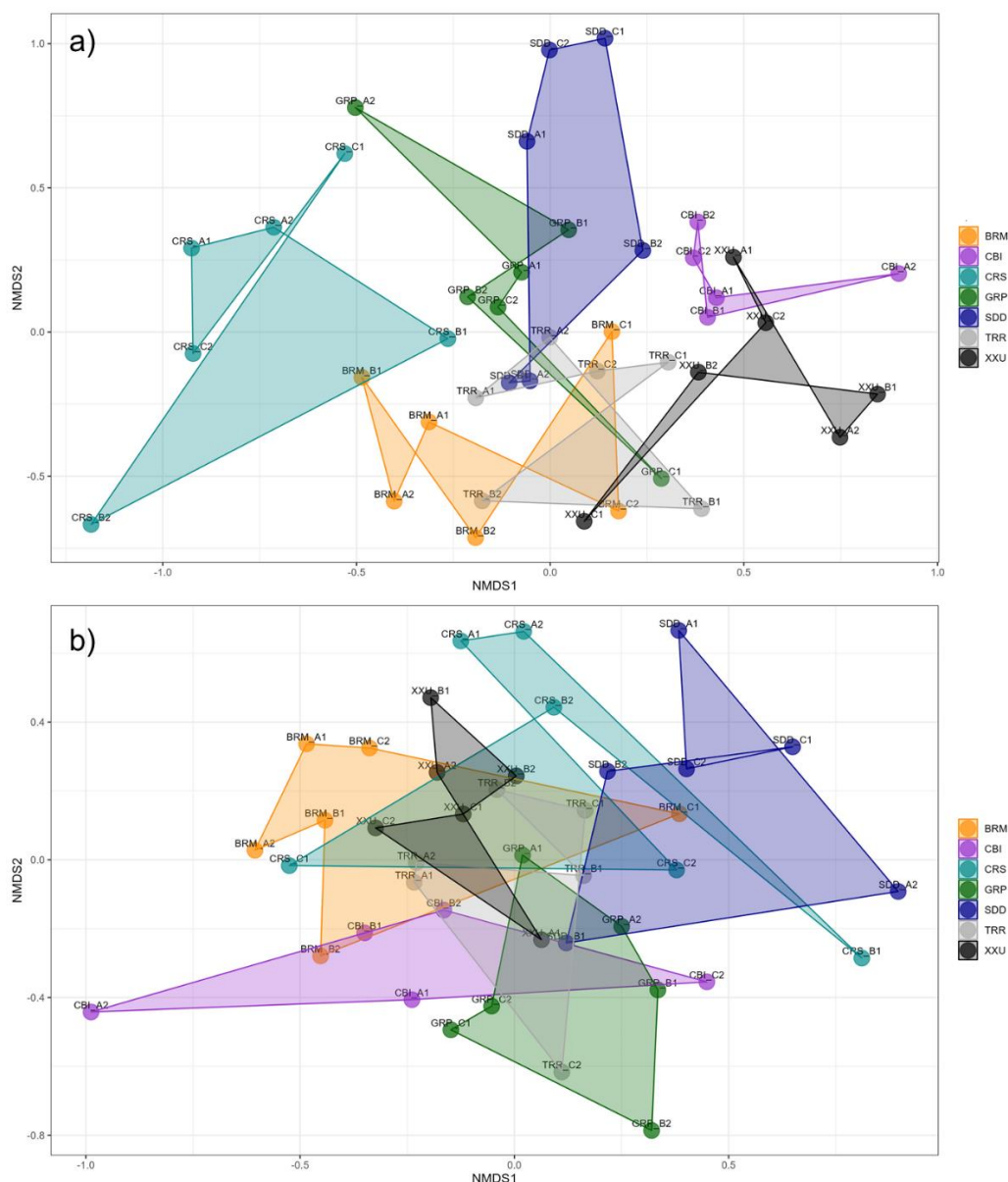
Foram encontrados táxons pertencentes aos quatro grupos alimentares e uma espécie que possivelmente consome microepífitas (*C. cavifrons*). O grupo de espécies humívoras apresentou maior riqueza e abundância (31 gêneros, 62 spp., 433 encontros), seguido pelos xilófagos (17 gêneros, 48 spp., 402 encontros), interface xilófagos/humívoros (13 gêneros, 46 spp., 155 encontros) e consumidores de serrapilheira/folhas (4 gêneros, 19 spp., 65 encontros) (Figura 1.10).



**Figura 1.10** - Número de espécies e de encontros por grupo alimentar em cada uma das sete localidades inventariadas. L = *litter-feeders* (consumidores de serrapilheira e folhas), X/H = interface madeira/solo; X = xilófagos; H = humívoros. Áreas de estudo: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), SDD (PARNA Serra do Divisor), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi).

A PERMANOVA realizada após o nMDS com cada um dos grupos (xilófagos e humívoros), para testar o agrupamento “áreas” foi significativa para ambos. O  $R^2$  dos xilófagos foi de 40,96%,  $p=0,001$ , enquanto que o dos humívoros foi de 31,30%,  $p<0,001$  (Figura 1.11). Valores do *betadisper* não foram significativos em ambas análises

(xilófagos:  $F=1,757$ ;  $p=0,151$ ; humívoros:  $F=0,701$ ;  $p=0,663$ ).



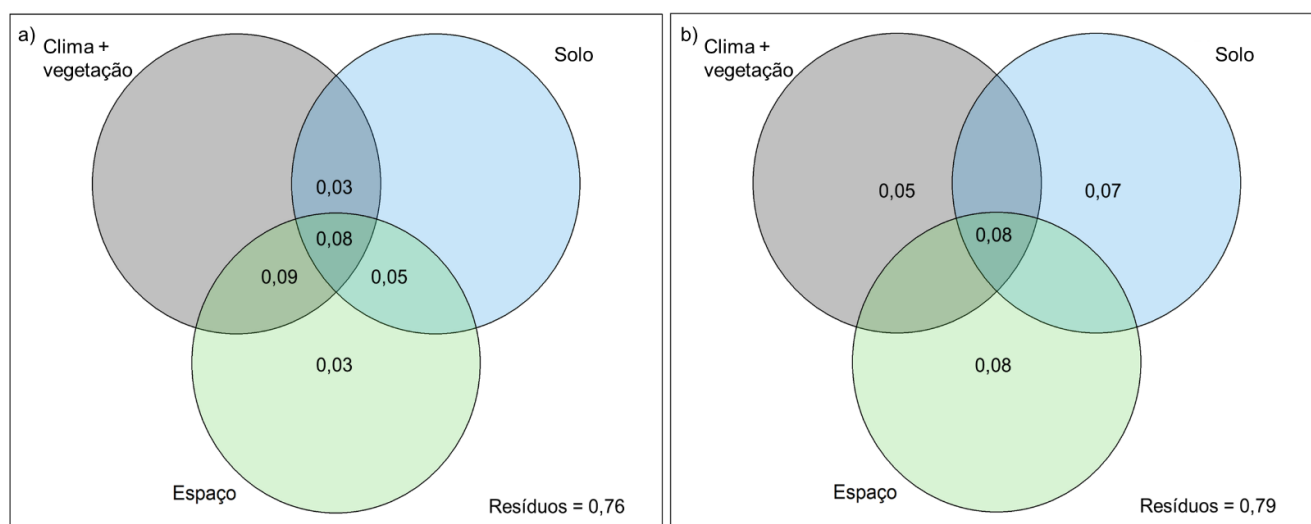
**Figura 1.11** - Gráficos obtidos a partir da ordenação nMDS, baseada no índice de Bray-Curtis. a) Xilófagos; b) Humívoros. Transectos das áreas de estudo: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), SDD (PARNA Serra do Divisor), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi).

Nenhum dos modelos de RDA parcial foi significativo: xilófagos - bloco 1 (clima e vegetação):  $F=1,067$ ,  $p=0,309$ ,  $R^2_{adj}=0,81\%$ ; bloco 2 (variáveis edáficas):  $F=1,066$ ,  $p=0,335$ ,  $R^2_{adj}=1,10\%$ ; humívoros – bloco 1:  $F=1,079$ ,  $p=0,247$ ,  $R^2_{adj}=1,00\%$ ; bloco 2:  $F=1,164$ ,  $p=0,088$ ,  $R^2_{adj}=2,73\%$ . As proporções de variância explicada pelas variáveis preditoras de interesse foram menores que as variáveis condicionais (espaciais) em todos

os modelos, tanto xilófagos (bloco 1: condicional=41,76%, preditores=9,92%, resíduo=48,32%; bloco 2: condicional=41,76%, preditores=13,81%, resíduo=44,43%), quanto humívoros (bloco 1: condicional=26,22%, preditores=11,57%, resíduo=62,21%; bloco 2: condicional =26,22%, preditores=17,10%, resíduo=56,68%).

De forma complementar aos resultados da RDA parcial, a partição de variância mostrou que a maior parte da variância não foi explicada por nenhuma das matrizes de variáveis preditoras, tanto para os xilófagos (resíduos=75,91%) quanto humívoros (resíduos=79,22%). Considerando ambos os grupos alimentares e as matrizes preditoras avaliadas, as variáveis espaciais mostraram maior efeito. No entanto, o mesmo também foi baixo. Em todos, a matriz composta por variáveis do bloco do clima e vegetação apresentou menor influência na composição, quando considerado seu efeito isolado. No grupo dos xilófagos, a partição da variância mostrou a fração explicada unicamente pelos três grupos de preditores foi: bloco clima e vegetação: -1,86%; bloco variáveis edáficas: -1,56%; espaço: 2,64%. No geral, esses três grupos contribuíram com a explicação de 6,56%, 5,20% e 12,33% da variância, respectivamente. Nos humívoros, os efeitos únicos de cada conjunto foi bloco 1: 4,75%; bloco 2: 6,59%; espaço: 7,82%. Enquanto que, a contribuição total de cada um deles foi, respectivamente: 5,44%, 6,21% e 9,13% (Figura 1.12).

Ao testar as frações separadamente através da ANOVA, controlando o efeito das demais, observamos que as frações foram significativas quando avaliadas sozinhas ou controlando o efeito do bloco 1 e 2, no entanto, quando controlamos o efeito do espaço, a significância é perdida, tanto para os xilófagos (bloco 1:  $F=1,067$ ,  $p=0,324$ ; bloco 2:  $F=1,232$ ,  $p=0,053$ ), quanto humívoros (bloco 1:  $F=1,079$ ,  $p=0,266$ ; bloco 2:  $F=1,164$ ,  $p=0,088$ ).



**Figura 1.12** - Diagrama de Venn com os resultados de partição da variância para toda a comunidade de xilófagos (a) e humívoros (b), em relação ao conjunto de variáveis do clima e vegetação, variáveis edáficas (solo) e variáveis espaciais, obtidas a partir dos MEM's. Valores <0 não são mostrados.

Os valores de diversidade beta avaliados para cada um dos grupos, foi de 79,75% (71,20% *turnover*, 8,54% aninhamento) nos xilófagos e, de 87,71% de humívoros (81,01% *turnover* e 6,70% aninhamento). Ao analisar as diferenças na diversidade beta entre os pontos de amostragem, obtivemos, através do MRM, que a amplitude térmica, pH, potássio e distância geográfica foram significativos nas mudanças de beta de xilófagos (modelos: bloco 1 –  $F = 40,122$ ,  $p=0,001$ ,  $R^2=22,85\%$ ; bloco 2 =  $F = 34,071$ ,  $p=0,001$ ,  $R^2=22,15\%$ ) (Tabela 1.7, Figura 1.13). Enquanto que nos humívoros (modelos: bloco 1 =  $F = 18,30$ ,  $p= 0,001$ ,  $R^2=11,90\%$ ; bloco 2 =  $F =15,17$ ,  $p = 0,001$ ,  $R^2=13,02\%$ ) foram temperatura, amplitude térmica, pH e concentração de areia (Tabela 1.8, Figura 1.14).

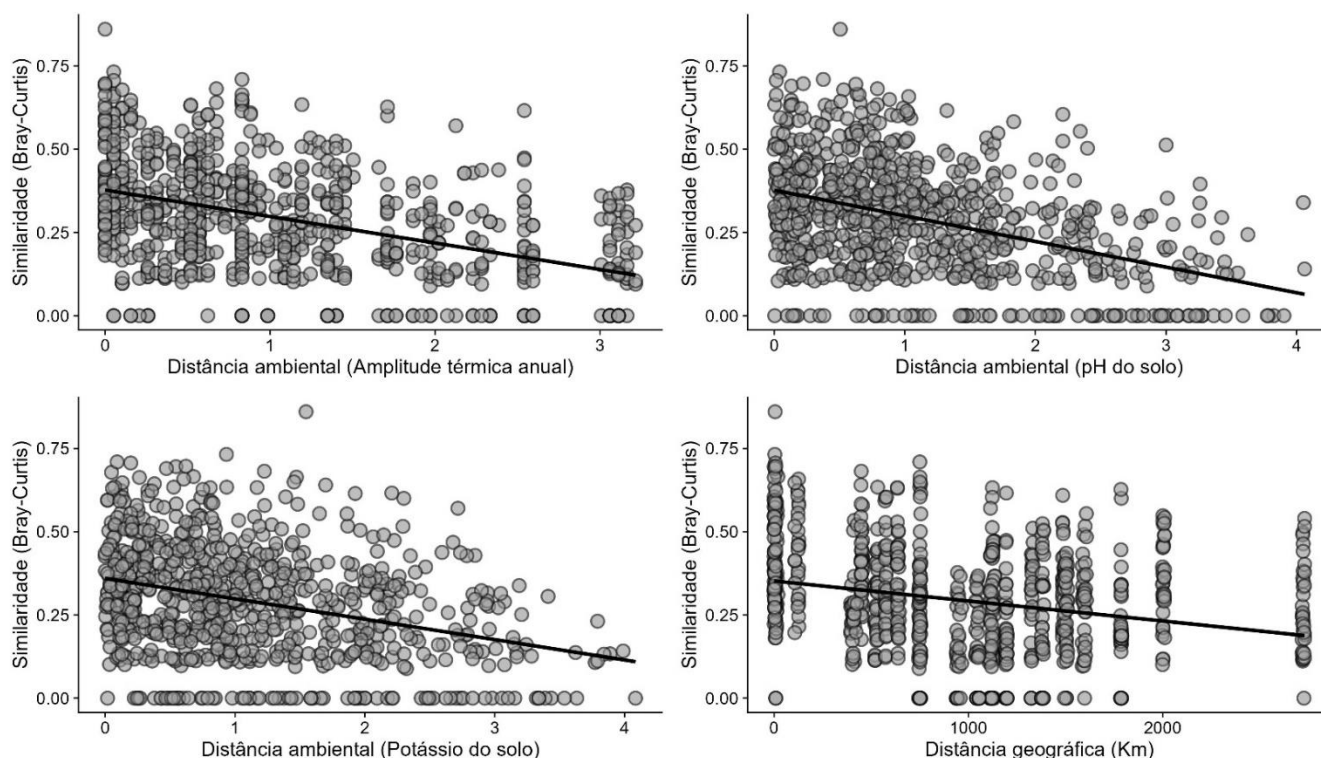
**Tabela 1.7** - Valores obtidos através de análises de regressão linear múltipla em matrizes de distância (MRM) avaliando a relação entre a similaridade das comunidades de espécies xilófagos e distância ambiental (variáveis preditoras), a partir de dados coletados em sete áreas de Floresta Amazônica.

MRM xilófagos - Bloco 1 – Clima e vegetação		
Variáveis	Coefficiente	P(> t )
Intercepto	0,411	<b>0,001*</b>
Temperatura média	-0,007	0,575
Amplitude térmica	-0,076	<b>0,001*</b>

Precipitação média	0,007	0,587
Altura da vegetação	0,010	0,439
Biomassa	-0,011	0,525
Distância geográfica	-0,000	0,123

#### MRM - Bloco 2 – Variáveis edáficas

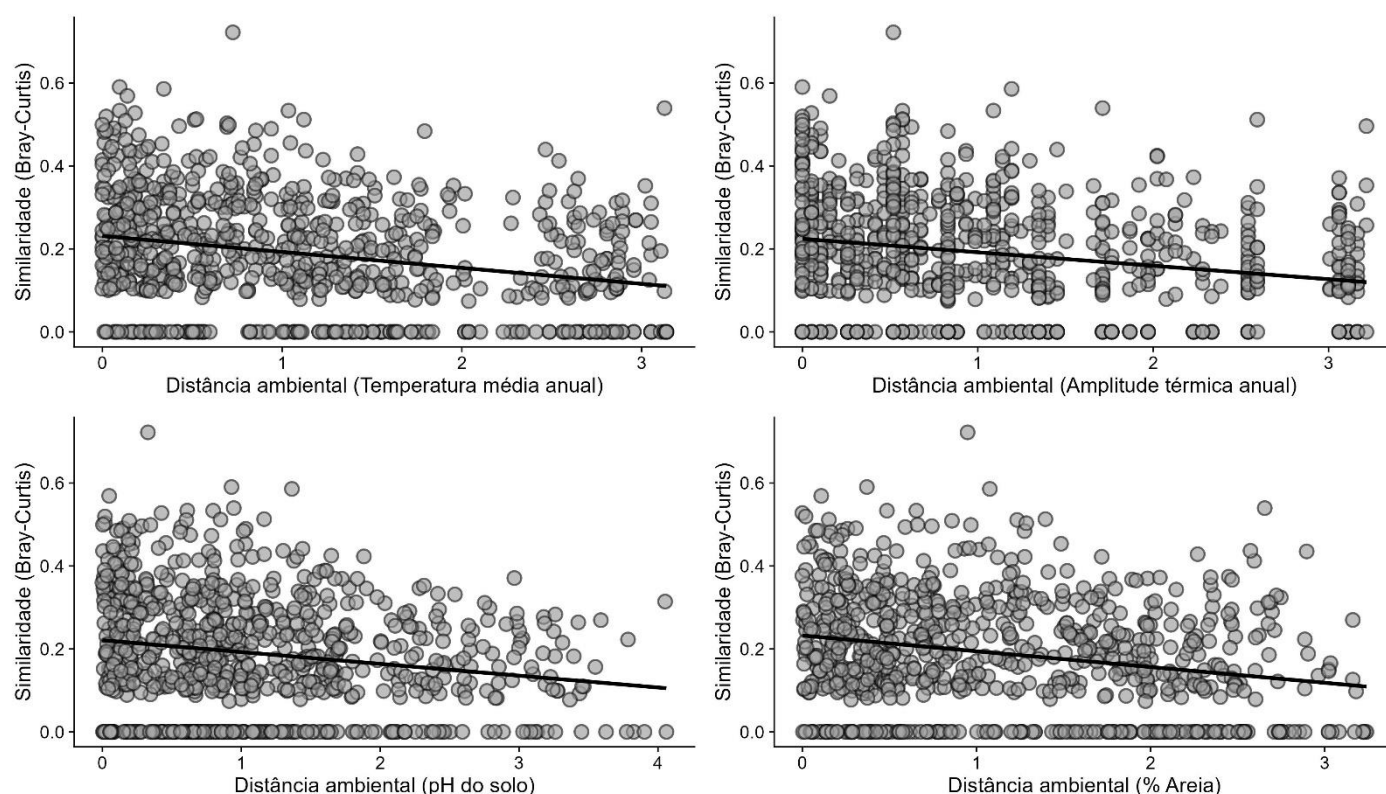
Variáveis	Coefficiente	P(> t )
Intercepto	0,453	<b>0,001*</b>
pH	-0,058	<b>0,001*</b>
Na	-0,003	0,819
K	-0,038	<b>0,013*</b>
P	0,001	0,911
Argila (%)	-0,028	0,056
Silte (%)	-0,013	0,215
Areia (%)	0,025	0,066
Distância geográfica	-0,000	<b>0,027*</b>



**Figura 1.13** - Gráficos de regressão entre as matrizes de distância ambiental e a matriz de similaridade da comunidade de espécies xilófagas. Apenas as relações que apresentaram um  $p < 0,05$  nas análises MRM são apresentadas.

**Tabela 1.8** - Valores obtidos através de análises de regressão linear múltipla em matrizes de distância (MRM) avaliando a relação entre a similaridade das comunidades de espécies húmidas e distância ambiental (variáveis preditoras), a partir de dados coletados em sete áreas de Floresta Amazônica.

<b>MRM húmidos - Bloco 1 – Clima e vegetação</b>		
<b>Variáveis</b>	<b>Coefficiente</b>	<b>P(&gt; t )</b>
Intercepto	0,251	<b>0,001*</b>
Temperatura média	-0,028	<b>0,007*</b>
Amplitude térmica	-0,025	<b>0,019*</b>
Precipitação média	-0,004	0,695
Altura da vegetação	0,009	0,366
Biomassa	0,011	0,384
Distância geográfica	-0,000	0,214
<b>MRM - Bloco 2 – Variáveis edáficas</b>		
<b>Variáveis</b>	<b>Coefficiente</b>	<b>P(&gt; t )</b>
Intercepto	0,297	<b>0,001*</b>
pH	-0,022	<b>0,038*</b>
Na	-0,008	0,415
K	-0,016	0,163
P	-0,004	0,683
Argila (%)	0,009	0,416
Silte (%)	0,003	0,664
Areia (%)	-0,036	<b>0,001*</b>
Distância geográfica	-0,000	0,067



**Figura 1.14** - Gráficos de regressão entre as matrizes de distância ambiental e a matriz de similaridade da comunidade de espécies humívoras. Apenas as relações que apresentaram um  $p < 0,05$  nas análises MRM são apresentadas.

#### 1.4. Discussão

O conceito de diversidade é complexo e apresenta diversas unidades (espécies, *traits* e filogenias), cujos padrões encontrados podem refletir as variações em escalas temporal e espacial (Pavoine; Bonsall, 2011). A determinação dos transectos como unidades amostrais, considerando que a distância mínima entre eles foi ampla, nos permitiu realizar análises com uma resolução mais precisa, controlando/avaliando o efeito do espaço, ao mesmo tempo que conseguimos analisar as interações ao longo de uma ampla extensão territorial (Lichstein, 2007). Nossos resultados mostraram que 1) a riqueza de espécies sofreu influência principalmente da altura da vegetação e sódio; 2) mudanças na composição e na diversidade beta das comunidades de térmitas não foram fortemente influenciadas pela distância geográfica ou pelas variáveis ambientais, embora mudanças na diversidade beta tenham sido significativamente influenciadas pela distância ambiental da temperatura média e amplitude térmica anuais, pH e potássio do solo, e distância geográfica; e 3) ao contrário do que era esperado, a influência do espaço foi maior no grupo dos xilófagos do que dos humívoros.

Diferente do que foi hipotetizado, a temperatura não foi relacionada significativamente com a riqueza de espécies de térmitas. Esta interação era esperada dado que vários estudos mostram que este fator é um importante determinante dos padrões de diversidade dos térmitas (Cancello *et al.*, 2014; Cerezer *et al.*, 2020; Eggleton, 2000; Eggleton; Williams; Gaston, 1994; Jones; Eggleton, 2011; Wijas; Lim; Cornwell, 2022) e que pode afetar a distribuição e diversidade de organismos de diferentes formas, direta ou indiretamente (Clarke; Gaston, 2006; Costa *et al.*, 2007; Currie *et al.*, 2004; Evans; Warren; Gaston, 2005). O efeito dessa variável, no entanto, pode ser mais ou menos intenso de acordo com o ambiente, por exemplo: em áreas com sazonalidade bem marcada, como regiões mais frias, as relações com temperatura tendem a ser mais fortes, enquanto que em áreas onde a precipitação é um fator limitante, seu efeito pode ser irrelevante (Bohdalková *et al.*, 2021). Embora nenhum desses casos se aplique a Amazônia, mudanças em precipitação e temperatura são observadas ao longo de sua extensão. Mas, no geral, estas variam de forma mais gradual ao longo do espaço e, por isso, podem apresentar relações mais fracas com os padrões encontrados (Tuomisto *et al.*, 2019). Sendo assim, é possível que variáveis que apresentam mudanças mais acentuadas ao longo de menores distâncias, como características de vegetação e solo, possam ter um melhor poder de explicação dos parâmetros de diversidade avaliados.

Características que representam a complexidade da vegetação, por exemplo, podem ser importantes preditoras das taxocenoses de térmitas (Ackerman *et al.*, 2009; Gillison *et al.*, 2003). Variáveis como cobertura do dossel (Dibog *et al.*, 1999; Gillison *et al.*, 2003), densidade da vegetação (Dambros *et al.*, 2016) e estratificação vertical (Carrijo, 2013) têm sido relacionadas a abundância relativa e/ou riqueza desses organismos. A altura da vegetação se relaciona com várias outras medidas das florestas, como cobertura do dossel, biomassa e estoques de carbono (Lang *et al.*, 2023; Ometto *et al.*, 2023). Além de indicarem heterogeneidade de habitat (Lang *et al.*, 2023; Stein; Gerstner; Kreft, 2014), estas interferem no microclima das florestas, protegendo o solo de variações mais acentuadas da temperatura macroclimática (De Frenne *et al.*, 2019), consequentemente influenciando a diversidade em seus microhabitats (Gillison *et al.*, 2003).

Variações na composição do solo, por sua vez, podem criar oportunidades de particionamento de nicho e influenciar a distribuição dos organismos (Bourguignon *et al.*, 2015; Dambros *et al.*, 2016; McGill *et al.*, 2006). Neste estudo, o teor de sódio no solo influenciou significativamente a riqueza de espécies, mas a relação foi fraca. No geral, variáveis edáficas podem afetar os térmitas de diferentes formas, embora nem sempre a

estrutura e composição do solo sejam responsáveis por estruturar suas comunidades (Bourguignon *et al.*, 2015). A riqueza e abundância relativa de térmitas foi relacionada anteriormente a concentração de argila e silte, e teor de fósforo do solo (Carrijo, 2013; Dambros *et al.*, 2016). O sódio, por sua vez, favorece microrganismos decompositores da liteira/serrapilheira (Bourguignon *et al.*, 2015) e já foi considerado limitante para térmitas e formigas em áreas de savana Neotropicais (Clay *et al.*, 2022).

Neste estudo, os conjuntos de variáveis ambientais utilizados como representantes dos processos determinísticos foram variáveis climáticas (temperatura média, amplitude térmica, precipitação anual), altura da vegetação, biomassa acima do solo e variáveis edáficas (teor de sódio, fósforo, pH, potássio e granulometria). Análises da composição de toda comunidade permitem que sejam capturadas informações das relações de espécies individuais a variáveis ambientais e espaciais (Legendre, 2008). No entanto, ao controlar o efeito do espaço nas análises de composição, observamos que nenhum conjunto de variáveis ambientais apresentou um forte efeito sobre a mesma – assim como a distância geográfica entre os pontos de amostragem.

Existem várias possíveis razões do porquê táxons podem exibir relações fracas e variáveis com preditores, como efeitos de amostragem/escala, a biologia do grupo, influência de fatores históricos não avaliados (Bohdalková *et al.*, 2021; Eggleton, 2000), ausência de variáveis ambientais importantes nas análises, e processos importantes da comunidade, como dispersão, competição e predação (Dambro *et al.*, 2016; Legendre, 2008). Além disso, é importante considerar que as variáveis ambientais geralmente são espacialmente estruturadas (gerando indiretamente uma estrutura espacial nas comunidades) e que as relações entre preditores e variáveis resposta podem não ser lineares (Dray; Legendre; Peres-Neto, 2006; Legendre, 2008).

Mesmo com um baixo poder de explicação, variações na diversidade beta foram significativamente influenciadas por mudanças na temperatura média e amplitude térmica anuais, pH e potássio do solo, e distância geográfica. Como dito anteriormente, mudanças na temperatura têm influência tanto em nível de ambiente quanto de organismo, afetando atividades de forrageio, por exemplo (Siviter; Deeming; Wilkinson, 2019). Diferentes amplitudes térmicas podem limitar a distribuição de determinadas espécies, a depender das capacidades de adaptação de cada uma (Costa *et al.*, 2007). Os níveis de pH, por sua vez, influenciam a atividade de microrganismos decompositores e, por consequência, a mineralização da matéria orgânica e a solubilidade/disponibilidade de nutrientes do solo (Alam; Naqvi; Ansari, 1999; Hartemink; Barrow, 2023). Além disso, o pH também

parece ser importante na digestão dos térmitas, e supõe-se que seus níveis no intestino dos indivíduos poderiam afetar os microrganismos simbiotes que nele se encontram e, ainda, a fixação simbiótica de nitrogênio (Bignell; Eggleton, 1995; Brune; Kühl, 1996).

As relações entre os térmitas e o pH do solo parecem mudar de acordo com a espécie e o tipo de solo (Neupane; Maynard; Bradford, 2015), mas há vários indícios que as atividades desses organismos alteram o pH do solo em que eles se encontram (Cárdenas *et al.*, 2020; Donovan *et al.*, 2001). A importância direta do potássio no solo para os térmitas ainda não está clara, mas sabe-se que este componente é limitante para o crescimento das plantas e pode estimular a produtividade primária em diferentes florestas (Tripler *et al.*, 2006). A atividade dos térmitas já foi mostrada causando um aumento nos níveis de potássio do solo, assim como de carbono e nitrogênio (Ackerman *et al.*, 2007), o que pode ser benéfico para as plantas, no geral.

Quando avaliamos separadamente os grupos alimentares xilófagos e húmívoros, observamos que o efeito do espaço foi mais forte nos xilófagos do que nos húmívoros, embora as diferenças não sejam tão discrepantes. No nMDS, há uma separação melhor das comunidades de cada área no grupo dos xilófagos. Em ambos os grupos, o conjunto de variáveis que teve maior influência individual foram espaciais, seguida de variáveis edáficas e ambientais gerais. Além disso, as variáveis mais importantes nas mudanças de diversidade beta foram mudanças na amplitude térmica e pH (ambos os grupos), potássio e distância geográfica (apenas xilófagos), temperatura e concentração de areia (apenas húmívoros). Possíveis efeitos de variáveis relacionadas a temperatura, pH e potássio do solo foram discutidos anteriormente. As diferentes concentrações de areia, por sua vez, assim como silte e argila, afetam diretamente a infiltração de água e a estabilidade para construção de túneis e ninhos abaixo do solo (Carrijo, 2013; Cornelius; Osbrink, 2010; Dambros *et al.*, 2016; Pequeno *et al.*, 2015; Wijas; Lim; Cornwell, 2022).

Ao contrário do que os resultados deste estudo sugerem, espécies xilófagas são esperadas dispersarem mais efetivamente do que as húmívoras (Hellemans *et al.*, 2022). Primeiramente, considerando a maior facilidade de dispersão de fragmentos de madeira ao longo de corpos d'água, além de que há uma suposta tendência da capacidade de dispersão por alados declinar ao longo do gradiente de humidificação dos grupos alimentares (xilófagos>húmívoros) (Eggleton; Tayasu, 2001; Jones; Eggleton, 2011). Dessa forma, é esperado que térmitas que se alimentam de solo tenham uma dispersão mais restrita a pequenas distâncias (Eggleton; Tayasu, 2001), embora vários eventos de dispersão do grupo tenham sido realizados ao longo dos domínios biogeográficos

(Hellemans *et al.*, 2022). Estudos anteriores mostraram que o componente espacial teve maior influência sobre os humívoros, enquanto consumidores de madeira e serrapilheira/folhas não aparentaram ser espacialmente estruturados (Davies, *et al.*, 2003), e tiveram sua distribuição associada principalmente a distribuição/disponibilidade de recursos (Davies, 2002; Wijas; Lim; Cornwell, 2022). Nossos resultados, no entanto, indicam que esse padrão pode não se repetir em todos os ambientes e que é possível que a capacidade de dispersão de térmitas humívoros seja maior do que o esperado.

A riqueza total de espécies capturada ao longo das localidades variou de 50 a 64 espécies, números claramente subestimados. Um exemplo disso é que, nesse estudo, a área SDD apresentou uma riqueza de 52 espécies, enquanto que Ferreira *et al.* (2023) contabilizaram 89 espécies nessa localidade, com base em dados de três protocolos (diversidade + ninhos), coletas avulsas e da literatura. Além deste, alguns estudos em outras localidades de Amazônia têm revelado um maior número de espécies (Dambros *et al.*, 2016; Davies *et al.*, 2003). Carrijo (2013) encontrou 169 espécies em dois interflúvios da Amazônia, através da amostragem de mais de 1000 parcelas de 10m<sup>2</sup> (com chances de aumento do número de táxons). Até então, cerca de 247 espécies de térmitas possuem registros na Amazônia brasileira (Constantino, 2024). Isso nos mostra que um grande esforço amostral é necessário para capturar uma maior representatividade da real diversidade de térmitas na Amazônia. Dessa forma, é possível que o número real de espécies das localidades seja mais aproximado ao estimado pelo valor máximo do intervalo de confiança das estimativas de riqueza realizadas pelo índice de Chao.

Apesar de se mostrar longe de capturar toda a diversidade das localidades estudadas (Dambros; Morais; *et al.*, 2020), e apresentar subestimativas de táxons específicos (Davies; Parr; Eggleton, 2021; Roisin *et al.*, 2006; Scheffrahn *et al.*, 2018), o protocolo utilizado é uma ferramenta ecológica importante pois permite a comparação entre as comunidades de diferentes localidades, usando um esforço amostral padronizado (Jones; Davies; Eggleton, 2006). Uma métrica adotada para melhor equiparar diferentes comunidades é a estimativa de *sample coverage*, considerando que a riqueza de espécies tende a ser altamente relacionada à intensidade das coletas (Chao; Jost, 2012; Oliveira *et al.*, 2016), e que comunidades mais diversas necessitam de uma maior amostragem para que sejam bem caracterizadas (Roswell; Dushoff; Winfree, 2021). Nesse estudo, as estimativas de *sample coverage* representaram em torno de 84% do número total de indivíduos da comunidade e, com isso, estima-se que os demais 16% dos indivíduos pertencem a espécies que não foram coletadas (Chao; Jost, 2012).

A similaridade na composição das comunidades mostrou uma ampla sobreposição entre as diferentes áreas, e transectos de áreas geograficamente muito distantes foram bem similares e agrupados juntos. Até então, o padrão de distribuição apresentado pelas comunidades de térmitas neste estudo não parece condizer com algumas das sub-regiões propostas para a Amazônia (Morrone, 2014; Tuomisto *et al.*, 2019), especialmente as que consideram os grandes rios como principais barreiras geográficas (Silva; Rylands; Fonseca, 2005; Wallace, 1854). Esse resultado concorda com estudos anteriores, que mostram que os grandes rios na Amazônia não explicam mudanças nas comunidades de térmitas e, à nível populacional, também não constituíram barreira ao fluxo gênico, no caso de *Heterotermes* spp. (Carrijo, 2013; Dambros *et al.*, 2017). Tais rios têm sido considerados barreiras importantes principalmente para grupos de aves e primatas (Borges; Da Silva, 2012; Braga *et al.*, 2022; Maximiano *et al.*, 2020; Santorelli; Magnusson; Deus, 2018; Silva; Rylands; Fonseca, 2005; Wallace, 1854).

O componente da diversidade regional mais importante foi o *turnover*, equivalendo a aproximadamente 96% do beta total. A partição aditiva da diversidade revelou que a diversidade local ( $\alpha$  – cada transecto) foi de 9%, enquanto que a diversidade beta entre transectos e entre áreas foram as que mais contribuíram com a diversidade gama, com 23% e 49%, respectivamente. Métodos de partição da diversidade têm sido ferramentas importantes para quantificar a variação espacial e temporal na biodiversidade (Veech; Crist, 2010), e esse resultado evidencia o quanto as comunidades podem mudar mesmo ao longo de curtas distâncias geográficas. Essas mudanças, no entanto, podem ser diferentes entre localidades distintas, variar de acordo com diferenças na paisagem (Ackerman *et al.*, 2009), e, em alguns grupos como formigas, têm se mostrado importantes frente a alterações ambientais (Dambros *et al.*, 2024).

Entender como ocorrem as dinâmicas das comunidades nas localidades e como elas são afetadas pelo ambiente pode nos ajudar a inferir sobre impactos ecológicos de mudanças no clima na distribuição das espécies e probabilidades de extinção (McGill *et al.*, 2006; Zuquim *et al.*, 2023). No geral, gradientes de biodiversidade são complexos e podem não ser explicados por um único processo/fator, e os padrões gerados têm sido diferentes ao longo das regiões e grupos taxonômicos (Rull, 2020). Embora, neste estudo, nenhuma das análises tenha apresentado alto poder de explicação sobre a riqueza de espécies, mudanças na composição e diversidade beta dos térmitas, a altura do dossel e sódio do solo foram significativamente relacionadas à riqueza; variáveis climáticas, edáficas e distância geográfica influenciaram mudanças na diversidade beta. Fica

evidente que o efeito da distância não é suficientemente forte para explicar os padrões encontrados, e que a estrutura espacial das comunidades é possivelmente um reflexo do uso dos transectos como menor unidade amostral. Além disso, nossos resultados sugerem que, diferente do que é reportado na literatura, a comunidade de espécies xilófagas tende a ser mais espacialmente estruturada do que os humívoros, indicando a necessidade de estudos futuros que procurem caracterizar/inferir melhor sobre a capacidade de dispersão de cada um dos grupos alimentares, e dos térmitas em geral.

## Referências bibliográficas

- ACIOLI, A. N. S.; CONSTANTINO, R. A taxonomic revision of the neotropical termite genus *Ruptitermes* (Isoptera, Termitidae, Apicotermittinae). [S. l.], v. 4032, n. 5, p. 451–492, 2015.
- ACKERMAN, I. L. *et al.* Termite (Insecta: Isoptera) Species Composition in a Primary Rain Forest and Agroforests in Central Amazonia. **Biotropica**, [S. l.], v. 41, n. 2, p. 226–233, 2009.
- ACKERMAN, I. L. *et al.* The impact of mound-building termites on surface soil properties in a secondary forest of Central Amazonia. **Applied Soil Ecology**, [S. l.], v. 37, n. 3, p. 267–276, 2007.
- ALAM, S. M.; NAQVI, S. S. M.; ANSARI, R. Impact of soil pH on nutrient uptake by crop plants. **Handbook of plant and crop stress**, [S. l.], v. 2, p. 51–60, 1999.
- ALMEIDA-AZEVEDO, R. *et al.* Step-by-step Dissection Protocol of Apicotermittinae Worker (Blattaria: Isoptera). **Sociobiology**, [S. l.], v. 70, n. 4, p. e8503–e8503, 9 out. 2023.
- ANDRADE-SILVA, J. *et al.* A large-scale assessment of ant diversity across the Brazilian Amazon Basin: integrating geographic, ecological and morphological drivers of sampling bias. **Ecography**, [S. l.], v. 2022, n. 9, p. e06295, 2022.
- ANTONELLI, A. *et al.* Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [S. l.], v. 115, n. 23, p. 6034–6039, 2018.
- BANDEIRA, A. G. Analise da termitofauna (Insecta, Isoptera) de uma floresta primaria e de uma pastagem na Amazonia oriental, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi**, [S. l.], v. 5, n. 2, p. 225–241, 1989.
- BANDEIRA, A. G. Ecologia de cupins (Insecta: Isoptera) da Amazônia Central: efeitos do desmatamento sobre as populações. **Acta Amazonica**, [S. l.], v. 9, n. 3, p. 481–499, 1979.
- BANDEIRA, A. G.; TORRES, M. F. P. Abundância e distribuição de invertebrados do solo em ecossistemas da Amazônia Oriental. O papel ecológico dos cupins. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, [S. l.], v. 2, n. 1, p. 13–38, 1985.
- BARTÓN, K. **MuMIn: Multi-Model Inference**. [S. l.: s. n.], 22 jun. 2024. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>. Acesso em: 2 jul. 2024.
- BAUMAN, D. *et al.* Optimizing the choice of a spatial weighting matrix in eigenvector-based methods. **Ecology**, [S. l.], v. 99, n. 10, p. 2159–2166, 2018.
- BIGNELL, D. E.; EGGLETON, P. On the elevated intestinal pH of higher termites (Isoptera:

Termitidae). **Insectes Sociaux**, [S. l.], v. 42, n. 1, p. 57–69, 1 mar. 1995.

BIGNELL, D. E.; EGGLETON, P. Termites in Ecosystems. *In*: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (org.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 363–387. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9\\_17](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_17). Acesso em: 1 jul. 2024.

BOHDALKOVÁ, E. *et al.* Universality in biodiversity patterns: variation in species–temperature and species–productivity relationships reveals a prominent role of productivity in diversity gradients. **Ecography**, [S. l.], v. 44, n. 9, p. 1366–1378, 2021.

BORGES, S. H.; DA SILVA, J. M. C. A new area of endemism for Amazonian birds in the Rio Negro Basin. **Wilson Journal of Ornithology**, [S. l.], v. 124, n. 1, p. 15–23, 2012.

BOURGUIGNON, T. *et al.* Influence of soil properties on soldierless termite distribution. **PLoS ONE**, [S. l.], v. 10, n. 8, 2015.

BOURGUIGNON, T. *et al.* Towards a revision of the Neotropical soldierless termites (Isoptera: Termitidae): Redescription of the genus *Anoplotermes* and description of *Longustitermes*, gen. nov. **Invertebrate Systematics**, [S. l.], v. 24, n. 4, p. 357–370, 2010.

BOURGUIGNON, T. *et al.* Towards a revision of the Neotropical soldierless termites (Isoptera: Termitidae): Redescription of the genus *Grigiotermes* Mathews and description of five new genera. **Zoological Journal of the Linnean Society**, [S. l.], v. 176, n. 1, p. 15–35, 2016.

BRAGA, P. L. M. *et al.* Connecting Amazonian historical biogeography and local assemblages of understorey birds: Recurrent guild proportionality within areas of endemism. **Journal of Biogeography**, [S. l.], v. 49, n. 2, p. 324–338, 13 jan. 2022.

BROWN, J. H. *et al.* Toward a Metabolic Theory of Ecology. **Ecology**, [S. l.], v. 85, n. 7, p. 1771–1789, 2004.

BRUNE, A.; KÜHL, M. pH profiles of the extremely alkaline hindguts of soil-feeding termites (Isoptera: Termitidae) determined with microelectrodes. **Journal of Insect Physiology**, [S. l.], v. 42, n. 11, p. 1121–1127, 1 nov. 1996.

CAMERON, E. K. *et al.* Global gaps in soil biodiversity data. **Nature Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 2, n. 7, p. 1042–1043, 2018.

CANCELLO, E. M. *et al.* Latitudinal Variation in Termite Species Richness and Abundance along the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. **Biotropica**, [S. l.], v. 46, n. 4, p. 441–450, 2014.

CÁRDENAS, A. M. *et al.* Response of the subterranean termite *Reticulitermes grassei* Clément (Isoptera: Rhinotermitidae) to pH of substrate. **Pedobiologia**, [S. l.], v. 78, p. 150608, 1 jan. 2020.

CARRIJO, T. F. *et al.* Diminishing the taxonomic gap in the neotropical soldierless termites: descriptions of four new genera and a new *Anoplotermes* species (Isoptera, Termitidae, Apicotermittinae). **ZooKeys**, [S. l.], v. 1167, p. 317–352, 22 jun. 2023.

CARRIJO, T. F. **Estudo da termitofauna (Insecta, Isoptera) da região do alto Rio Madeira, Rondônia**. 2013. Doutorado em Entomologia – Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2013. Disponível em: <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/59/59131/tde-17122013-093224/>. Acesso em: 2 jul. 2024.

CEREZER, F. O. *et al.* Latitudinal gradient of termite diversity indicates higher diversification

and narrower thermal niches in the tropics. **Global Ecology and Biogeography**, [S. l.], v. 29, n. 11, p. 1967–1977, 2020.

CHAO, A.; JOST, L. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. **Ecology**, [S. l.], v. 93, n. 12, p. 2533–2547, 2012.

CLARKE, A.; GASTON, K. J. Climate, energy and diversity. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 273, n. 1599, p. 2257–2266, 2006.

CLAY, N. A. *et al.* Evidence of sodium limitation in ants and termites in a Neotropical savanna. **Journal of Tropical Ecology**, [S. l.], v. 38, n. 2, p. 71–78, mar. 2022.

CONSTANTINO, R. Notes on *Neocapritermes* Holmgren, with description of two new species from the Amazon Basin (Isoptera, Termitidae, Termitinae). **Goeldiana Zoologia**, [S. l.], n. 7, p. 1–13, set. 1991.

CONSTANTINO, R. Revision of the Neotropical termite genus *Syntermes* Holmgren (Isoptera: Termitidae). **The University of Kansas science bulletin**, [S. l.], v. 55, p. 455–518, 10 nov. 1995.

CONSTANTINO, R. An illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. **Zootaxa**, [S. l.], v. 67, n. 1, p. 1–40, 29 ago. 2002.

CONSTANTINO, R. Abundance and diversity of termites (Insecta: Isoptera) in two sites of primary rain forest in Brazilian Amazonia. **Biotropica**, [S. l.], v. 24, n. 3, p. 420–430, 1992.

CONSTANTINO, R. Termite Database. 2024. Disponível em:  
<http://www.termitologia.net/termite-database>. Acesso em: 05/07/2024

CORNELIUS, M. L.; OSBRINK, W. L. A. Effect of Soil Type and Moisture Availability on the Foraging Behavior of the Formosan Subterranean Termite (Isoptera: Rhinotermitidae). **Journal of Economic Entomology**, [S. l.], v. 103, n. 3, p. 799–807, 1 jun. 2010.

COSTA, G. C. *et al.* Squamate richness in the Brazilian Cerrado and its environmental–climatic associations. **Diversity and Distributions**, [S. l.], v. 13, n. 6, p. 714–724, 14 nov. 2007.

CRIST, T. *et al.* Partitioning Species Diversity across Landscapes and Regions: A Hierarchical Analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$ , and  $\gamma$  Diversity. **The American Naturalist**, [S. l.], v. 162, n. 6, p. 734–743, dez. 2003.

CURRIE, D. J. *et al.* Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 7, n. 12, p. 1121–1134, dez. 2004.

DA SILVA *et al.* **Análises ecológicas no R**. Recife, PE: Nupeea, 2022. v. 1.

DAMBROS, C. S. *et al.* Association of Ant Predators and Edaphic Conditions with Termite Diversity in an Amazonian Rain Forest. **Biotropica**, [S. l.], v. 48, n. 2, p. 237–245, 2016.

DAMBROS, C. S.; MORAIS, J. W. *et al.* Defining a termite sampling protocol for ecological studies: An effective method to increase statistical power. **European Journal of Soil Biology**, [S. l.], v. 96, p. 103145, 2020.

DAMBROS, C. S. *et al.* Isolation by distance, not rivers, control the distribution of termite species in the Amazonian rain forest. **Ecography**, [S. l.], v. 40, n. 10, p. 1242–1250, 2017.

DAMBROS, C. S.; ZUQUIM, G. *et al.* The role of environmental filtering, geographic distance

- and dispersal barriers in shaping the turnover of plant and animal species in Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, [S. l.], v. 29, n. 13, p. 3609–3634, 2020.
- DAMBROS, C. S. *et al.* Beta-diversity buffers fragmented landscapes against local species losses. **Oikos**, [S. l.], v. 2024, n. 3, p. e10401, 2024.
- DAVIES, R. G. *et al.* Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. **Journal of Tropical Ecology**, [S. l.], v. 19, n. 5, p. 509–524, 2003.
- DAVIES, R. G. Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. **Oecologia**, [S. l.], v. 133, n. 2, p. 233–242, 1 out. 2002.
- DAVIES, R. G.; PARR, C. L.; EGGLETON, P. A global review of termite sampling methods. **Insectes Sociaux**, [S. l.], v. 68, n. 1, p. 3–14, 2021.
- DE FRENNE, P. *et al.* Global buffering of temperatures under forest canopies. **Nature Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 3, n. 5, p. 744–749, maio 2019.
- DE SOUZA, O. F. F.; BROWN, V. K. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology**, [S. l.], v. 10, n. 2, p. 197–206, 1994.
- DIBOG, L. *et al.* Impacts of canopy cover on soil termite assemblages in an agrisilvicultural system in southern Cameroon. **Bulletin of Entomological Research**, [S. l.], v. 89, n. 2, p. 125–132, fev. 1999.
- DONOVAN, S. E.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. E. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. **Ecological Entomology**, [S. l.], v. 26, n. 4, p. 356–366, 2001.
- DONOVAN, Sarah Elizabeth *et al.* The effect of a soil-feeding termite, *Cubitermes fungifaber* (Isoptera: Termitidae) on soil properties: termites may be an important source of soil microhabitat heterogeneity in tropical forests. **Pedobiologia**, [S. l.], v. 45, n. 1, p. 1–11, 1 jan. 2001.
- DRAY, S.; LEGENDRE, P.; PERES-NETO, P. R. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). **Ecological Modelling**, [S. l.], v. 196, n. 3, p. 483–493, 25 jul. 2006.
- EGGLETON, P. Global Patterns of Termite Diversity. *In*: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (org.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 25–51. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_2).
- EGGLETON, P.; TAYASU, I. Feeding groups, lifetypes and the global ecology of termites. **Ecological Research**, [S. l.], v. 16, n. 5, p. 941–960, 2001.
- EGGLETON, P.; WILLIAMS, P. H.; GASTON, K. J. Explaining global termite diversity: productivity or history? **Biodiversity & Conservation**, [S. l.], v. 3, p. 318–330, 1994.
- EVANS, K. L.; WARREN, P. H.; GASTON, K. J. Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. **Biological Reviews**, [S. l.], v. 80, n. 1, p. 1–25, 2005.
- FERREIRA, R. R. *et al.* Amazonian forest termites: a species checklist from the State of Acre, Brazil. **Biota Neotropica**, [S. l.], v. 23, n. 4, p. e20231551, 8 dez. 2023.

- FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. **Biotropica**, volume: 5 issue: 1, v. 5, n. 1, p. 2–14, 1973.
- GILLISON, A. N. *et al.* Vegetation indicates diversity of soil macroinvertebrates: a case study with termites along a land-use intensification gradient in lowland Sumatra. **Organisms Diversity & Evolution**, [S. l.], v. 3, n. 2, p. 111–126, 1 jan. 2003.
- GONÇALVES, C.; SILVA, A. d'A. observações sobre Isópteros no Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, [S. l.], v. 2, p. 193–208, 1962.
- GOSLEE, S. C.; URBAN, D. L. The ecodist Package for Dissimilarity-based Analysis of Ecological Data. **Journal of Statistical Software**, [S. l.], v. 22, p. 1–19, 30 set. 2007.
- GUILHERME, D. R. *et al.* Direct and indirect effects of geographic and environmental factors on ant beta diversity across Amazon basin. **Oecologia**, [S. l.], v. 198, p. 193–203, 2022.
- HARTEMINK, A. E.; BARROW, N. J. Soil pH - nutrient relationships: the diagram. **Plant and Soil**, [S. l.], v. 486, n. 1, p. 209–215, 1 maio 2023.
- HARTIG, F. **DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models**. [S. l.: s. n.], 2022.
- HELLEMANS, S. *et al.* Termite dispersal is influenced by their diet. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 289, n. 1975, p. 20220246, 25 maio 2022.
- HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. **iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity**. [S. l.: s. n.], 30 jun. 2015. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=iNEXT>. Acesso em: 2 jul. 2024.
- JONES, D. T.; DAVIES, R. G.; EGGLETON, P. Sampling termites in forest habitats: A reply to Roisin and Leponce. **Austral Ecology**, [S. l.], v. 31, n. 4, p. 429–431, 2006.
- JONES, D. T.; EGGLETON, P. Global Biogeography of Termites: A Compilation of Sources. In: BIGNELL, David Edward; ROISIN, Y.; LO, N. (org.). **Biology of Termites: a Modern Synthesis**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. p. 477–498. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4\\_17](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4_17).
- JONES, D. T.; EGGLETON, P. Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. **Journal of Applied Ecology**, [S. l.], v. 37, n. 1, p. 191–203, 2000.
- LANG, N. *et al.* A high-resolution canopy height model of the Earth. **Nature Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 7, n. 11, p. 1778–1789, 28 set. 2023.
- LEGENDRE, P. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. **Journal of Plant Ecology**, [S. l.], v. 1, n. 1, p. 3–8, 1 mar. 2008.
- LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, [S. l.], v. 129, n. 2, p. 271–280, 1 out. 2001.
- LICHSTEIN, J. W. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. **Plant Ecology**, [S. l.], v. 188, n. 2, p. 117–131, 8 jan. 2007.
- MARTIUS, C. Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. **Pedobiologia**, [S. l.], v. 38, n. 5, p. 407–428, 1994.

- MAXIMIANO, M. F. de A. *et al.* The relative role of rivers, environmental heterogeneity and species traits in driving compositional changes in southeastern Amazonian bird assemblages. **Biotropica**, [S. l.], v. 52, n. 5, p. 946–962, 1 set. 2020.
- MCGILL, B. J. Matters of Scale. **Science**, [S. l.], v. 328, n. 5978, p. 575–576, 30 abr. 2010.
- MCGILL, B. J. *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 21, n. 4, p. 178–185, abr. 2006.
- MORRONE, J. J. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. **Cladistics**, [S. l.], v. 30, n. 2, p. 202–214, 2014.
- NEUPANE, A.; MAYNARD, D. S.; BRADFORD, M. A. Consistent effects of eastern subterranean termites (*Reticulitermes flavipes*) on properties of a temperate forest soil. **Soil Biology and Biochemistry**, [S. l.], v. 91, p. 84–91, 1 dez. 2015.
- OKSANEN, J. *et al.* **vegan: Community Ecology Package**. [S. l.: s. n.], 21 maio 2024. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>. Acesso em: 2 jul. 2024.
- OLIVEIRA, U. *et al.* The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. **Diversity and Distributions**, [S. l.], v. 22, n. 12, p. 1232–1244, 1 dez. 2016.
- OLIVEIRA, U.; VASCONCELOS, M. F.; SANTOS, A. J. Biogeography of Amazon birds: Rivers limit species composition, but not areas of endemism. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 7, n. 1, 1 dez. 2017.
- OMETTO, J. P. *et al.* A biomass map of the Brazilian Amazon from multisource remote sensing. **Scientific Data**, [S. l.], v. 10, n. 1, p. 668, 30 set. 2023.
- PADIAL, A. A. *et al.* Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 9, n. 10, p. e111227, 23 out. 2014.
- PALIN, O. F. *et al.* Termite Diversity along an Amazon-Andes Elevation Gradient, Peru. **Biotropica**, [S. l.], v. 43, n. 1, p. 100–107, 2011.
- PAVOINE, S.; BONSTALL, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. **Biological Reviews**, [S. l.], v. 86, n. 4, p. 792–812, 2011.
- PEQUENO *et al.* Linking functional trade-offs, population limitation and size structure: Termites under soil heterogeneity. **Basic and Applied Ecology**, [S. l.], v. 16, n. 4, p. 365–374, jun. 2015.
- PEREIRA, E. J. de A. L. *et al.* Brazilian policy and agribusiness damage the Amazon rainforest. **Land Use Policy**, [S. l.], v. 92, p. 104491, 2020.
- PLAZA, T. G. D. **Caracterização das guildas de cupins em uma área de Floresta Amazônica, Rondônia, Brasil**. 2019. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2019.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Version 4.3.2. R Foundation for Statistical Computing, 2024.
- ROCHA, M. M.; CANCELLO, E. M.; CARRIJO, T. F. Neotropical termites: Revision of

- Armitermes* Wasmann (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae) and phylogeny of the Syntermitinae. **Systematic Entomology**, [S. l.], v. 37, n. 4, p. 793–827, 2012.
- ROCHA, M. M.; CANCELLO, E. M. Updated taxonomy of Syntermitinae (Blattodea: Isoptera, Termitidae), with the description of three new genera. **Zootaxa**, [S. l.], v. 5138, n. 4, p. 445–463, 19 maio 2022.
- ROISIN, Y. *Schievitermes globicornis*, a new genus and species of Termitinae (Blattodea, Termitidae) from French Guiana. **ZooKeys**, [S. l.], v. 1125, p. 103–114, 20 out. 2022.
- ROISIN, Y. *et al.* Vertical stratification of the termite assemblage in a neotropical rainforest. **Oecologia**, [S. l.], v. 149, n. 2, p. 301–311, 2006.
- ROSWELL, M.; DUSHOFF, J.; WINFREE, R. A conceptual guide to measuring species diversity. **Oikos**, [S. l.], v. 130, n. 3, p. 321–338, 2021.
- RULL, V. Neotropical Diversification: Historical Overview and Conceptual Insights. In: RULL, V.; CARNAVAL, A. C. (org.). **Neotropical Diversification: Patterns and Processes**. Cham: Springer International Publishing, 2020. p. 13–49. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_2). Acesso em: 2 jul. 2024.
- SANTORELLI, S.; MAGNUSSON, W. E.; DEUS, C. P. Most species are not limited by an Amazonian river postulated to be a border between endemism areas. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 8, n. 1, p. 1–8, 2018.
- SCHEFFRAHN, R. H. *et al.* Relative Occurrence of the Family Kalotermitidae (Isoptera) under Different Termite Sampling Methods. **Sociobiology**, [S. l.], v. 65, n. 1, p. 88–100, 2018.
- SCHEFFRAHN, Rudolf H. *et al.* Disjunctitermes insularis, a new soldierless termite genus and species (Isoptera, termitidae, apicotermitinae) from Guadeloupe and Peru. **ZooKeys**, [S. l.], v. 2017, n. 665, p. 71–84, 2017.
- SILVA, J. M. C.; RYLANDS, A. B.; FONSECA, G. A. B. The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. **Conservation Biology**, issue: June, v. 19, n. 3, p. 689–694, 2005.
- SIVITER, H.; DEEMING, D. C.; WILKINSON, A. Egg incubation temperature influences the growth and foraging behaviour of juvenile lizards. **Behavioural Processes**, [S. l.], v. 165, p. 9–13, 1 ago. 2019.
- STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 17, n. 7, p. 866–880, 2014.
- SUTHERLAND, W. J. *et al.* Identification of 100 fundamental ecological questions. [S. l.], v. 101, n. 1, p. 58–67, 2013.
- TRIPLER, C. E. *et al.* Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 9, n. 4, p. 451–466, 2006.
- TUMA, J.; EGGLETON, P.; FAYLE, T. M. Ant-termite interactions: an important but under-explored ecological linkage. [S. l.], v. 95, n. 3, p. 555–572, 2020.
- TUOMISTO, H. *et al.* Discovering floristic and geoeological gradients across Amazonia. **Journal of Biogeography**, [S. l.], v. 46, n. 8, p. 1734–1748, 2019.
- TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K. Analyzing or Explaining Beta Diversity?

Understanding the Targets of Different Methods of Analysis. **Ecology**, [S. l.], v. 87, n. 11, p. 2697–2708, 2006.

VASCONCELLOS, A.; ERNESTO, M. V.; MOURA, F.M.S.; DAMBROS, C.S. Métodos de amostragem de térmitas. No prelo.

VEECH, J. A.; CRIST, T. O. Toward a unified view of diversity partitioning. **Ecology**, [S. l.], v. 91, n. 7, p. 1988–1992, 2010.

WALLACE, A. R. On the Monkeys of the Amazon. **Annals and Magazine of Natural History**, [S. l.], v. 14, n. 84, p. 451–454, 1 dez. 1854.

WIJAS, B. J.; LIM, S.; CORNWELL, W. K. Continental-scale shifts in termite diversity and nesting and feeding strategies. **Ecography**, [S. l.], v. 2022, n. 1, 2022.

ZUQUIM, G. *et al.* Introducing a map of soil base cation concentration, an ecologically relevant GIS-layer for Amazonian forests. **Geoderma Regional**, [S. l.], v. 33, 2023.

## CAPÍTULO 2

### **Térmitas construtores de ninhos conspícuos na Floresta Amazônica brasileira**

#### **Resumo**

Os ninhos construídos pelos térmitas estão entre as maiores, mais diversas e complexas estruturas do reino animal e, em muitas áreas, são considerados *hotspots* de nutrientes. A diversidade e densidade dessas estruturas podem ser fruto de fatores bióticos e abióticos, mas estudos que buscam entender essas relações em uma larga escala espacial ainda são poucos. Com base nisso, objetivamos investigar os padrões gerais de densidade de ninhos, riqueza de espécies construtoras e composição das comunidades, determinando qual o efeito de variáveis espaciais e ambientais sobre eles ao longo da Floresta Amazônica. Para isso, amostragens foram realizadas em 11 áreas, através da aplicação de seis transectos de 65x20 m em cada uma delas, onde as informações dos ninhos e amostras dos espécimes foram coletadas. A relação entre variáveis preditoras e resposta foram avaliadas principalmente através de GLM (riqueza de espécies e densidade/ha – total, arborícolas e epígeos) e RDA (composição). Ao todo, foram registradas 40 espécies, e a densidade das estruturas variou de 30,8 a 109,0 ninhos ativos por hectare. Maior parte da densidade de ninhos foi representada por poucas espécies, e foi influenciada principalmente pela temperatura média e amplitude térmica anuais, seguidas de sazonalidade da precipitação e biomassa acima do solo. As relações foram diferentes de acordo com o tipo de ninho, e os epígeos se relacionaram à evapotranspiração potencial. A riqueza de espécies construtoras não foi explicada por nenhuma das variáveis avaliadas, e mudanças na composição foram explicadas principalmente pela sazonalidade da precipitação e amplitude térmica, não havendo efeito significativo da distância geográfica na similaridade entre as comunidades. Com isso, observamos que, ao longo da Amazônia, as variáveis climáticas são os principais fatores influenciando a densidade de ninhos/ha e a composição de térmitas construtores, e os padrões encontrados podem estar relacionados às diferentes adaptações das espécies, entrada de energia nos ecossistemas e disponibilidade de recursos.

**Palavras-chave:** Densidade de ninhos, disponibilidade de recurso, montículos, ninhos

arborícolas, *hotspots* de nutrientes

## 2.1. Introdução

Os ninhos construídos pelos térmitas estão entre as maiores, mais diversas e complexas estruturas do reino animal (Korb, 2011). Estas são construídas para abrigar as colônias, protegê-las de inimigos e das condições ambientais externas, além de permitir a reserva de recursos alimentares (Korb, 2011; Noirot; Darlington, 2000). Ao construir seus ninhos e estruturas associadas (túneis, galerias), os térmitas alteram a paisagem, redistribuem nutrientes do solo e modificam as suas propriedades químicas e físicas, interferindo na disponibilidade de recursos para organismos de outras categorias funcionais (Bignell; Eggleton, 2000; Muvengwi; Witkowski, 2020; Vasconcellos; Moura, 2014).

Em muitas áreas, os ninhos desses insetos funcionam basicamente como *hotspots* de nutrientes e aumentam a heterogeneidade espacial da vegetação (Davies *et al.*, 2014; Davies; Baldeck; Asner, 2016; Muvengwi; Witkowski, 2020). No entanto, a existência e magnitude desses impactos dependem de alguns fatores, como o ecossistema em que estão inseridos, o tipo, tamanho, densidade e a distribuição espacial dos ninhos (Fetzer *et al.*, 2015; Muvengwi; Witkowski, 2020). Variações nesses fatores podem estar direta ou indiretamente relacionadas a condições bióticas (competição intra- ou interespecífica) (Leponce; Roisin; Pasteels, 1995; Pequeno; Pantoja, 2012) e abióticas (macro e microclimáticas) (Davies *et al.*, 2014; Davies; Baldeck; Asner, 2016; Fagundes; Ordonez; Yaghoobian, 2020; Fuller; Postava-Davignon, 2014; Korb; Linsenmair, 1998; Wijas; Lim; Cornwell, 2022; Wood, 1988), tendo em vista que diferentes estratégias de nidificação podem estar associadas a diferentes capacidades de adaptação das espécies (Woon *et al.*, 2019).

Os padrões encontrados na diversidade de espécies construtoras, distribuição e densidade dos ninhos podem estar intimamente ligados à amplitude espacial avaliada, e estudos em larga escala são escassos, sendo, em sua maioria, realizados apenas com espécies construtoras de montículos, principalmente em áreas de savana (Davies *et al.*, 2014; Davies; Baldeck; Asner, 2016; Korb; Linsenmair, 1998; Muvengwi; Witkowski, 2020). No entanto, as estratégias de nidificação adotadas pelos térmitas são diversas, e podem determinar seu papel no ecossistema e suas interações com outras espécies (McGill *et al.*, 2006).

Em florestas tropicais úmidas, os ninhos, tanto arborícolas quanto epígeos, podem

ser bastante densos, e interferem na diversidade de vários grupos, como formigas (Santos *et al.*, 2010), lagartos (Garda *et al.*, 2013), líquens (Aptroot; Cáceres, 2014) e fungos (Roose-Amsaleg; Brygoo; Harry, 2004). Nesse contexto, e tendo em vista a diversidade de estruturas e espécies construtoras, sua importância ecológica e o possível efeito do ambiente e espaço nos padrões de distribuição e densidade das espécies construtoras (Wijas; Lim; Cornwell, 2022), os objetivos do presente estudo foram: determinar os padrões gerais de densidade de ninhos, riqueza de espécies construtoras e composição das comunidades e investigar como variáveis espaciais e ambientais os influenciam ao longo da Floresta Amazônica brasileira. Para isso, busca-se realizar o estudo em nível de comunidades, em várias áreas de floresta primária de terra firme, o que nos permite avaliar os padrões em uma ampla escala espacial, representando maior variação ambiental dentro da maior floresta tropical do planeta.

Com base nisso, nossas hipóteses são:

H1) A densidade de ninhos de térmitas na Amazônia pode ser explicada por um complexo de variáveis, relacionadas ao clima, solo e recursos (Leponce; Roisin; Pasteels, 1995; Davies *et al.*, 2014), mas sua influência é diferente entre ninhos epígeos e arborícolas. Espera-se, por exemplo, que a densidade de ninhos epígeos seja explicada principalmente por variáveis do solo (Davies *et al.*, 2014), enquanto que variações na temperatura e precipitação tenham maior efeito sobre os ninhos arborícolas. Isso porque, além de o microclima das florestas mudar entre os diferentes estratos verticais (Hardwick *et al.*, 2015), indicando possíveis diferenças em pressão ambiental, espera-se que variações no solo influenciem mais fortemente as estruturas que são construídas diretamente sobre ele.

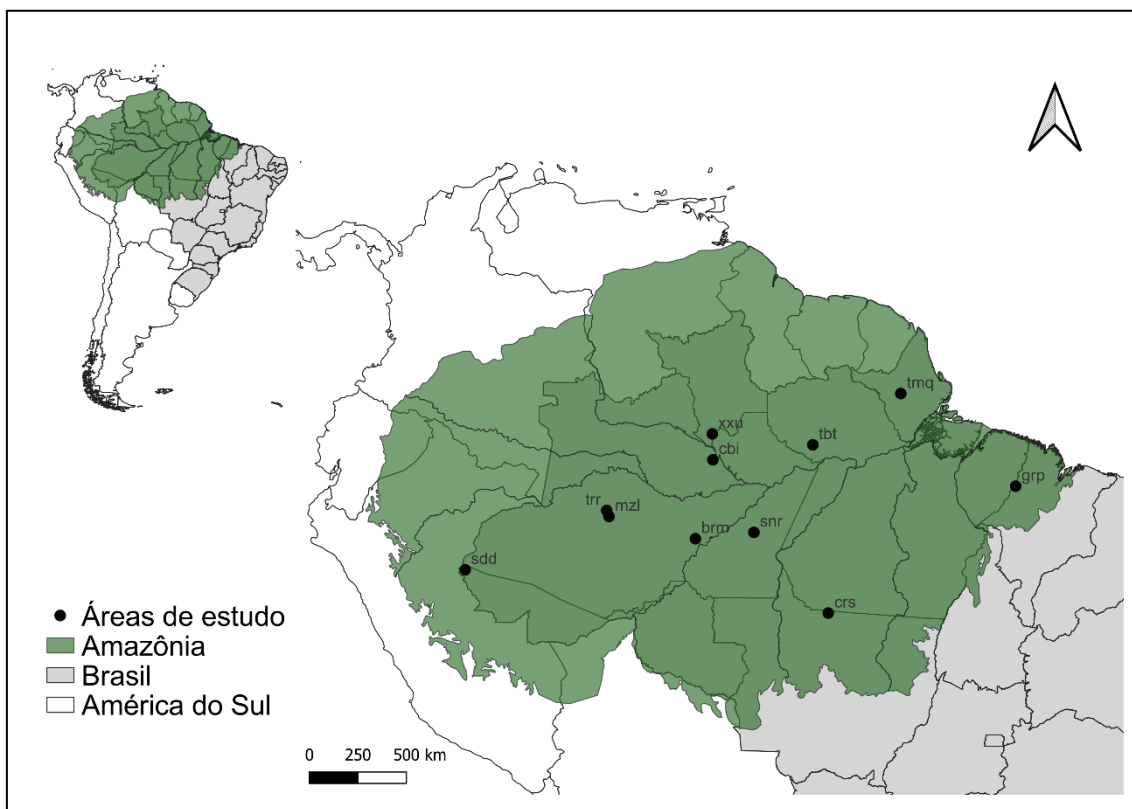
H2) A riqueza de espécies está associada a variáveis relacionadas à heterogeneidade ambiental, como as propriedades físicas e químicas do solo e estrutura da vegetação, tendo em vista a sua influência sobre a disponibilidade de nichos (Bourguignon *et al.*, 2015; Ettema; Wardle, 2002; Setälä; Berg; Jones, 2005; Stein; Gerstner; Kreft, 2014);

H3) A composição das comunidades apresenta um baixo *turnover* entre as áreas, e a mudança entre elas não é explicada pela distância geográfica, tendo em vista que muitas das espécies construtoras, especialmente as mais abundantes, estão amplamente distribuídas em áreas de floresta tropical úmida, como a Floresta Amazônica e a Atlântica (Vasconcellos *et al.*, 2023).

## 2.2. Material e Métodos

### 2.2.1. Áreas de estudo

As amostragens foram realizadas em onze áreas de floresta de terra firme distribuídas ao longo da Amazônia brasileira (Figura 2.1, Tabela 2.1). O estudo faz parte do projeto *ABC Expeditions* e a escolha das localidades inventariadas baseou-se na distribuição de algumas das antigas parcelas do RADAMBRASIL (década de 1970), buscando englobar diferentes regiões biogeográficas/interflúvios, considerando que grandes rios podem atuar como barreiras geográficas para diversos grupos taxonômicos (Borges; Da Silva, 2012; Silva; Rylands; Fonseca, 2005) (Figura 2.1).



**Figura 2.1** - Distribuição das onze áreas de amostragem localizadas ao longo da Amazônia brasileira. BR 319 (brm), Parque Estadual do Cristalino (crs), Parque Nacional Serra do Divisor (sdd), Parque Nacional do Jaú/Parque Estadual do Rio Negro Setor Norte (cbi), Reserva Extrativista Baixo Rio Branco-Jauaperi (xxu), Margem esquerda do Rio Juruá (trr), Margem direita do Rio Juruá (mzl), Reserva Biológica do Gurupi (grp), Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque (tmq), Margens do Rio Sucunduri (snr) e Reserva Biológica do Rio Trombetas (tbt).

**Tabela 2.1** - Áreas de estudo inventariadas ao longo dos anos 2019-2022, seus respectivos acrônimos, estados, coordenadas geográficas (em graus decimais) e áreas de endemismo as quais pertencem. A área de extensão aproximada é apresentada apenas nas localidades que são Unidades de Conservação (UC's).

LOCALIDADES	ESTADO	LATITUDE	LONGITUDE	ÁREA (HECTARES)	ÁREA DE ENDEMISMO
BR 319 – KM 450 (BRM)	AMAZONAS	-5.90535	-62.40717	-	INAMBARI
PARQUE ESTADUAL DO CRISTALINO (CRS)	MATO GROSSO	-9.53969	-55.91242	118.000,00	TAPAJÓS
PARQUE NACIONAL SERRA DO DIVISOR (SDD)	ACRE	-7.42465	-73.65904	843.000,00	INAMBARI
PARQUE NACIONAL DO JAÚ E PARQUE ESTADUAL RIO NEGRO SETOR NORTE (CBI)	AMAZONAS	-2.04472	-61.55400	2.272.000,00	JAÚ
RESEX BAIXO RIO BRANCO-JAUAPERI (XXU)	AMAZONAS/RORAIMA	-0.77886	-61.58147	580.630,92	GUIANA
RIO JURUÁ - MARGEM ESQUERDA (TRR)	AMAZONAS	-4.52208	-66.74300	-	INAMBARI
RIO JURUÁ – MARGEM DIREITA (MZL)	AMAZONAS	-4.81824	-66.62870	-	INAMBARI
RESERVA BIOLÓGICA DO GURUPI (GRP)	MARANHÃO	-3.33812	-46.75522	271.197, 51	BELÉM
PARQUE NACIONAL MONTANHAS DO TUMUCUMAQUE (TMQ)	AMAPÁ	1.191617	-52.36888	3.800.000,00	GUIANA
RIO SUCUNDURI - MARGEM ESQUERDA E DIREITA (SNR)	AMAZONAS	-5.59445	-59.54903	-	RONDÔNIA
RESERVA BIOLÓGICA DO RIO TROMBETAS (TBT)	PARÁ	-1.31390	-56.66810	407.759,00	GUIANA

### 2.2.2. Inventário faunístico - Protocolo de densidade de ninhos

Em cada área foi aplicado um protocolo voltado para a amostragem de ninhos conspícuos, visando obter informações acerca das espécies construtoras, densidade de ninhos conspícuos/ha e seu respectivos estratos de construção. Tal protocolo consiste em seis transectos de 65 x 20 m, onde ninhos considerados ativos foram fotografados (Apêndice 2) e, quando possível, amostras foram coletadas para determinação da espécie construtora. No desenho amostral utilizado, seguindo os padrões do projeto *ABC Expeditions*, a distância mínima entre os transectos ficou em torno de 500m, e os mesmos foram agrupados em pares ao longo de três plots (A, B e C). Esses plots (A, B, C) tinham uma extensão de 500x20m, onde amostragens florísticas e edáficas foram realizadas. Dessa forma, os transectos foram posicionados com o objetivo de manter maior proximidade dos plots e, com isso, obtermos informações mais refinadas para estudos futuros.

Para determinar se os ninhos eram ativos e confirmar a espécie construtora, foram usados os seguintes critérios, respectivamente: 1) a colônia dentro do ninho não dava sinais de senescência (Noirot, 1969), a estrutura do ninho não apresentava sinais fortes de degradação e os indivíduos estavam bem distribuídos no mesmo; e 2) a espécie encontrada dentro do ninho é reconhecida na literatura como construtora. Nos casos em que essa determinação não foi possível ou seria incerta, os critérios para exclusão de ninhos foram: 1) quando não foi possível obter amostra para identificar a espécie construtora (ex.: ninhos altos, geralmente acima de 3 metros, em que não havia como coletar indivíduos de dentro do ninho ou de túneis, devido à limitações da coleta); 2) quando espécies ou morfoespécies, não reconhecidas na literatura como construtoras, foram registradas em ninhos apenas uma vez. A exceção a esse caso se deu quando a estrutura do ninho esteve muito bem estabelecida/definida, como por exemplo: *Patawatermes nigripunctatus* e *Nasutitermes* sp. 9 – Figura 2). *Syntermes molestus* e *Aparatermes* sp. nova (Figura 2) são exemplos de espécies que foram consideradas construtoras pela quantidade de vezes que foram observadas em ninhos bem estabelecidos/definidos.

Nos casos de espécies que são relativamente fáceis de serem identificadas em campo e/ou que possuem ninhos característicos, a coleta de amostras foi realizada em apenas alguns ninhos em cada transecto, ou seja, amostras eram retiradas em cerca de quatro ninhos da mesma espécie e, nos posteriores, se a colônia estivesse claramente ativa, não

havia coleta. As exceções a esses casos incluem ninhos de *Nasutitermes* spp., *Microcerotermes* spp. e *Cornitermes* spp., em que as espécies construtoras são difíceis de distinguir sem auxílio de uma lupa e que possuem uma estrutura de ninhos muitas vezes similar. A espécie *Anoplotermes banksi*, apesar de ser um Apicotermitinae - cuja identificação depende de características da morfologia interna, possui ninhos com uma estrutura muito característica (Figura 2). Sendo assim, inicialmente, amostras dos indivíduos também não foram coletadas de todos os ninhos, desde que a colônia aparentasse estar ativa e os indivíduos seguissem o “padrão” geral de *A. banksi* (tamanho, formato do corpo e comportamento). Sempre que houve qualquer indício de diferença, amostras foram retiradas.

Os espécimes foram identificados com base na chave de gêneros Neotropicais (Constantino, 2002), em artigos de descrição e revisão taxonômica (citados no capítulo 1), e utilizando espécimes depositados na Coleção de Térmitas da UFPB para comparação e confirmação das determinações.

### **2.2.3. Grupos alimentares**

Nesse estudo, optamos por utilizar os seguintes grupos: xilófagos (X), humívoros (H), interface xilófagos/humívoros (X/H), consumidores de folhas/serrapilheira ou *litter-feeders* (L) e consumidores de microepífitas (Mi). Para essa determinação, não foi possível analisar as características morfológicas de cada uma das espécies, então foram utilizadas informações presentes na literatura, mais especificamente nos trabalhos de Cancelli *et al.* (2014), Constantino (1992) e Plaza (2019). Todos estes possuem uma longa lista de espécies e os dois últimos foram realizados em áreas de Floresta Amazônica, o que pôde aumentar a sobreposição de espécies encontradas.

### **2.2.4. Tipos de ninhos**

Os ninhos também foram classificados de acordo com o local/substrato onde são construídos, sendo categorizados em epígeos (acima do solo, não suspensos em árvores) ou arborícolas (usando árvores como suporte, podendo ou não estar conectado ao solo) (Bignell; Eggleton, 2000).



**Figura 2.2** - Fotos de ninhos conspícuos coletados em algumas áreas de amostragem ao longo da Amazônia brasileira. a) *Patawatermes nigripunctatus*; b) *Nasutitermes* sp. 9; c) *Aparatermes* sp.; d) *Syntermes molestus*; e) *Anoplotermes banksi*.

### 2.2.5. Variáveis ambientais

Oito variáveis ambientais, obtidas a partir de fontes online de dados, foram selecionadas para analisar as suas relações com a comunidade de térmitas construtores (Tabela 2.2). Para avaliar multicolinearidade e retirar as variáveis fortemente correlacionadas, a exclusão das variáveis se deu a partir dos resultados de um correlograma, quando  $r > 0,7$ , levando em consideração informações da literatura e as hipóteses avaliadas. As variáveis relacionadas foram precipitação média anual e sazonalidade da precipitação ( $r = -0,82$ ;  $p < 0,05$ ), biomassa acima do solo e altura da vegetação ( $r = 0,72$ ;  $p < 0,05$ ). A sazonalidade da precipitação foi mantida, considerando que é frequentemente utilizada para testar hipóteses relacionadas a estabilidade ambiental, assim como a amplitude térmica (Costa *et al.*, 2007). Enquanto a biomassa foi selecionada tendo em vista que essa variável se relaciona positivamente a cobertura e altura do dossel da floresta (Liao *et al.*, 2020).

**Tabela 1.2** - Variáveis preditoras avaliadas no presente estudo, extraídas para cada uma das 11 áreas de amostragem na Amazônia, e seus respectivos valores máximos e mínimos, bem como a diferença entre ambos (amplitude).

Variáveis preditoras	máxima	mínima	amplitude	Fonte
Temperatura média anual (°C)	27.12	25.44	1.68	Worldclim (Bio 1)
Amplitude térmica anual (°C)	15.9	9.7	6.2	Worldclim (Bio 7)
Precipitação anual (mm)	2651	1813	838	Worldclim (Bio 12)
Sazonalidade da precipitação (%)	76.8	32.79	44.01	Worldclim (Bio 15)
Evapotranspiração potencial (mm dia <sup>-1</sup> )	1558	1189	369	Trabucco; Zomer (2019)
Solo - soma de concentração de bases do solo (log (cmol/kg))	-0.0046	-0.9355	0.9309	Zuquim et al. (2023)
Altura do dossel (m)	41	24	17	Lang et al. (2023)
Biomassa acima do solo (Mg ha <sup>-1</sup> )	376	59.62	316.38	Ometto et al. (2023)

As variáveis obtidas a partir do WorldClim estão na escala de 30 segundos (~1 Km<sup>2</sup>) e representam a média dos anos 1970-2000 (Fick; Hijmans, 2017). A amplitude térmica anual é a diferença entre a temperatura máxima do período mais quente e a temperatura mínima do período mais frio (Xu; Hutchinson, 2011). A sazonalidade da precipitação é o desvio padrão dos valores de precipitação semanais ou mensais, como uma porcentagem da média desses valores (Xu; Hutchinson, 2011), ou seja, o quanto a precipitação muda

em relação à média (maiores valores de desvio indicam maior variação na precipitação) (O'Donnel; Ignizio, 2012).

A evapotranspiração potencial é a medida de capacidade da atmosfera remover água através de evapotranspiração, sendo a soma de dois processos, evaporação e transpiração, que transfere água da superfície terrestre para a atmosfera (Zomer; Xu; Trabucco, 2022), modeladas a partir dos dados disponíveis no WorldClim. As taxas dependem da radiação solar, temperatura do ar, umidade relativa e velocidade do vento, bem como características da paisagem (Zomer; Xu; Trabucco, 2022). Em outras palavras, a evapotranspiração determina disponibilidade de água no ambiente, visto que é uma medida da taxa em que uma superfície saturada perde água para a atmosfera (Clarke; Gaston, 2006).

A variável de solo utilizada neste estudo (Zuquim *et al.*, 2023) foi obtida através de um mapa de concentração de nutrientes na superfície do solo, expressa como a soma de base de cátions trocáveis, que provê uma resolução de 450m. Os dados foram estimados a partir de informações coletadas diretamente em pontos da Amazônia, e a partir de informações acerca da composição de samambaias, usadas como espécies indicadoras/*surrogates*. A área do mapa cobre cerca de 96% da Amazônia, excluindo alguns ambientes que não possuem coberturas florestais. A soma de bases envolveu a soma de concentrações de cálcio ( $\text{Ca}^{++}$ ), magnésio ( $\text{Mg}^{++}$ ) e potássio ( $\text{K}^{+}$ ), o sódio ( $\text{Na}^{+}$ ) não foi incluído.

A altura do dossel foi extraída a partir de um mapa criado para o ano de 2020 utilizando informações das imagens do Sentinel-2 e informações do GEDI LiDAR, com uma distância de amostragem do solo de 10 m (Lang *et al.*, 2023). O modelo tem como objetivo extrair padrões e fatores a partir das linhas de imagem dos satélites que são preditores da estrutura da vegetação em alta resolução, os quais são muito úteis para a realização de estimativas do estoque de carbono (Lang *et al.*, 2023).

As estimativas de biomassa acima do solo (Ometto *et al.*, 2023) foram realizadas a partir de vários transectos usando LiDAR ao longo da Amazônia, englobando áreas de Floresta Ombrófila densa e aberta, Floresta Estacional semidecidual e Campinarana. A biomassa foi estimada a partir de uma métrica de topo da altura do dossel, usando LiDAR e dados obtidos em campo para validar o modelo, com 156 plots em que inventários de árvores, lianas e palmeiras foram feitos para estimar a biomassa.

## 2.2.6. Análises

Todas as análises foram realizadas usando a área como unidade amostral ( $n=11$ ), considerando que as variáveis macroclimáticas, obtidas em bancos de dados online, geralmente apresentam uma variação considerável ao longo de maiores distâncias (ex.: temperatura e precipitação). Além disso, consideramos que o  $n$  amostral é suficiente para realizar as análises nessa escala e, dessa forma, não precisamos considerar/lidar com autocorrelação espacial. As variáveis resposta foram densidade de ninhos (total, epígeos e arborícolas), riqueza de espécies construtoras e composição das comunidades.

#### **2.2.6.1. Densidade de ninhos e riqueza de espécies construtoras**

A densidade de ninhos por hectare foi calculada para cada transecto de acordo com a fórmula ( $n \times 10000/1300$ ), onde:  $n$  equivale ao número de ninhos encontrados, 10000 equivale a área de um hectare e 1300 equivale a área do transecto (65 x 20 metros). Em seguida, foi feito o cálculo da densidade média de ninhos de cada localidade. Embora a densidade total de ninhos seja correlacionada com a densidade de ninhos arborícolas ( $r=0,89$ ;  $p<0,05$ ) e epígeos ( $r=0,69$ ;  $p<0,05$ ), os resultados de todos serão apresentados nas tabelas, tendo em vista que informações importantes foram extraídas separando as análises por extrato. A riqueza de espécies, no entanto, não foi fortemente relacionada a nenhuma outra variável resposta ( $p>0,05$ ). Para avaliar a distribuição das abundâncias, foi realizado o índice de Equitabilidade de Pielou.

Para avaliar o efeito das variáveis ambientais na densidade total de ninhos conspícuos e na riqueza de espécies construtoras foram realizadas análises de regressão múltipla, utilizando o GLM (*Generalized linear models*), com distribuição de Poisson, para dados de contagem. Após a realização das análises, a função *simulateResiduals* do pacote DHARMA foi aplicada, com o objetivo de avaliar o ajuste dos resíduos do modelo (Hartig; Lohse, 2022). Com base nos resultados desse teste, percebemos que alguns dos modelos apresentam subdispersão, o que pode implicar na perda de poder das análises (resultados mais “conservadores” - erro tipo II; Da Silva et al. 2022). Embora o modelo não esteja 100% adequado, mudanças para a família binomial negativa não resolveram o problema e, considerando as limitações dos modelos *quasipoisson* (não apresenta valor de AIC e o pacote DHARMA não o abrange), mantivemos os modelos com a distribuição de Poisson. O valor de  $R^2$  ajustado foi calculado para cada modelo de GLM, utilizando a função *r.squaredLR*, do pacote MuMIn, que calcula o coeficiente de determinação com base no teste de razão de verossimilhança (Bartón, 2024).

#### **2.2.6.2. Composição das comunidades**

Uma análise de redundância (RDA) foi realizada para avaliar os efeitos da matriz de variáveis ambientais sobre a matriz de composição das espécies, utilizando o índice de *Bray-Curtis*, e usando os valores de densidade dos ninhos como proxy de abundância das espécies (Da Silva *et al.*, 2022). Ambos conjuntos de variáveis, resposta e preditoras, foram padronizados para realização da análise. Variáveis ambientais foram padronizadas utilizando o método *standardize* (média 0 e desvio padrão 1), e a variável resposta (comunidade) utilizando o método *Hellinger* (Legendre; Gallagher, 2001). Também foi realizada a decomposição da diversidade beta para avaliar o decaimento da diversidade com o aumento da distância geográfica, utilizado o índice de Jaccard e o teste de Mantel. Todas as análises e gráficos foram desenvolvidos no programa R (R Core Team, 2024).

### 2.3. Resultados

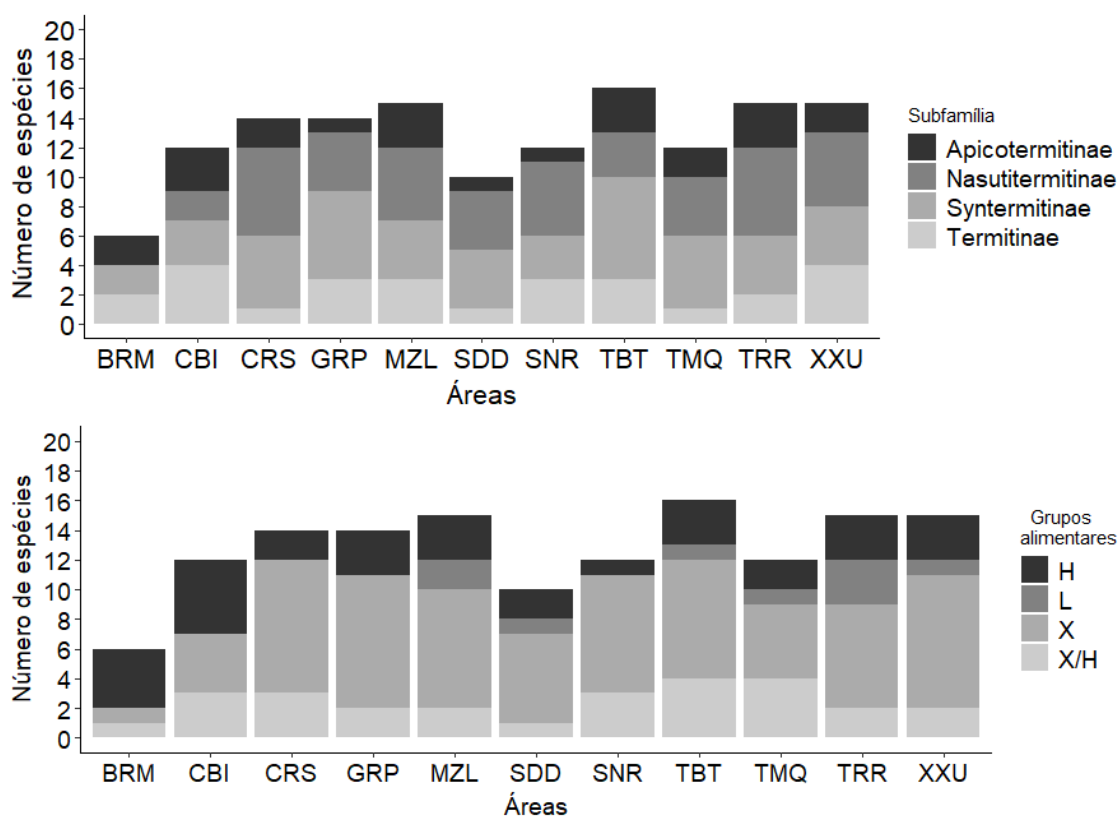
No total, foram inventariados 819 ninhos nas onze áreas amostradas, dos quais 590 foram considerados ativos (72%). Quarenta espécies de térmitas construtoras foram coletadas, pertencentes a família Termitidae e quatro de suas subfamílias: Apicotermatinae (6 spp., 175,6 ninhos/ha), Nasutitermitinae (16 spp., 109,0 ninhos/ha), Termitinae (6 spp., 209,0 ninhos/ha) e Syntermitinae (12 spp., 262,8 ninhos/ha) (Tabela 2.3). As espécies foram classificadas em cinco grupos alimentares, sendo 26 espécies xilófagas, sete humívoras, quatro xilófagas/humívoras, três consumidoras de serrapilheira (L) e um consumidor de microepífitas (Mi; Figura 2.3, Tabela 2.3).

A riqueza variou de 6 a 16 espécies construtoras, com uma média de  $12,8 \pm 2,9$  (sd) espécies por área, enquanto que a densidade média nas áreas variou de 30,8 a 109,0 ninhos ativos por hectare (considerando a soma dos seis transectos), com uma média de  $68,7 \pm 25,8$  ninhos/ha). As áreas com maior número de ninhos foram TBT (109,0 ninhos/ha), SNR (107,7 ninhos/ha) e TMQ (93,6 ninhos/ha), enquanto que SDD (30,8 ninhos/ha), XXU (42,3 ninhos/ha) e MZL (50,0 ninhos/ha) apresentaram as menores densidades.

As espécies *A. banksi* (147,4 ninhos/ha), *N. braziliensis* (128,2 ninhos/ha) e *E. neotenicus* (115,5 ninhos/ha) foram as mais abundantes, porém *N. braziliensis* não foi encontrada em todas as áreas, estando ausente em CRS, GRP, SDD e TMQ. Percebe-se que, exceto pela área MZL, a densidade de ninhos de uma a três espécies equivale sempre a mais que 40% da quantidade total de ninhos (Tabela 2.4). Por exemplo, em TMQ, que possui uma riqueza de 12 espécies, a abundância de ninhos de três espécies equivaleu a 82% do total de ninhos amostrados. Estes resultados são confirmados pelo baixo valor de correlação entre riqueza e densidade de ninhos, total ( $r=0,181$ ;  $p=0,593$ ), arborícolas

( $r=0,105$ ;  $p=0,758$ ) e epígeos ( $r=0,206$ ;  $p=0,544$ ).

Dentre os tipos de ninhos, 259 foram epígeos e 331 arborícolas. Foi possível observar que algumas espécies podem construir seus ninhos das duas formas, estas foram inseridas na planilha e análises de acordo com cada caso. No geral, foram 26 espécies construtoras de ninhos arborícolas, 8 espécies de ninhos epígeos e 6 de ambos os tipos. *E. neotenicus* e *N. braziliensis* são dois exemplos deste último, ambas são bastante abundantes e, em apenas algumas exceções, construíram ninhos arborícolas. Nos dois tipos de construção (arborícola e epígeo), houve espécies de todos os hábitos alimentares, exceto por espécies exclusivamente xilófagas, que não foram encontradas construindo ninhos epígeos.



**Figura 2.3** - Riqueza de espécies construtoras por subfamília de Termitidae e grupo alimentar em onze áreas de Floresta Amazônica brasileira. H = humívoro, L = consumidores de serrapilheira/folhas (*litter-feeders*), X = xilófago, X/H = interface xilófago/humívoro. Áreas de estudo: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), MZL (Margem direita do Rio Juruá), SDD (PARNA Serra do Divisor), SNR (Margens do Rio Sucunduri), TBT (REBIO do Rio Trombetas), TMQ (PARNA Montanhas do Tumucumaque), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi).

**Tabela 2.3** - Lista de espécies construtoras de ninhos conspícuos encontradas ao longo das 11 áreas de amostragem, distribuídas ao longo da Amazônia brasileira, densidade de ninhos por hectare encontrados em cada localidade, grupo alimentar (GA) e tipo de ninho (T). Áreas de amostragem: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), MZL (Margem direita do Rio Juruá), SDD (PARNA Serra do Divisor), SNR (Margens do Rio Sucunduri), TBT (REBIO do Rio Trombetas), TMQ (PARNA Montanhas do Tumucumaque), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá) e XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi). GA: X = xilófago, H = humívoro, X/H = interface xilófago/humívoro, L = *litter-feeders*, Mi = microepífitas. T: A = ninhos arborícolas, E=ninhos epígeos, A/E=espécie constrói ninhos dos dois tipos.

Subfamília/espécies	Localidades de amostragem											GA	T
	BRM	CBI	CRS	GRP	MZL	SDD	SNR	TBT	TMQ	TRR	XXU		
<b>APICOTERMITINAE</b>													
<i>Anoplotermes banksi</i> Emerson, 1925	23,1	10,3	2,6	1,3	5,1	9,0	43,6	19,2	17,9	12,8	2,6	H	A
<i>Anoplotermes parvus</i> Snyder, 1923	3,8				1,3							H	A
<i>Aparatermes</i> sp.		1,3	2,6					5,1	1,3			X/H	A
<i>Patawatermes nigripunctatus</i> (Emerson, 1925)										1,3		H	A
<i>Patawatermes turricola</i> (Silvestri, 1901)		3,8									1,3	H	A
<i>Ruptitermes arboreus</i> (Emerson, 1925)					3,8			1,3		1,3		L	A
<b>NASUTITERMITINAE</b>													
<i>Constrictotermes cavifrons</i> (Holmgren, 1910)					6,4	1,3	1,3	1,3		2,6	1,3	Mi	A
<i>Nasutitermes acangussu</i> Bandeira & Fontes, 1979											1,3	X	A
<i>Nasutitermes corniger</i> (Motschulsky, 1855)			2,6	2,6								X	A
<i>Nasutitermes ephratae</i> (Holmgren, 1910)		1,3		1,3								X	A
<i>Nasutitermes gaigei</i> Emerson, 1925									2,6			X	A
<i>Nasutitermes guayanae</i> (Holmgren, 1910)					1,3	1,3				1,3	1,3	X	A

<i>Nasutitermes macrocephalus</i> (Silvestri, 1903)								2,6					X	A
<i>Nasutitermes similis</i> Emerson, 1935	3,8		2,6					11,5	2,6	1,3		1,3	X	A
<i>Nasutitermes surinamensis</i> (Holmgren, 1910)		2,6						2,6	1,3	1,3		1,3	X	A
<i>Nasutitermes</i> sp. 1							3,8						X	A
<i>Nasutitermes</i> sp. 2		1,3			11,5							1,3	X	A
<i>Nasutitermes</i> sp. 3		3,8	1,3									1,3	X	A
<i>Nasutitermes</i> sp. 4					2,6								X	A
<i>Nasutitermes</i> sp. 5										1,3			X	A
<i>Rotunditermes braganinus</i> (Roonwal & Rathore, 1976)		3,8			3,8	1,3	2,6					1,3	X	A/E
<i>Rotunditermes rotundiceps</i> (Holmgren, 1906)		1,3										1,3	X	A/E
<b>SYNTERMITINAE</b>														
<i>Cornitermes bequaerti</i> Emerson, 1952				5,1		1,3			1,3				X	E
<i>Cornitermes ovatus</i> Emerson, 1952					1,3	1,3			1,3				X	E
<i>Cornitermes pilosus</i> Holmgren, 1906		1,3											X	E
<i>Cornitermes pugnax</i> Emerson, 1925				1,3								1,3	X	A
<i>Cornitermes villosus</i> Emerson, 1952				2,6					1,3				X	E
<i>Cornitermes weberi</i> Emerson, 1952			2,6										X	E
<i>Embriatermes neotenicus</i> (Holmgren, 1906)	6,4	7,7	28,2	12,8	1,3	9,0	11,5	12,8	3,8	17,9	3,8	X/H	A/E	
<i>Labiatermes labralis</i> (Holmgren, 1906)	3,8	3,8	3,8	2,6					5,1	1,3		H	A	
<i>Silvestritermes heyeri</i> (Wasmann, 1915)		2,6	3,8	1,3	1,3		2,6	5,1	16,7	2,6	5,1	X/H	A	
<i>Silvestritermes minutus</i> (Emerson, 1925)							6,4	6,4	42,3			X/H	A/E	
<i>Syntermes</i> cf. <i>chaquimayensis</i>											1,3	L	E	
<i>Syntermes molestus</i> (Burmeister, 1839)					2,6	1,3				1,3	1,3	1,3	L	E
<b>TERMITINAE</b>														
<i>Amitermes excellens</i> (Silvestri, 1923)	1,3							1,3			1,3	X	A	
<i>Microcerotermes indistinctus</i> Mathews,				34,6					9,0			X	A	

1977													
<i>Microcerotermes strunckii</i> (Sörensen, 1884)			3,8	1,3	1,3		2,6		2,6		1,3	X	A
<i>Neocapritermes braziliensis</i> (Snyder, 1926)	14,1	33,3			5,1		19,2	32,1		7,7	16,7	X	A/E
<i>Termes ayri</i> Bandeira & Cancellato, 1992		1,3			1,3	1,3				1,3		H	A/E
<i>Termes medioculatus</i> Emerson, 1949	5,1	3,8		1,3				3,8			1,3	H	E
<b>Total Geral</b>	56,4	74,4	64,1	71,8	50,0	30,8	107,7	109,0	93,6	56,4	42,3	-	
	<b>BRM</b>	<b>CBI</b>	<b>CRS</b>	<b>GRP</b>	<b>MZL</b>	<b>SDD</b>	<b>SNR</b>	<b>TBT</b>	<b>TMQ</b>	<b>TRR</b>	<b>XXU</b>		

**Tabela 2.4** – Densidade por hectare (Dens/ha), riqueza de espécies (Riq), índice de Equitabilidade de Pielou (Eq) e porcentagem das espécies mais abundantes de cada uma das 11 áreas de amostragem: BRM (BR 319), CBI (PARNA do Jaú/PE do Rio Negro Setor Norte), CRS (PE do Cristalino), GRP (REBIO do Gurupi), MZL (Margem direita do Rio Juruá), SDD (PARNA Serra do Divisor), SNR (Margens do Rio Sucunduri), TBT (REBIO do Rio Trombetas), TMQ (PARNA Montanhas do Tumucumaque), TRR (Margem esquerda do Rio Juruá), XXU (RESEX Baixo Rio Branco-Jauaperi), assim como seus respectivos grupos alimentares. H - humívoro, X - xilófago, X/H - interface xilófago/humívoro.

Áreas	Dens/ ha	Riq	Eq	Espécies mais abundantes (% de densidade)						
				H	X	X/H	X	X	X/H	X/H
				<i>A. banksi</i>	<i>N. braziliensis</i>	<i>E. neotenicus</i>	<i>M. indistinctus</i>	<i>Nasutitermes</i> . sp. 9	<i>S.</i> <i>minutus</i>	<i>S. heyeri</i>
BRM	56,4	6	0,86	40,9%	25,0%					
CBI	74,4	12	0,76		44,8%					
CRS	64,1	14	0,79			44,0%				
GRP	71,8	14	0,69			17,9%	48,2%			
MZL	50,0	15	0,89					23,1%		
SDD	30,8	10	0,83	29,2%		29,2%				
SNR	107,7	12	0,75	40,5%	17,9%					
TBT	109,0	16	0,81		29,4%	11,8%				
TMQ	93,6	12	0,67	19,2%					45,2%	17,8%

TRR	56,4	15	0,78	22,7%		31,8%
XXU	42,3	15	0,80		39,4%	

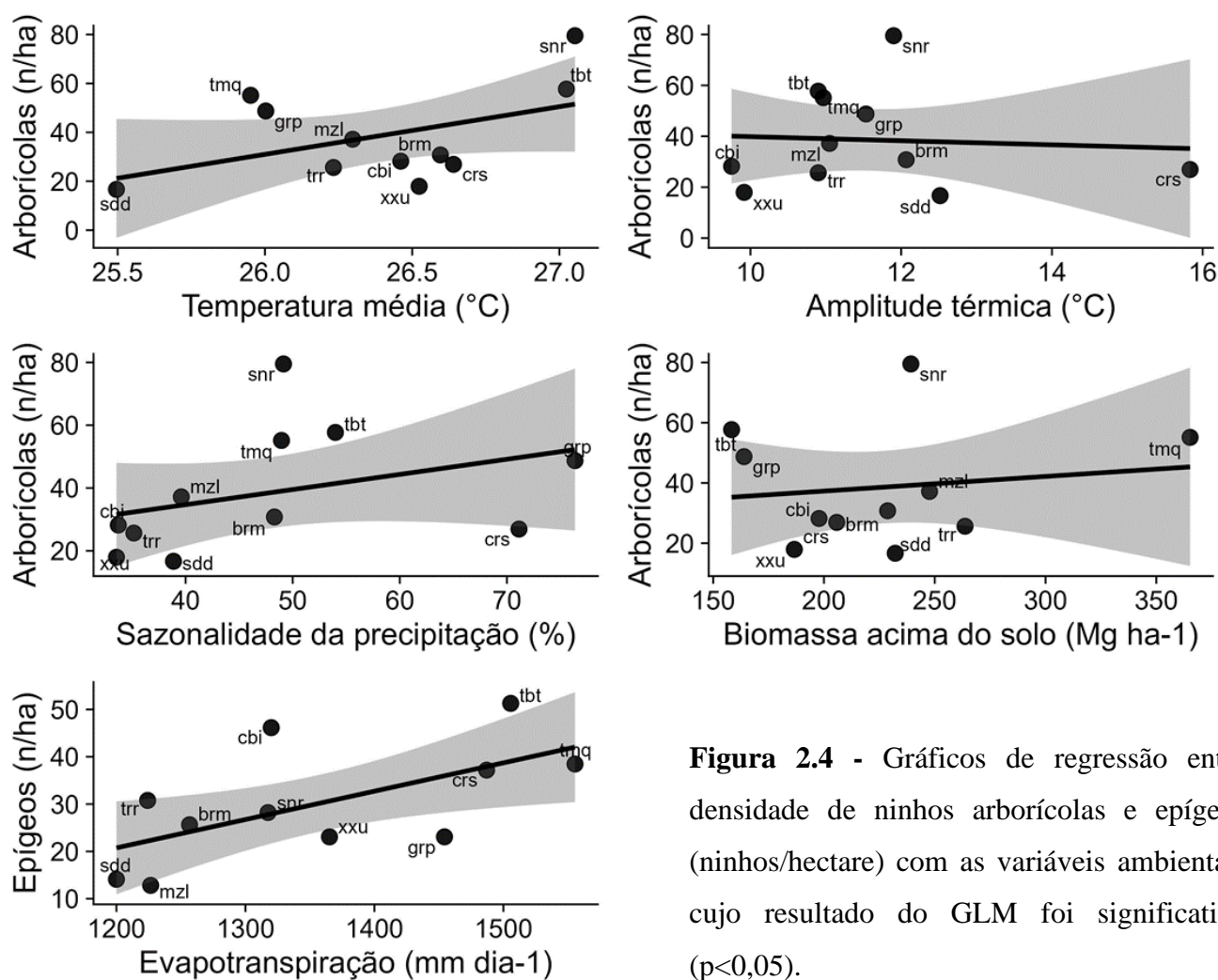
### 2.3.1. Influência das variáveis preditoras na densidade de ninhos e riqueza de espécies construtoras

A densidade total de ninhos se relacionou significativamente a temperatura média anual, amplitude térmica, sazonalidade da precipitação e biomassa (Tabela 2.5). Quando dividida em densidade de ninhos arborícolas e epígeos, as relações foram: densidade de ninhos epígeos relacionou-se positiva e significativamente com evapotranspiração (-0,10;  $p < 0,001$ ), enquanto que a densidade de ninhos arborícolas relacionou-se às mesmas variáveis da densidade total, temperatura média anual (1,17;  $p < 0,001$ ), amplitude térmica (-0,22;  $p = 0,01$ ), sazonalidade da precipitação (0,04;  $p < 0,001$ ) e biomassa (0,01;  $p < 0,001$ ), das quais apenas a relação com amplitude térmica foi negativa. A riqueza de espécies não foi significativamente relacionada a nenhuma das variáveis avaliadas.

**Tabela 2.5** - Resultados dos modelos lineares generalizados (GLM's) com riqueza de espécies construtoras de ninhos conspícuos e densidade ninhos por hectare: total, arborícolas e epígeos, com base nos dados obtidos em 11 áreas de Floresta Amazônica.

Variável resposta	Variáveis preditoras	Coefficiente	Erro padrão	Z	P
<b>Densidade total</b>	Intercepto	-15,02	3,936	-3,815	<0,001*
	Temperatura média (°C)	0,700	0,177	3,956	<0,001*
	Amplitude térmica (°C)	-0,143	0,044	-3,230	0,001*
	Saz. da precipitação (%)	0,018	0,006	2,868	<0,004*
	Solo (soma de bases)				
	log(comol/kg)	0,126	0,455	0,278	0,781
	Evapotranspiração (mm dia <sup>-1</sup> )	0,000	0,001	0,696	0,489
	Biomassa (Mg ha <sup>-1</sup> )	0,003	0,001	3,468	<0,001*
<b>Densidade arborícolas</b>	Intercepto	-22,750	5,226	-4,352	<0,001*
	Temperatura média (°C)	1,057	0,233	4,529	<0,001*
	Amplitude térmica (°C)	-0,275	0,062	-4,472	<0,001*
	Saz. da precipitação (%)	0,042	0,009	4,876	<0,001*
	Solo (soma de bases)				
	log(comol/kg)	0,403	0,605	-1,772	0,505
	Evapotranspiração (mm dia <sup>-1</sup> )	-0,001	0,001	0,667	0,076
	Biomassa (Mg ha <sup>-1</sup> )	0,006	0,001	4,856	<0,001*
<b>Densidade epígeos</b>	Intercepto	-6,728	5,986	-1,124	0,261
	Temperatura média (°C)	0,224	0,271	0,827	0,408
	Amplitude térmica (°C)	0,026	0,066	0,399	0,690

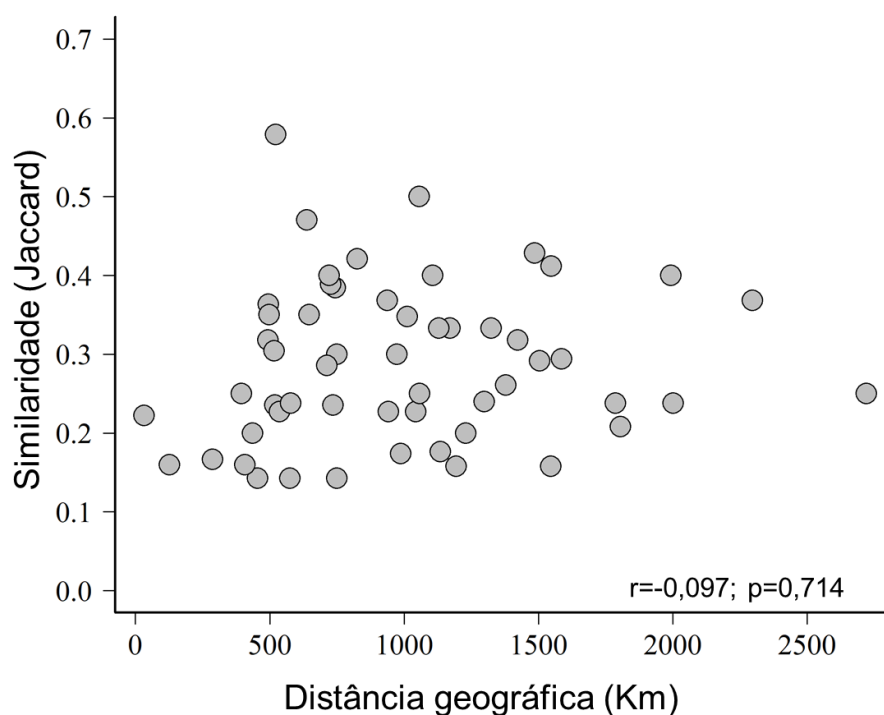
<b>Riqueza de espécies construtoras</b>	Saz. da precipitação (%)	-0,011	0,010	-1,110	0,267
	Solo (soma de bases)	-0,407	0,695	-0,585	0,558
	log(comol/kg)				
	Evapotranspiração (mm dia <sup>-1</sup> )	0,003	0,001	3,002	<b>0,003*</b>
	Biomassa (Mg ha <sup>-1</sup> )	-0,000	0,001	-0,079	0,937
	Intercepto	-6,563	7,638	-0,859	0,390
	Temperatura média (°C)	0,473	0,355	1,334	0,182
	Amplitude térmica (°C)	-0,067	0,082	-0,814	0,416
	Saz. da precipitação (%)	-0,010	0,012	-0,848	0,397
	Solo (soma de bases)				
	log(comol/kg)	-0,000	0,001	-0,389	0,697
	Evapotranspiração (mm dia <sup>-1</sup> )	1,793	1,038	1,727	0,084
	Biomassa (Mg ha <sup>-1</sup> )	-0,002	0,002	-1,106	0,269



**Figura 2.4** - Gráficos de regressão entre densidade de ninhos arborícolas e epígeos (ninhos/hectare) com as variáveis ambientais cujo resultado do GLM foi significativo ( $p < 0,05$ ).

### 2.3.2. Influência das variáveis preditoras na composição de espécies

Não houve relação entre a similaridade da composição das comunidades das áreas com a distância geográfica. A decomposição da diversidade beta foi de 71,13 (Jaccard), sendo 63,88 equivalentes a *turnover* e 7,25 a aninhamento. O resultado do teste de Mantel avaliando a relação entre a similaridade e a distância geográfica não foi significativo ( $r = -0,097$ ,  $p = 0,714$ ) (Figura 2.5).

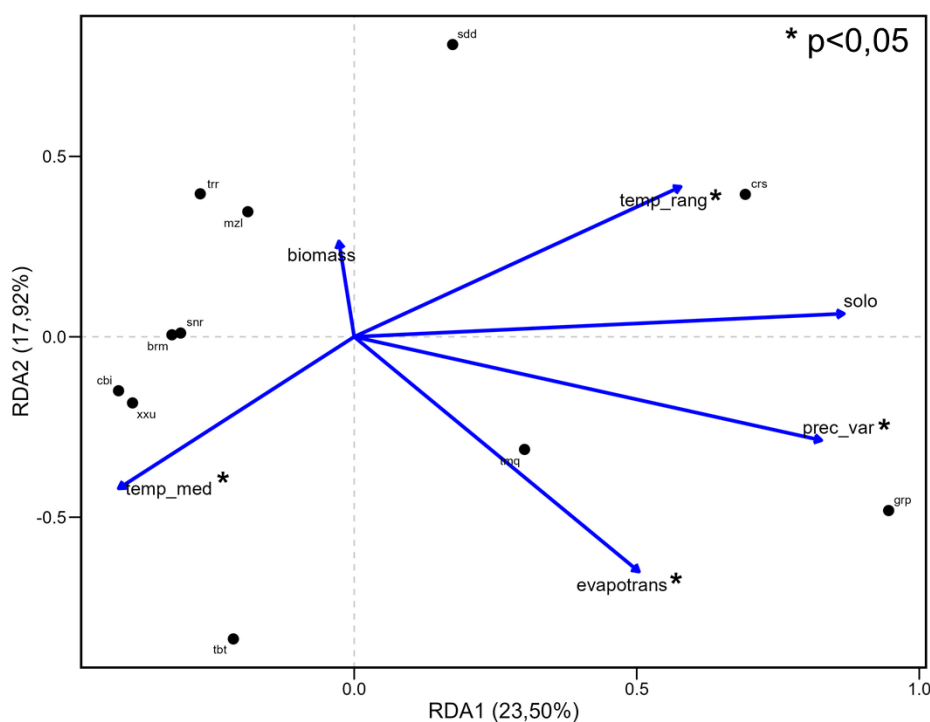


**Figura 2.5** - Decaimento da similaridade entre as comunidades com o aumento da distância geográfica com dados de comunidades de térmitas construtores de ninhos conspícuos em 11 áreas de Floresta Amazônica brasileira.

Na relação entre a matriz de composição e a matriz de variáveis ambientais, avaliada através de RDA, o primeiro eixo da análise representou aproximadamente 23,50% e o segundo 17,92% dos dados. O modelo foi significativo ( $F = 2,070$ ;  $p = 0,001$ ), com um  $R^2$  ajustado de 39,09% (porcentagem de explicação). O primeiro eixo da RDA foi o único significativo ( $F=3,859$ ;  $p=0,001$ ). Quando analisado o efeito de cada uma das variáveis sobre a matriz da comunidade, tivemos um efeito significativo da temperatura média anual ( $F=1,883$ ;  $p=0,022$ ), amplitude térmica ( $F=2,423$ ;  $p=0,003$ ), sazonalidade da precipitação ( $F=3,175$ ;  $p=0,003$ ) e evapotranspiração ( $F=1,932$ ;  $p=0,033$ ) (Tabela 2.6; Figura 2.6).

**Tabela 2.6** - Resultados da análise de redundância (RDA) avaliando a relação entre as mudanças na composição das comunidades e as variáveis preditoras de 11 áreas de Floresta Amazônica.

Variável resposta	Variáveis preditoras	Df	Variância	F	Pr(>F)
<b>Composição</b>	Temperatura média (°C)	1	0,054	1,883	<b>0,022*</b>
	Amplitude térmica (°C)	1	0,070	2,423	<b>0,009*</b>
	Saz. da precipitação (%)	1	0,092	3,175	<b>0,003*</b>
	Solo (soma de bases (log(comol/kg))	1	0,040	1,932	0,172
	Evapotranspiração (mm dia-1)	1	0,056	1,372	<b>0,033*</b>
	Biomassa (Mg ha-1)	1	0,047	1,633	0,077
	Resíduos	4	0,115	-	-



**Figura 2.6** - Análise de Redundância (RDA) entre a composição de térmitas de 11 áreas da Amazônia brasileira, com base na matriz de *Bray-Curtis*, e as variáveis preditoras analisadas: temperatura média anual (temp\_med), biomassa acima do solo (biomass), amplitude térmica anual (temp\_rang), soma de bases do solo (solo), sazonalidade da precipitação (prec\_var) e evapotranspiração potencial (evapotrans). Apenas as variáveis referentes a biomassa e solo não foram significativas na análise ( $p > 0,05$ ).

## 2.4. Discussão

Os ninhos conspícuos são a forma mais fácil de conseguirmos visualizar os térmitas em seu ambiente natural, tendo em vista os hábitos crípticos da sua sociedade. A diversidade e densidade dessas estruturas podem ser fruto de vários fatores, mas muitas das informações presentes na literatura referem-se apenas a estudos em escala local e/ou em áreas de savana, muitas vezes apenas com espécies construtoras de montículo (Ackerman *et al.*, 2007; Leite *et al.*, 2011; Muvengwi *et al.*, 2016; Vasconcellos *et al.*, 2008). Através de um protocolo direcionado ao levantamento de ninhos conspícuos de térmitas, aplicado em 11 áreas de Floresta Amazônica brasileira, foram encontrados 590 ninhos ativos e 40 espécies construtoras. Diferentes variáveis explicaram a densidade de ninhos epígeos e arborícolas, relacionadas ao clima e disponibilidade de recursos (biomassa). A riqueza de espécies construtoras não foi explicada por nenhuma variável analisada e mudanças na composição se deram principalmente em resposta à sazonalidade da precipitação e amplitude térmica.

A densidade total de ninhos/ha se relacionou significativamente à temperatura média, amplitude térmica, sazonalidade da precipitação e biomassa acima do solo. Como esperado, as relações foram diferentes de acordo com o tipo de ninho. A densidade de ninhos arborícolas se relacionou, de forma mais forte, às mesmas variáveis da densidade total. Enquanto que a densidade de ninhos epígeos foi influenciada pela evapotranspiração potencial. Esses resultados destacam a importância de avaliarmos essas estruturas considerando classificações que possam refletir características das espécies construtoras, e seus respectivos ninhos. No entanto, a classificação utilizada ainda é simples e possui limitações, dado que muitas informações importantes não são consideradas. Por exemplo, a composição do ninho (Fuller; Postava-Davignon, 2014; Siebers *et al.*, 2015), o grupo alimentar (Donovan; Eggleton; Bignell, 2001) e o local de forrageio da espécie construtora poderiam, juntos, dar mais indícios de como eles afetam e são afetados pelo ambiente.

A depender do substrato onde os ninhos são construídos, estes podem sofrer diferentes pressões seletivas do ambiente. Por exemplo, temperatura e umidade são diferentes ao longo do estrato vertical da floresta (Hardwick *et al.*, 2015) e, com isso, ninhos que estão localizados nos estratos mais altos podem aquecer e secar mais rápido (Woon *et al.*, 2019). Por outro lado, ninhos situados diretamente no solo estão propensos a problemas como o encharcamento do solo, por exemplo. Por conta dessas diferenças,

era esperado que ninhos arborícolas fossem mais relacionados a variáveis que influenciam o microclima das florestas, como variáveis climáticas (Hardwick *et al.*, 2015; Jucker *et al.*, 2018), e que ninhos epígeos se relacionassem mais a características do solo. Cancelli *et al.* (2014) levantaram a hipótese de que a ocorrência de ninhos epígeos pode ser influenciada pelo grau de fechamento do dossel e/ou pela intensidade que a luz solar atinge o nível do solo.

Como dito anteriormente, a densidade de ninhos arborícolas foi significativamente influenciada pela temperatura média, amplitude térmica, sazonalidade da precipitação e biomassa. Das quais as duas primeiras possuíram um maior efeito, e apenas a relação com amplitude térmica foi negativa. Além da influência direta das variáveis climáticas no ambiente externo aos ninhos, temperatura e precipitação estão diretamente relacionadas a produtividade primária dos ecossistemas, que interfere na disponibilidade e variedade de recursos para os organismos (Clarke; Gaston, 2006; Wright, 1983). Na Austrália, um maior número de montículos foi observado em climas mais quentes e úmidos, enquanto que a disponibilidade de recursos definiu os padrões de distribuição de guildas alimentares (Wijas; Lim; Cornwell, 2022). Tais recursos podem ser utilizados com fim alimentar ou de nidificação pelos térmitas (Gonçalves *et al.*, 2005), então uma maior disponibilidade dos mesmos, aqui representada pelos valores de biomassa acima do solo, implica em ambientes com maior capacidade de suporte para mais térmitas (Davies *et al.*, 2014).

As taxas de evapotranspiração potencial, que foram significativamente relacionadas a densidade de ninhos epígeos, dependem de muitos fatores, como radiação solar, umidade relativa, características da paisagem, entre outros (Zomer; Xu; Trabucco, 2022). Essa variável é uma medida de disponibilidade de água no ambiente (Clarke; Gaston, 2006) e também é utilizada como *proxy* de energia do ecossistema (Cancelli *et al.*, 2014). Para os animais, energia disponível consiste na produção de itens alimentares, mas, em muitos casos, é difícil conseguir quantificar isso diretamente, então medidas indiretas são feitas, também como uma forma de inferir sobre produção e variedade de recursos (Wright, 1983). Na Floresta Atlântica, precipitação, temperatura e evapotranspiração potencial foram as principais variáveis a explicar o gradiente latitudinal de riqueza de espécies de térmitas, e as duas últimas também foram significativamente relacionadas a riqueza de espécies interface xilófagos/humívoros (Cancelli *et al.*, 2014).

Os construtores de ninhos epígeos, neste estudo, foram em sua maioria xilófagos, consumidores de serrapilheira/folhas/grama e interface xilófagos/humívoros. Poucos

foram exclusivamente húmívoros, o que pode ter influenciado a ausência de uma possível relação com a variável edáfica avaliada, que é um *proxy* de concentração de nutrientes na superfície do solo (Zuquim *et al.*, 2023). Nesse caso, é possível que características do solo que não foram avaliadas, como concentração de areia, argila e silte, possam ser mais importantes para entender os padrões de densidade de ninhos epígeos, dado que estas interferem diretamente na estabilidade das construções (Jouquet *et al.*, 2016; Pequeno *et al.*, 2015). A granulometria, assim como a composição química do solo (teor de fósforo, Ca, Mg e pH) são variáveis conhecidas por influenciar a densidade de ninhos (Ernesto, 2018; Leite *et al.*, 2011; Muvengwi *et al.*, 2016; Pequeno *et al.*, 2015) e a comunidade de térmitas, no geral (Dambros *et al.*, 2016).

Aproximadamente 52% da densidade de ninhos das áreas foi representada por uma a três espécies, as quais variaram ao longo das diferentes localidades, atingindo de 23 a 82% do total de ninhos. Essa maior “dominância” de algumas espécies é comum em vários ambientes e já foi reportada em outros ecossistemas (Davies *et al.*, 2014; Ernesto, 2018; Moura, 2012; Vasconcellos *et al.*, 2008). Esse padrão de dominância teve como consequência a fraca relação entre riqueza de espécies construtoras e densidade de ninhos. Considerando isso, era esperado que variáveis que se relacionam à heterogeneidade ambiental influenciassem a riqueza de espécies construtoras, mas não necessariamente a densidade de ninhos. Isto porque uma maior heterogeneidade permite a coexistência de um maior número de táxons, implicando em uma maior riqueza de espécies (Stein; Gerstner; Kreft, 2014). Enquanto que, maiores densidades podem estar relacionadas a características do ambiente que favoreçam espécies dominantes (Wittebolle *et al.*, 2009). No entanto, nenhuma variável avaliada explicou os valores de riqueza de espécies observados neste estudo.

Assim como a riqueza e identidade das espécies, a distribuição das abundâncias é um fator importante para entender a biodiversidade e pode afetar a relação biodiversidade-funcionamento do ecossistema (Fetzer *et al.*, 2015; Storch; Bohdalková; Okie, 2018). Comunidades mais ricas apresentam maior probabilidade de possuírem espécies com diferentes traços funcionais (Fetzer *et al.*, 2015) e apresentarem diferentes taxas de sobrevivência frente às pressões de seleção (Setälä; Berg; Jones, 2005). Em contrapartida, comunidades que, inicialmente, apresentam abundâncias muito desiguais entre as espécies, podem ter menor estabilidade funcional frente a um estresse seletivo, o que pode ser minimizado quando a espécie dominante em questão é resistente ou favorecida pelo estresse (Wittebolle *et al.*, 2009). Dessa forma, elevadas densidades de ninhos de algumas

espécies, as quais podem estar relacionadas ao tamanho dos ninhos (Davies *et al.*, 2014; Martius, 1994a; Pequeno *et al.*, 2015), também podem refletir uma maior adaptação ambiental das espécies (Setälä; Berg; Jones, 2005; Woon *et al.*, 2019).

Os ninhos são construídos de forma a atuar minimizando o impacto do ambiente externo, mas, ainda assim, as variações macro e microclimáticas têm influência em seu ambiente interno (Fuller; Postava-Davignon, 2014) e, conseqüentemente, em seu estabelecimento. Mudanças na composição das comunidades podem estar associadas à vários fatores, desde capacidade de dispersão dos organismos, até às diferentes capacidades de adaptação de cada espécie, fazendo com que o ambiente exerça um papel importante de seleção (Padial *et al.*, 2014). As mudanças de composição entre as 11 comunidades de térmitas construtores de ninhos não sofreram influência da distância geográfica, mas sim de variáveis climáticas, principalmente sazonalidade da precipitação e amplitude térmica.

Tanto sazonalidade da precipitação quanto amplitude térmica são variáveis que indicam heterogeneidade ambiental (Stein; Kreft, 2015) e são utilizadas para testar hipóteses de estabilidade ambiental, que argumenta que um menor número de espécies é adaptado a locais que apresentam maior variação (Costa *et al.*, 2007), como uma sazonalidade mais marcante. Em áreas mais secas, como savana, baixos níveis de precipitação levam a baixos níveis de disponibilidade de água e limitam o desenvolvimento de montículos (Wijas; Lim; Cornwell, 2022). Embora na Amazônia as chuvas sejam muito abundantes, elas não se distribuem temporal e espacialmente de forma uniforme (Stoli, 1985). Sendo assim, podem haver mudanças importantes na disponibilidade de água ao longo do ano, devido a sazonalidade da temperatura e precipitação (Malhi; Wright, 2004), o que pode ser traduzido em estresse ambiental para algumas espécies (Costa *et al.*, 2007).

O *turnover* observado entre as diferentes comunidades foi de 62,3, aproximadamente 26,2% menor do que o apresentado considerando a diversidade total de térmitas (Capítulo 1). Valores elevados de *turnover* não eram esperados, dado que muitas espécies construtoras aparentemente são comuns não apenas ao longo da Amazônia, mas também da Floresta Atlântica, como é o caso de *E. neotenicus*, *L. labralis*, *A. banksi*, *S. heyeri*, *N. gaigei*, *N. macrocephalus*, *N. corniger*, *N. ephratae*, *Microcerotermes* spp., entre outras (Vasconcellos, 2010; Vasconcellos *et al.*, 2023). Algumas delas são encontradas inclusive em áreas de semiárido, com vegetação de Caatinga, como é o caso de *Microcerotermes* spp. (Vasconcellos *et al.*, 2010), indicando que estas podem suportar uma variação

ambiental muito ampla. É possível que haja um número ainda maior de térmitas construtores, que não foram registrados nos transectos (o que poderia diminuir ainda mais o valor do *turnover* entre as comunidades). Estudos anteriores realizados em florestas tropicais úmidas mostram que o número de espécies construtoras de ninhos conspícuos pode equivaler a cerca de 30% do total de espécies coletado nas áreas (Bandeira; Vasconcellos, 2002; Constantino, 1992).

Os padrões de distribuição dos ninhos encontrados, neste e em outros estudos, e relações que apresentam podem ser influenciados por vários aspectos. Como, por exemplo, a espécie construtora, escala espacial, variáveis ambientais avaliadas e tipo de ambiente estudado (Davies *et al.*, 2014; Muvengwi *et al.*, 2016), além de competição intra e interespecífica (Muvengwi *et al.*, 2016; Pequeno; Pantoja, 2012) e disponibilidade de recurso (Leponce; Roisin; Pasteels, 1995). A depender das condições do ambiente, por exemplo, os ninhos podem variar em estrutura, tamanho, densidade e área onde são construídos (Fagundes; Ordonez; Yaghoobian, 2020; Korb; Linsenmair, 1998; Plaza; Carrijo; Canello, 2014). Nesse estudo, a riqueza total variou de 6 a 16 spp. entre as localidades, sendo uma maior parcela representada por espécies que constroem ninhos arborícolas. A densidade de ninhos foi de 31 a 109 ninhos por hectare, o que ainda pode estar um pouco abaixo de valores de densidade encontrados anteriormente em algumas áreas de Amazônia (Ackerman *et al.*, 2007; Martius, 1994a; Martius, 1994b).

O protocolo de densidade de ninhos utilizado nas áreas de amostragem foi aplicado anteriormente em áreas de Caatinga, Brejo de Altitude e Mata Atlântica (Ernesto, 2018; Moura, 2012). E a distribuição das áreas de amostragem ao longo da Amazônia possibilitou que fossem inventariados ambientes localizados em seis interflúvios, com diferentes histórias geológicas (Silva; Garda, 2016; Silva; Rylands; Fonseca, 2005), e capturando um gradiente climático considerável. Dessa forma, esse desenho amostral nos permite avaliar as interações em uma larga escala espacial, buscando identificar relações que podem influenciar direta ou indiretamente as condições internas dos ninhos e seu estabelecimento.

Nossos resultados mostraram que, em uma escala regional amazônica, o padrão de densidade dos ninhos conspícuos de térmitas é representado, em sua maior parte, por poucas espécies. O mesmo é influenciado principalmente por variáveis climáticas e disponibilidade de recurso, com diferentes relações de acordo com o tipo de ninho (epígeo e arborícola). Nenhuma variável preditora analisada explicou a riqueza de espécies, e mudanças na composição foram explicadas pelas variáveis temperatura média,

evapotranspiração, sazonalidade da precipitação e amplitude térmica. Das quais, estas duas últimas foram as de maior efeito. Fatores como temperatura e precipitação, e outras variáveis fortemente relacionadas a elas, podem estabelecer os principais limites na distribuição das espécies (Currie *et al.*, 2004). Variações nesses fatores podem influenciar não apenas a existência de determinadas espécies nas comunidades, como também sua abundância, de forma direta e indireta, tendo em vista as diferentes capacidades de adaptação das espécies e a relação que tais fatores têm com entrada de energia no ambiente e disponibilidade de recursos (Costa *et al.*, 2007).

### Referências bibliográficas

- ACKERMAN, I. L. *et al.* The impact of mound-building termites on surface soil properties in a secondary forest of Central Amazonia. **Applied Soil Ecology**, [S. l.], v. 37, n. 3, p. 267–276, 2007.
- APTROOT, A.; CÁCERES, M. E. da S. New lichen species from termite nests in rainforest in Brazilian Rondônia and adjacent Amazonas. **The Lichenologist**, [S. l.], v. 46, n. 3, p. 365–372, 12 maio 2014.
- BANDEIRA, A. G.; VASCONCELLOS, A. A quantitative survey of termites in a gradient of disturbed highland forest in northeastern Brazil (Isoptera). **Sociobiology**, [S. l.], v. 39, n. 3, p. 429–439, 2002.
- BARTÓN, K. **MuMIn: Multi-Model Inference**. [S. l.: s. n.], 22 jun. 2024. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>. Acesso em: 2 jul. 2024.
- BIGNELL, D. E.; EGGLETON, P. Termites in Ecosystems. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (org.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 363–387. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9\\_17](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_17). Acesso em: 1 jul. 2024.
- BORGES, S. H.; DA SILVA, J. M. C. A new area of endemism for Amazonian birds in the Rio Negro Basin. **Wilson Journal of Ornithology**, [S. l.], v. 124, n. 1, p. 15–23, 2012.
- BOURGUIGNON, T. *et al.* Influence of soil properties on soldierless termite distribution. **PLoS ONE**, [S. l.], v. 10, n. 8, p. e0143776, 2015.
- CANCELLO, E. M. *et al.* Latitudinal Variation in Termite Species Richness and Abundance along the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. **Biotropica**, [S. l.], v. 46, n. 4, p. 441–450, 2014.
- CLARKE, A.; GASTON, K. J. Climate, energy and diversity. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 273, n. 1599, p. 2257–2266, 2006.
- CONSTANTINO, R. Abundance and diversity of termites (Insecta: Isoptera) in two sites of primary rain forest in Brazilian Amazonia. **Biotropica**, [S. l.], v. 24, n. 3, p. 420–430, 1992.
- CONSTANTINO. An illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. **Zootaxa**, [S. l.], v. 67, n. 1, p. 1–40, 29 ago. 2002.
- COSTA, G. C. *et al.* Squamate richness in the Brazilian Cerrado and its environmental–climatic

- associations. **Diversity and Distributions**, [S. l.], v. 13, n. 6, p. 714–724, 14 nov. 2007.
- CURRIE, D. J. *et al.* Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 7, n. 12, p. 1121–1134, dez. 2004.
- DA SILVA *et al.* **Análises ecológicas no R**. Recife, PE: Nupeea, 2022. v. 1.
- DAMBROS, C. S. *et al.* Association of Ant Predators and Edaphic Conditions with Termite Diversity in an Amazonian Rain Forest. **Biotropica**, [S. l.], v. 48, n. 2, p. 237–245, 2016.
- DAVIES, A. B. *et al.* Spatial variability and abiotic determinants of termite mounds throughout a savanna catchment. **Ecography**, [S. l.], v. 37, n. 9, p. 852–862, 2014.
- DAVIES, A. B.; BALDECK, C. A.; ASNER, G. P. Termite mounds alter the spatial distribution of African savanna tree species. **Journal of Biogeography**, [S. l.], v. 43, n. 2, p. 301–313, fev. 2016.
- DONOVAN, S. E.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. E. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. **Ecological Entomology**, [S. l.], v. 26, n. 4, p. 356–366, 2001.
- ERNESTO, M. V. **Influência de fatores ambientais e espaciais sobre as taxocenoses e ninhos conspícuos de térmitas (Blattodea: Isoptera) em um gradiente longitudinal**. 2018. Tese – Universidade Federal da Paraíba, 2018. Disponível em: <https://repositorio.ufpb.br>. Acesso em: 9 jul. 2024.
- ETTEMA, C. H.; WARDLE, D. A. Spatial soil ecology. **Trends in ecology & evolution**, [S. l.], v. 17, n. 4, p. 177–183, 2002.
- FAGUNDES, T. M.; ORDONEZ, J. C.; YAGHOUBIAN, N. How the thermal environment shapes the structure of termite mounds. **Royal Society Open Science**, [S. l.], v. 7, n. 1, p. 191332, 15 jan. 2020.
- FETZER, I. *et al.* The extent of functional redundancy changes as species' roles shift in different environments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [S. l.], v. 112, n. 48, p. 14888–14893, 17 dez. 2015.
- FICK, S. E.; HIJMAN, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, [S. l.], v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 15 out. 2017.
- FULLER, C. A.; POSTAVA-DAVIGNON, M. Termites like it hot and humid: the ability of arboreal tropical termites to mediate their nest environment against ambient conditions. **Ecological Entomology**, [S. l.], v. 39, n. 2, p. 253–262, 10 abr. 2014.
- GARDA, A. A. *et al.* Microhabitat Variation Explains Local-scale Distribution of Terrestrial Amazonian Lizards in Rondônia, Western Brazil. **Biotropica**, [S. l.], v. 45, n. 2, p. 245–252, 26 mar. 2013.
- GONÇALVES, T. T. *et al.* Effect of tree size and growth form on the presence and activity of arboreal termites (Insecta: Isoptera) in the Atlantic Rain Forest. [S. l.], 2005.
- HARDWICK, S. R. *et al.* The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: Forest disturbance drives changes in microclimate. **Agricultural and Forest Meteorology**, [S. l.], v. 201, p. 187–195, 15 fev. 2015.
- HARTIG, F.; LOHSE, L. **DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level /**

**Mixed) Regression Models.** [S. l.: s. n.], 8 set. 2022. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/index.html>. Acesso em: 2 jul. 2024.

JOUQUET, P. *et al.* Influence of soil pedological properties on termite mound stability. **Geoderma**, [S. l.], v. 262, p. 45–51, 15 jan. 2016.

JUCKER, T. *et al.* Canopy structure and topography jointly constrain the microclimate of human-modified tropical landscapes. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 24, n. 11, p. 5243–5258, 23 nov. 2018.

KORB, J. Termite Mound Architecture, from Function to Construction. In: BIGNELL, D. E.; ROISIN, Y.; LO, N. (org.). **Biology of Termites: a Modern Synthesis**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. p. 349–373. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4\\_13](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4_13).

KORB, J.; LINSSENMAIR, K. E. The effects of temperature on the architecture and distribution of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mounds in different habitats of a West African Guinea savanna. **Insectes Sociaux**, container-title: Insectes socvolume: 45, v. 45, p. 51–65, 1998.

LANG, N. *et al.* A high-resolution canopy height model of the Earth. **Nature Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 7, n. 11, p. 1778–1789, 28 set. 2023.

LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, [S. l.], v. 129, n. 2, p. 271–280, 1 out. 2001.

LEITE, G. L. D. *et al.* Factors affecting *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae) nesting on *Caryocar brasiliense* trees in the Brazilian savanna. **Sociobiology**, [S. l.], v. 57, n. 1, p. 165, 2011.

LEPONCE, M.; ROISIN, Y.; PASTEELS, J. M. Environmental Influences on the Arboreal Nesting Termite Community in New Guinean Coconut Plantations. **Environmental Entomology**, [S. l.], v. 24, n. 6, p. 1442–1452, 1 dez. 1995.

LIAO, Z. *et al.* Woody vegetation cover, height and biomass at 25-m resolution across Australia derived from multiple site, airborne and satellite observations. **International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation**, [S. l.], v. 93, p. 102209, dez. 2020.

MALHI, Y.; WRIGHT, J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, [S. l.], v. 359, n. 1443, p. 311–329, 29 mar. 2004.

MARTIUS, C. Diversity and ecology of termites in Amazonian forests. **Pedobiologia**, [S. l.], v. 38, n. 5, p. 407–428, 1994a.

MARTIUS, C. Termite nests as structural elements of the Amazon floodplain forest. **Andrias**, [S. l.], v. 13, p. 137, 1994b.

MCGILL, B. J. *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 21, n. 4, p. 178–185, abr. 2006.

MOURA, F. M. da S. **Diversidade de cupins (Insecta, Isoptera) em brejos de altitude: variação espacial, influência de fatores ambientais e similaridade com domínios morfoclimáticos brasileiros**. 2012. Universidade Federal da Paraíba, 2012. Disponível em: <https://repositorio.ufpb.br>. Acesso em: 9 jul. 2024.

MUVENGWI, J. *et al.* Pulsing hydrology and topography determine the structure and spatial

distribution of *Cubitermes* mounds in a savanna ecosystem. **CATENA**, [S. l.], v. 145, p. 99–106, out. 2016.

MUVENGWI, J.; WITKOWSKI, E. T. F. Cascading effects of termite mounds in African savannas. **New Zealand Journal of Botany**, [S. l.], v. 58, n. 3, p. 167–193, 2 jul. 2020.

NOIROT, C. Formation of Castes in the Higher Termites. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. (org.). **Biology of Termites**. New York: Academic Press, 1969. v. 1, p. 311–350.

NOIROT; DARLINGTON, J. P. E. C. Termite Nests: Architecture, Regulation and Defence. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (org.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 121–139. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9\\_6](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_6). Acesso em: 6 jul. 2024.

O'DONNELL, M. S.; IGNIZIO, D. A. **Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States**, n. 2327–638X. [S. l.]: US Geological Survey, 2012.

OMETTO, J. P. *et al.* A biomass map of the Brazilian Amazon from multisource remote sensing. **Scientific Data**, [S. l.], v. 10, n. 1, p. 668, 30 set. 2023.

PADIAL, A. A. *et al.* Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 9, n. 10, p. e111227, 23 out. 2014.

PEQUENO *et al.* Linking functional trade-offs, population limitation and size structure: Termites under soil heterogeneity. **Basic and Applied Ecology**, [S. l.], v. 16, n. 4, p. 365–374, jun. 2015.

PEQUENO, P. A. C. L.; PANTOJA, P. O. Negative Effects of Azteca Ants on the Distribution of the Termite *Neocapritermes braziliensis* in Central Amazonia. [S. l.], v. 59, n. 3, 2012.

PLAZA; CARRIJO, T. F.; CANCELLO, E. M. Nest plasticity of *Cornitermes silvestrii* (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae) in response to flood pulse in the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, [S. l.], v. 58, p. 66–70, mar. 2014.

PLAZA, T. G. D. **Caracterização das guildas de cupins em uma área de Floresta Amazônica, Rondônia, Brasil**. 2019. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2019.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Version 4.3.2. R Foundation for Statistical Computing, 2024.

ROOSE-AMSALEG, C.; BRYGOO, Y.; HARRY, M. Ascomycete diversity in soil-feeding termite nests and soils from a tropical rainforest. **Environmental Microbiology**, [S. l.], v. 6, n. 5, p. 462–469, 11 maio 2004.

SANTOS, P. P. *et al.* Ant fauna (Hymenoptera, Formicidae) associated to arboreal nests of *Nasutitermes* spp: (Isoptera, Termitidae) in a cacao plantation in southeastern Bahia, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, [S. l.], v. 54, n. 3, p. 450–454, 2010.

SETÄLÄ, H.; BERG, M. P.; JONES, T. H. Trophic structure and functional redundancy in soil communities. In: BARDGETT, R.; USHER, M.; HOPKINS, D. (org.). **Biological diversity and function in soils**. [S. l.]: Cambridge University Press, 2005. p. 236–249. Disponível em: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511541926.014>.

SIEBERS, N. *et al.* Origin and Alteration of Organic Matter in Termite Mounds from Different Feeding Guilds of the Amazon Rainforests. **PLOS ONE**, [S. l.], v. 10, n. 4, p. e0123790, 24 abr. 2015.

SILVA, J. M. C.; GARDA, A. A. Padrões e Processos Biogeográficos na Amazônia. In: CARVALHO, C. J. B.; CARVALHO, E. A. B. (org.). **Biogeografia Da América Do Sul: Padrões e Processos**. São Paulo: Roca, 2010. p. 189–197.

SILVA, J. M. C.; RYLANDS, A. B.; FONSECA, G. A. B. The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. **Conservation Biology**, issue: June, v. 19, n. 3, p. 689–694, 2005.

STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 17, n. 7, p. 866–880, 2014.

STEIN, A.; KREFT, H. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. **Biological Reviews**, [S. l.], v. 90, n. 3, p. 815–836, 2015.

STOLI, H. Amazônia-Fundamentos da Ecologia da maior região de florestas tropicais. [S. l.], 1985.

STORCH, D.; BOHDALKOVÁ, E.; OKIE, J. The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity-diversity relationship. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 21, n. 6, p. 920–937, jun. 2018.

VASCONCELLOS, A. Biomass and abundance of termites in three remnant areas of Atlantic Forest in northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, [S. l.], v. 54, p. 455–461, 2010.

VASCONCELLOS, A. *et al.* Térmitas construtores de ninhos conspícuos em duas áreas de Mata Atlântica com diferentes níveis de perturbação antrópica. **Neotropical Entomology**, [S. l.], v. 37, n. 1, p. 15–19, fev. 2008.

VASCONCELLOS, A. *et al.* Termite assemblages in three habitats under different disturbance regimes in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. **Journal of Arid Environments**, [S. l.], v. 74, n. 2, p. 298–302, 2010.

VASCONCELLOS, A. *et al.* Termites from the Northern Atlantic Forest, Brazil: Ecology and Conservation. In: PEREIRA FILHO, G. A. *et al.* (org.). **Animal Biodiversity and Conservation in Brazil's Northern Atlantic Forest**. Cham: Springer International Publishing, 2023. p. 121–132. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-3-031-21287-1\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-031-21287-1_8). Acesso em: 6 jul. 2024.

VASCONCELLOS, A.; MOURA, F. M. da S. Térmitas de oito ecossistemas inseridos no Domínio do Semiárido Brasileiro. In: BRAVO, F.; CALOR, A. (org.). **Artrópodes do Semiárido: Biodiversidade e Conservação**. Feira de Santana: Print Mídia, 2014. v. 1, p. 99–109.

WIJAS, B. J.; LIM, S.; CORNWELL, W. K. Continental-scale shifts in termite diversity and nesting and feeding strategies. **Ecography**, [S. l.], v. 2022, n. 1, 2022.

WITTEBOLLE, L. *et al.* Initial community evenness favours functionality under selective stress. **Nature**, [S. l.], v. 458, n. 7238, p. 623–626, 2 abr. 2009.

WOOD, T. G. Termites and the soil environment. **Biology and Fertility of Soils**, [S. l.], v. 6, n. 3, p. 228–236, 1988.

WOON, J. S. *et al.* Termite environmental tolerances are more linked to desiccation than temperature in modified tropical forests. **Insectes Sociaux**, [S. l.], v. 66, n. 1, p. 57–64, 1 fev. 2019.

WRIGHT, D. H. Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. **Oikos**, [S. l.], v. 41, n. 3, p. 496, 1983.

XU, T.; HUTCHINSON, M. ANUCLIM version 6.1 user guide. **The Australian National University, Fenner School of Environment and Society, Canberra**, [S. l.], v. 90, 2011.

ZOMER, R. J.; XU, J.; TRABUCCO, A. Version 3 of the Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration Database. **Scientific Data**, [S. l.], v. 9, n. 1, p. 409, 15 jul. 2022.

ZUQUIM, G. *et al.* Introducing a map of soil base cation concentration, an ecologically relevant GIS-layer for Amazonian forests. **Geoderma Regional**, [S. l.], v. 33, p. e00645, jun. 2023.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As informações obtidas através desta tese fornecem importantes *insights* sobre os térmitas da Amazônia brasileira. As listas de espécies, informações sobre biologia e ecologia dos táxons registrados permitem responder perguntas ecológicas e preenchem algumas lacunas taxonômicas e espaciais sobre o grupo. Além disso, há possibilidade de futura descrição de novos táxons, de ampliar a distribuição geográfica dos táxons já conhecidos e fornecer listas de espécies das localidades inventariadas (Ferreira *et al.*, 2023), contribuindo assim para incrementar informações dos planos de manejo das Unidades de Conservação em que a pesquisa foi realizada.

Essas informações, embora não tenham sido o foco do estudo, são necessárias para que seja possível investigar quais são os principais fatores que influenciam a diversidade de térmitas na Amazônia. O delineamento amostral utilizado permite que sejam trabalhadas diferentes escalas espaciais (utilizando os transectos, *plots* ou áreas como unidades amostrais), capturando gradientes ambientais importantes. O conjunto de variáveis analisado abrangeu fatores relacionados a heterogeneidade ambiental, disponibilidade de recursos, gradientes climáticos e energia. Fatores históricos não foram incluídos nas análises.

Embora as relações encontradas não sejam muito fortes, fatores relacionados ao clima e heterogeneidade ambiental (relacionada a vegetação e solo) foram importantes preditores da riqueza de térmitas e de mudanças na diversidade beta. Além disso, é comum que as relações sejam mais fracas ao longo de amplas extensões espaciais (Stein; Kreft, 2015). A distância geográfica atuou estruturando espacialmente as comunidades, possivelmente de forma indireta através das variáveis ambientais. Futuramente, ao aumentarmos o número de localidades analisadas, é possível que as relações encontradas sejam fortalecidas, além de permitir a inclusão de *proxies* que representem alguns dos principais fatores históricos que contribuíram para definir a biodiversidade atual dos térmitas da Amazônia.

Embora vários estudos tenham sugerido que há uma diferença na capacidade de dispersão entre térmitas consumidores de madeira e de solo, com este último apresentando uma dispersão mais limitada (Davies *et al.*, 2003; Hellemans *et al.*, 2022), nossos resultados indicam que há uma tendência de as comunidades de xilófagos serem mais estruturadas espacialmente do que os humívoros, ressaltando a necessidade de pesquisas futuras, que tentem elucidar a real capacidade de dispersão das espécies dos diferentes

grupos alimentares de térmitas a partir de características dos grupos e de seus reais padrões de distribuição.

Este é o primeiro estudo que avalia a distribuição e densidade de ninhos conspícuos de térmitas em uma ampla escala espacial na região Neotropical. A partir dos resultados obtidos, foi possível determinar os padrões de composição e realizar direcionamentos a respeito dos padrões de abundância das espécies, assim torna-se possível inferir sobre efeitos de alterações ambientais sobre a comunidade de térmitas construtores. Clima e disponibilidade de recursos foram os fatores de maior efeito sobre a densidade de ninhos, enquanto que a composição das comunidades foi influenciada mais fortemente por variáveis que refletem maior variabilidade ambiental (sazonalidade da precipitação e amplitude térmica).

As elevadas densidades de ninhos associadas a poucas espécies, juntamente com o papel das variáveis climáticas em seu estabelecimento, podem indicar que variações mais acentuadas no ambiente, causadas por alterações antrópicas ou mudanças climáticas, podem alterar fortemente as comunidades de térmitas construtores de ninhos, favorecendo as espécies que têm uma maior “tolerância” a variações ambientais amplas. Muitos organismos dependem das atividades dos térmitas, de forma direta e indireta, e seus ninhos são estruturas importantes da paisagem. Isso acentua a necessidade de entendermos seus padrões macroecológicos, tornando possível a elaboração de planos de conservação que englobem esses relevantes engenheiros do ecossistema (Wijas; Lim; Cornwell, 2022).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- DAVIES, R. G. *et al.* Evolution of termite functional diversity: analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. [*S. l.*], v. 30, n. 6, p. 847–877, 2003.
- FERREIRA, R. R. *et al.* Amazonian forest termites: a species checklist from the State of Acre, Brazil. **Biota Neotropica**, [*S. l.*], v. 23, n. 4, p. e20231551, 8 dez. 2023.
- HELLEMANS, S. *et al.* Termite dispersal is influenced by their diet. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [*S. l.*], v. 289, n. 1975, p. 20220246, 25 maio 2022.
- STEIN, A.; KREFT, H. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. **Biological Reviews**, [*S. l.*], v. 90, n. 3, p. 815–836, 2015.
- WIJAS, B. J.; LIM, S.; CORNWELL, W. K. Continental-scale shifts in termite diversity and nesting and feeding strategies. **Ecography**, [*S. l.*], v. 2022, n. 1, 2022.

## **Apêndice 1**

### **Descrição das áreas de estudo dos capítulos 1 e 2**

Capítulo 1: BRM, CRS, SDD, CBI, XXU, TRR, GRP

Capítulo 2: BRM, CRS, SDD, CBI, XXU, TRR, MZL, GRP, TMQ, SNR, TBT

#### **BR 319 (BRM)**

A amostragem realizada na BR 319 foi feita nas proximidades do módulo 9 do PPBio, localizada próximo ao Parque Nacional Nascentes do Lago Jari (municípios de Tapauá e Beruri) e da Resex do Lago do Capaã Grande (município de Manicoré), e ficam situadas no interflúvio Purus-Madeira. A vegetação conta com vários tipos de florestas ombrófilas e a amostragem foi realizada em uma área com floresta ombrófila densa terras baixas dossel emergente. A precipitação média anual fica em torno dos 2.600 mm e a temperatura média de 26°C.

Informações do Plano de manejo participativo da Reserva Extrativista do Lago do Capaã Grande (ICMBio, 2013).

#### **Parque Estadual do Cristalino (CRS)**

O Parque Estadual do Cristalino inclui duas unidades de conservação contíguas, geralmente tratadas como um único parque. As UC's foram criadas nos anos de 2000 e 2001, e estão situadas entre a Amazônia e o Cerrado (Sasaki et al. 2008). O parque está localizado no extremo norte do estado do Mato Grosso, nas cidades de Alta Floresta e Novo Mundo, e possui uma área total de 118.000 ha. Inserido no arco do desmatamento, ele encontra-se entre o rio Teles Pires e a divisa com o estado do Pará. O clima da região é quente e úmido, com temperatura média anual acima de 24°C e precipitação média anual maior que 2400 mm. Na área da unidade, são encontrados vários tipos de vegetação, comuns aos dois tipos de domínios morfoclimáticos (Amazônia e Cerrado), mas com dominância de ambientes amazônicos. Podem ser encontradas alguns tipos de floresta ombrófila densa, mata de cipó, campinarana, campo rupestre da Amazônia, entre outros (Sasaki et al. 2008). As amostragens do presente estudo foram realizadas na margem do Rio Cristalino (pontos A e B) e na margem do Rio Teles Pires (ponto C).

### **Parque Nacional Serra do Divisor (SDD)**

O parque está inserido em duas bacias: do rio Môa (Setor Norte) e do rio Juruá (Setor Sul), no extremo oeste do Brasil, no estado do Acre. De acordo com a classificação de Koppen, o parque está inserido numa região de clima tropical chuvoso, com chuvas do tipo monção. A precipitação média anual fica em torno de 2500 a 2750 mm, e a temperatura média anual entre 23,5 e 24° C. A vegetação conta com dois domínios de Floresta Ombrófila, densa e aberta. Possui uma área de aproximadamente 843.000 hectares, próxima a divisa com o Peru e à cordilheira dos Andes, e sua extensão abrange os municípios de Cruzeiro do Sul, Mâncio Lima, Rodrigues Alves, Marechal Thaumaturgo e Porto Walter.

Informações obtidas a partir do Plano de manejo do Parque Nacional Serra do Divisor (IBAMA, 1998).

### **Parque Estadual do Rio Negro Setor Norte / Parque Nacional do Jaú (CBI)**

Os dois parques são separados pelo rio Carabinani e as amostragens do presente estudo foram realizadas em ambas as margens do Rio Carabinani e em uma das margens do rio Jaú, ambos afluentes do Rio Negro. O PES do Rio Negro foi criado em 1995, está situado no município de Novo Airão, contando com uma área de aproximadamente 146.000 hectares. O PARNA Jaú foi criado em 1980, está localizado nos municípios de Novo Airão e Barcelos e possui aproximadamente 2.272.000 hectares. A região em que os parques estão inseridos possui um clima tropical chuvoso, de acordo com a classificação de Koppen. A vegetação do PES Rio Negro é composta por vários tipos florestais, com fitofisionomias de florestas de terra firme, florestas de igapó e campinaranas (Borges, 2008 - Plano de Gestão Parque Estadual Rio Negro Setor Norte). De acordo com o Plano de manejo do PARNA Jaú, a pluviosidade do parque varia entre 1750 e 2500 mm/mês, e a temperatura média anual fica em torno dos 26° C. Neste parque também são encontrados vários tipos florestais, incluindo diversos tipos de florestas ombrófilas, campinas, campinaranas, entre outras (Neiva, 2023 - Plano de manejo Parque Nacional do Jaú).

Informações obtidas a partir do Plano de Gestão do Parque Estadual Rio Negro Setor Norte (SDS, 2008) e Plano de Manejo Parque Nacional do Jaú (ICMBio, 2023).

### **Reserva Extrativista Baixo Rio Branco – Jauaperi (XXU)**

A Resex foi criada em 2018 e está localizada nos municípios de Rorainópolis e Novo Airão, pertencendo assim a dois estados, Roraima e Amazonas. Possui 580.630,92

hectares e seu plano de manejo ainda não foi desenvolvido.

### **Rio Juruá – Lago Surara (TRR) e Comunidade Marizal (MZL)**

Situado na área de endemismo Inambari, o Juruá é um rio de água branca, e um dos maiores tributários do Rio Amazonas. As áreas de amostragens situadas nas margens do Rio Juruá eram propriedades particulares, pertencentes ao município de Carauari-AM.

### **Reserva Biológica do Gurupi (GRP)**

A Reserva do Gurupi está situada no extremo leste da Amazônia e conta com uma área de 271.197, 51 hectares. A reserva foi criada em 1988 e está inserida nos municípios de Centro Novo do Maranhão, Bom Jardim e São João do Caru. O clima é tropical chuvoso, com precipitação média anual em torno de 1740mm. Sua vegetação é composta por diferentes tipos de Floresta Ombrófila, como Floresta Ombrófila Aluvial e a Floresta Ombrófila de Platôs. A área da reserva sofre muita pressão antrópica, tendo em vista que todo o seu entorno já se encontra desmatado e as áreas são alvo de exploração madeireira e criação de gado.

Informações obtidas a partir do Plano de Manejo da Reserva Biológica do Gurupi (MMA, 1999).

### **Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque (TMQ)**

O parque foi criado no ano de 2002 e possui mais de 3.800.000 hectares. Seu território faz parte do estado do Amapá (municípios de Laranjal do Jari, Oiapoque, Calçoene, Serra do Navio e Pedra Branca do Amapari) e do Pará (município de Almeirim), fazendo fronteira ao norte com a Guiné Francesa e Suriname. O clima é equatorial quente e úmido, com precipitação média anual superior a 2500 mm e temperaturas médias anuais oscilando entre 25 e 30°C. Na área do parque, predomina a Floresta de Terra Firme ou Floresta Ombrófila Densa e suas variantes, Floresta Ombrófila Densa Aluvial, Floresta Ombrófila Densa Submontana. Ocorrem ainda Tabocais e vegetação pioneira sob influência fluvial. As amostragens foram realizadas em ambas as margens do Rio Amapari.

Informações do Plano de Manejo do Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque (ICMBio, 2009).

### **Margens do Rio Sucunduri (SNR)**

Os locais de amostragem situados nas margens do Rio Sucunduri eram propriedade

particular do *Sucunduri Amazon fishing lodge*, e se localizaram entre a RDS do Juma e Parque Nacional do Acari, região situada no sul do estado do Amazonas. O rio Sucunduri é afluente do rio Canumã, que, por sua vez, deságua no rio Madeira, na cidade de Borba. A temperatura média da região varia entre 26 e 27,2°C e a precipitação acumulada anual é em média de 2.435 mm (FAS, 2010 – Plano de Gestão da RDS do Juma).

### ***Reserva Biológica do Rio Trombetas (TBT)***

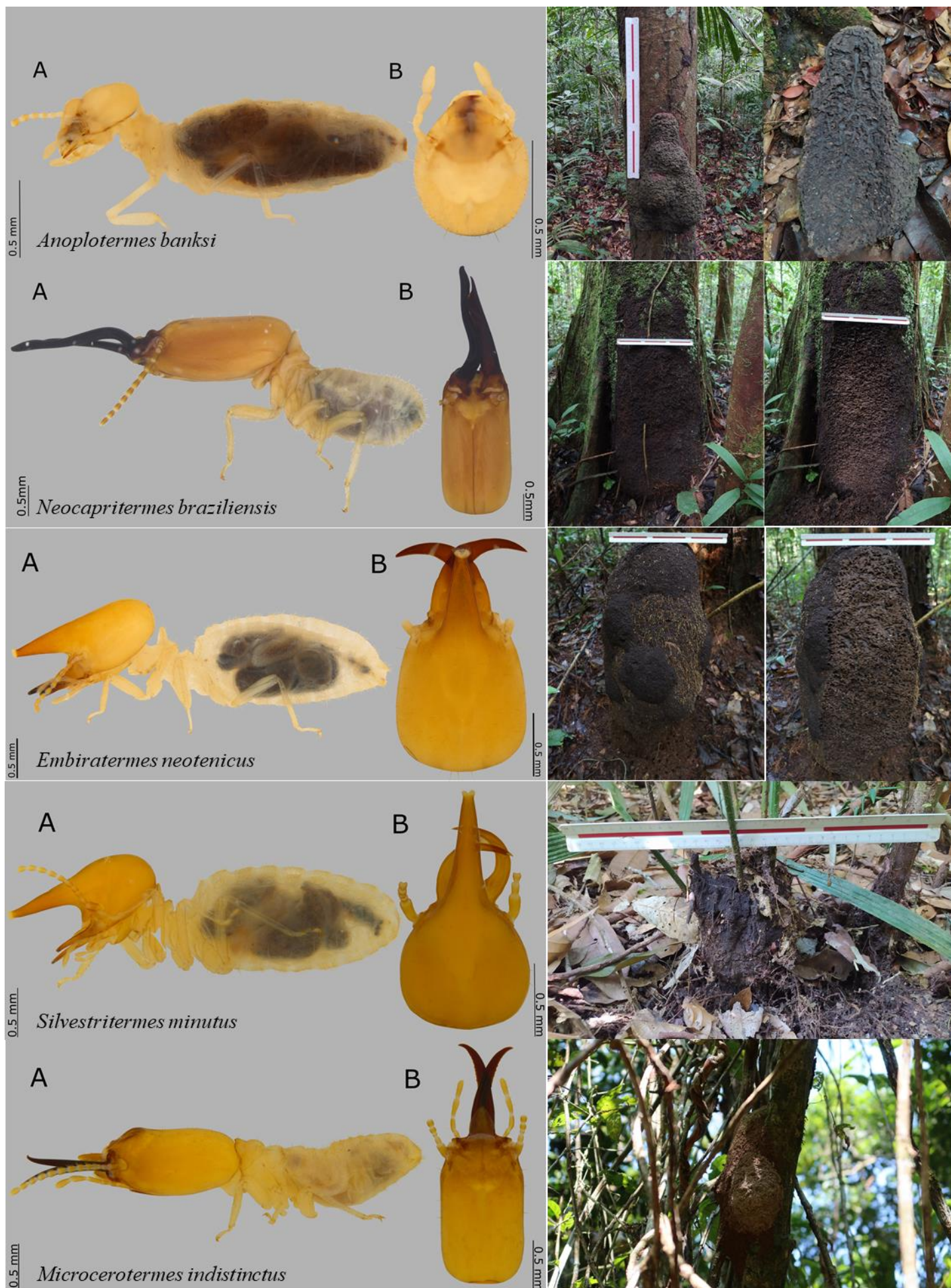
A Rebio Trombetas foi criada em 1979 e está localizada no município de Oriximiná. Possui uma área de 407.759 hectares, com vários tipos florestais, incluindo florestas ombrófilas de terra firme, florestas de igapó, e campinas. A média anual da temperatura é de 25,6°C, a pluviosidade fica em torno de 2000 mm anuais e está dentre uma das mais baixas da Amazônia. O rio Trombetas é afluente do rio Amazonas (Plano de Manejo Reserva Biológica do Rio Trombetas, 2004).

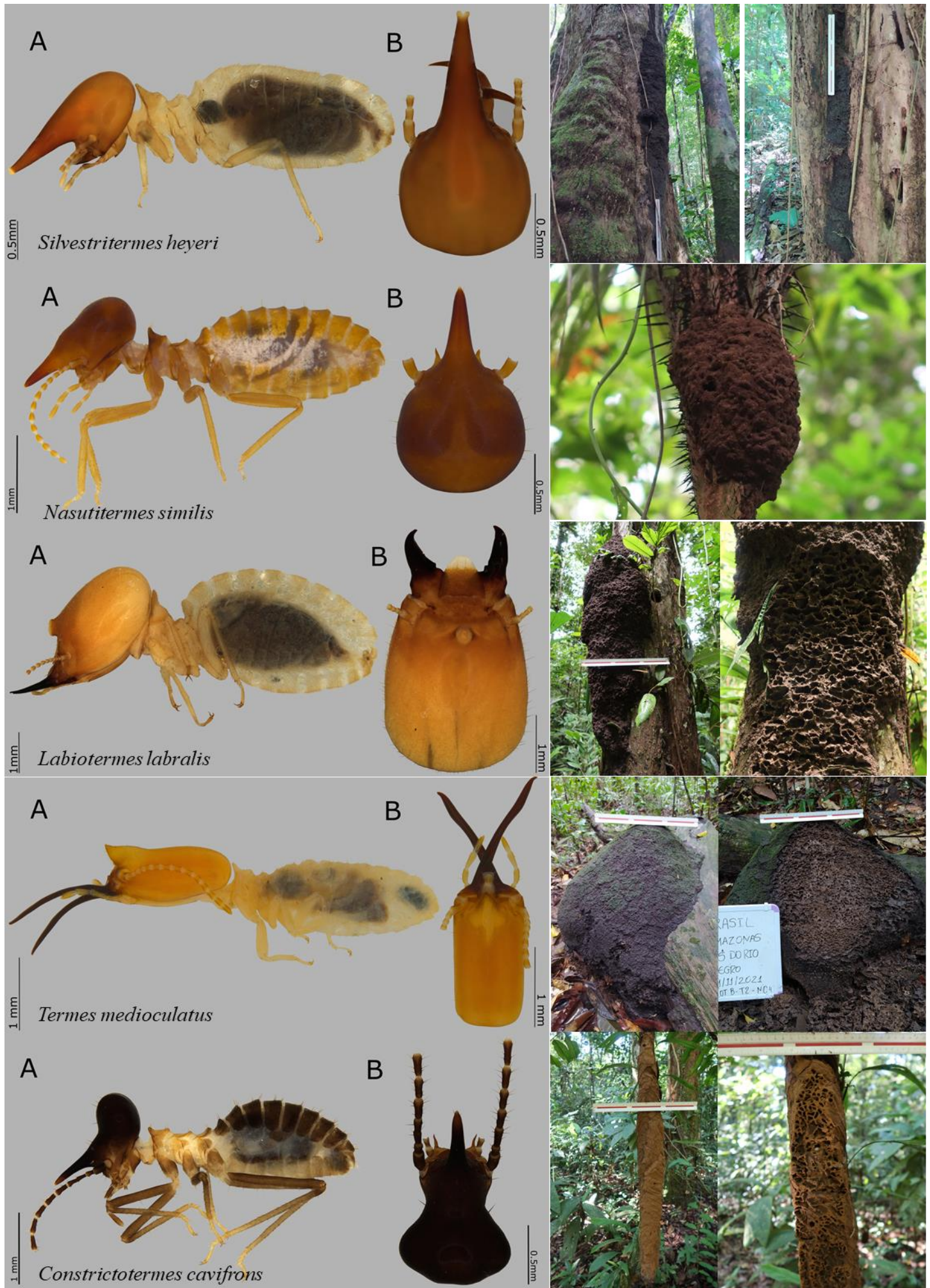
### **Referências bibliográficas**

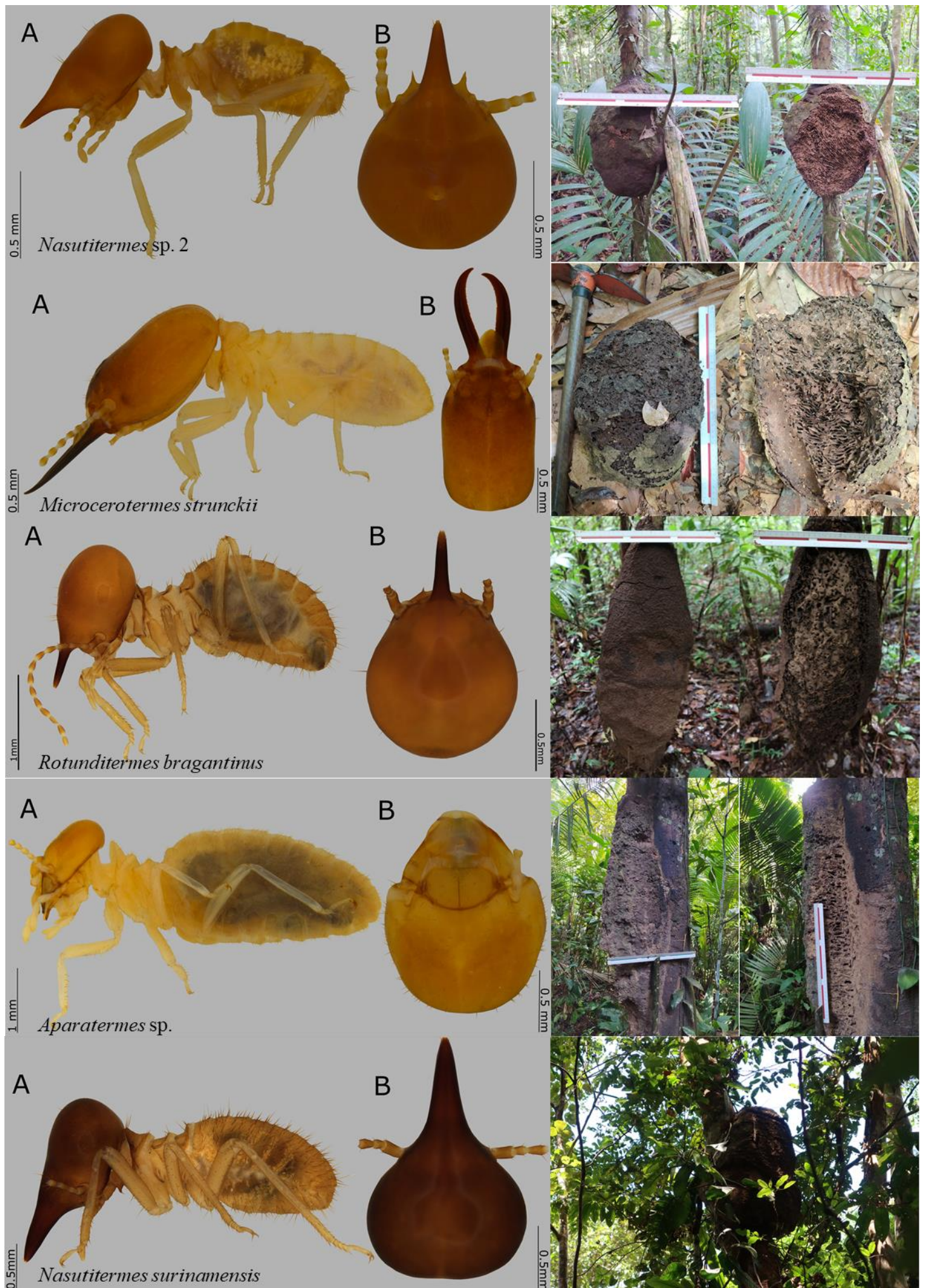
- FAS, 2010. Plano de Gestão da RDS do Juma. Novo Aripuanã – AM. 228p.
- IBAMA, 1998. Plano de Manejo do Parque Nacional da Serra do Divisor. Rio Branco - AC. 560p
- IBAMA, 2004. Plano de Manejo Reserva Biológica do Rio Trombetas. Brasília. 556p.
- ICMBio, 2009. Plano de Manejo do Parque Nacional Montanhas do Tumucumaque. Macapá-AP. 299p.
- ICMBio, 2013. Plano de manejo participativo da Reserva Extrativista do Lago do Capaña Grande. Manicoré-AM. 293p.
- ICMBio, 2023. Plano de manejo Parque Nacional do Jaú. 76p.
- MMA, 1999. Plano de manejo – Reserva Biológica do Gurupi. Brasília. 285p.
- Sasaki, D.; Zappi, D. C.; Milliken, W. Vegetação do Parque Estadual Cristalino, Novo Mundo–MT. Relatório Preliminar, maio, 2018. Disponível em: 10.13140/RG.2.1.3628.2402.
- SDS, 2008. Plano de Gestão Parque Estadual Rio Negro Setor Norte. Volume 1. Manaus-AM. 207p.

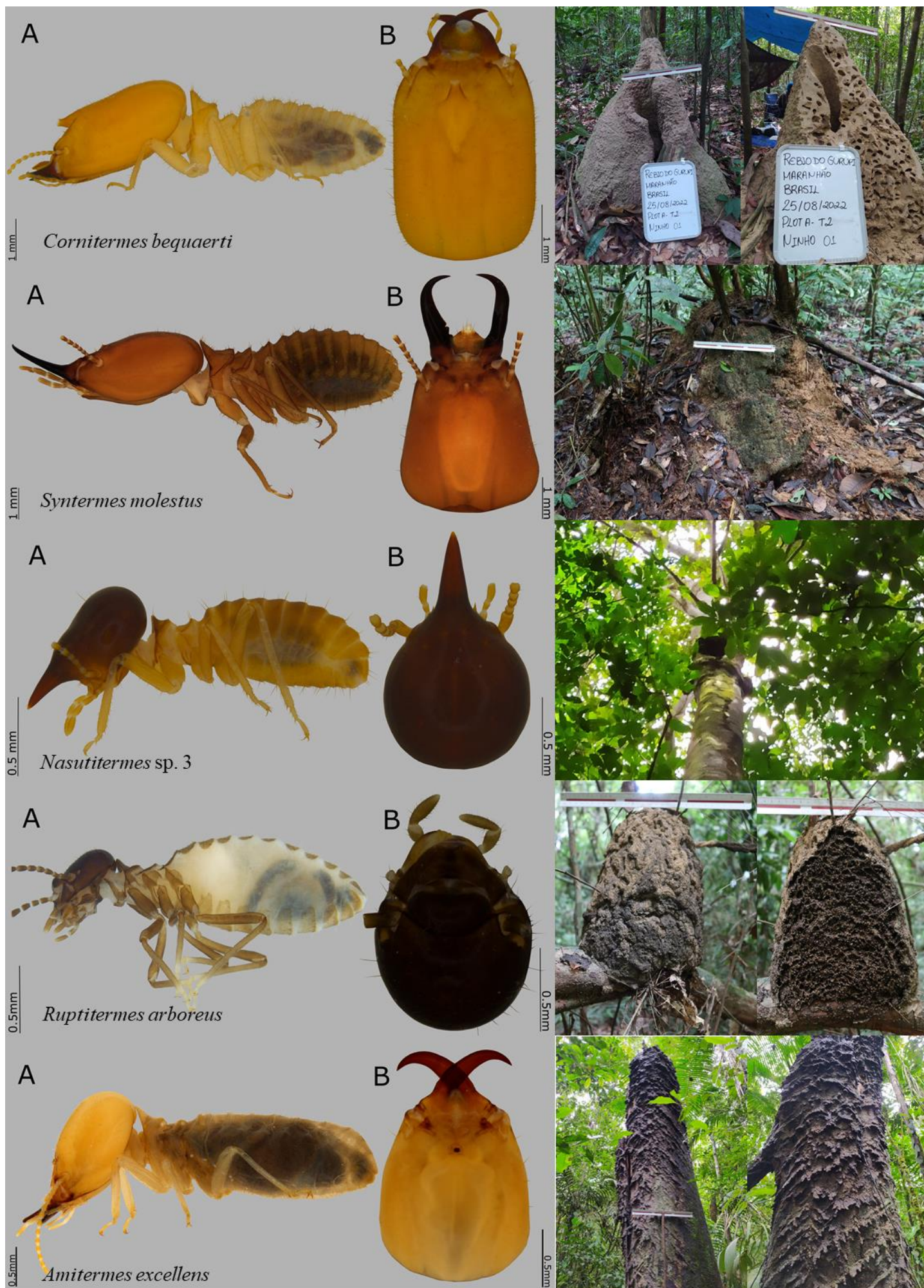
## **Apêndice 2**

**Representantes das 20 espécies construtoras de ninhos conspícuos que apresentaram maior densidade/ha nas áreas de estudo.**









**Figura 1.** Imagens dos espécimes observados em A) vista lateral e B) cápsula cefálica em vista dorsal, para cada uma das 20 espécies que apresentaram as maiores densidades ao longo das 11 áreas de estudo localizadas na Amazônia brasileira. Obs.: *Microcerotermes strunckii* – ninho caído; espécie constrói ninhos arborícolas. As fotos dos espécimes foram feitas no INPA-Manaus e são de autoria de Rayssa Almeida de Azevedo.