

RAFAEL DINIZ MARQUES

**COLÔNIAS À DERIVA: EFEITOS DO ALAGAMENTO NO SISTEMA
MUTUALÍSTICO AZTECA-CECROPIA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Ricardo Ildelfonso Campos

Coorientador: Lucas Navarro Paolucci

**VIÇOSA – MINAS GERAIS
2022**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

M357c
2022
Marques, Rafael Diniz, 1992-
Colônias à deriva: efeitos do alagamento no sistema
mutualístico *Azteca-Cecropia* / Rafael Diniz Marques. – Viçosa,
MG, 2022.

1 dissertação eletrônica (47 f.): il. (algumas color.).

Orientador: Ricardo Ildefonso de Campos.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Geral, 2022.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2022.631>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Mutualismo (Biologia). 2. Relação inseto-planta.
3. Alagadiço. 4. *Azteca muelleri*. 5. *Cecropia glaziovii*.
I. Campos, Ricardo Ildefonso de, 1978-. II. Universidade Federal
de Viçosa. Departamento de Biologia Geral. Programa de
Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

CDD 22. ed. 577.852

RAFAEL DINIZ MARQUES

**COLÔNIAS À DERIVA: EFEITOS DO ALAGAMENTO NO SISTEMA
MUTUALÍSTICO AZTECA-CECROPIA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 22 de agosto de 2022.

Assentimento:



Rafael Diniz Marques
Autor



Ricardo Ildefonso Campos
Orientador

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus pelo dom da vida.

Ao meu pai Ruston, a minha mãe Marizane, a minha irmã Raquel e a minha gata Brigitte pelo constante apoio, incentivo e carinho.

Ao meu orientador Ricardo Ildefonso Campos por acreditar na minha capacidade, por me delegar responsabilidades e por sempre promover um ambiente amigável ao longo de todo o curso.

Ao professor Marcelo Zacharias Moreira e ao Laboratório de Ecologia Isotópica da USP, por contribuir de forma primordial com este trabalho. Obrigado pela atenção, cordialidade e excelência.

Ao professor Lucas Paolucci por colaborar e me orientar com as análises estatísticas apresentadas nesta dissertação.

Ao meu amigo e colaborador Felipe Ferreira, que esteve presente em momentos cruciais para que este trabalho se tornasse possível.

A todos os integrantes do Laboratório de Ecologia, em especial a Gabriela Zorzal, pela amizade, pelo apoio nos estudos, por compartilharem experiências, por promoverem novas atividades, pelos momentos inesquecíveis e por tornarem minha estadia na universidade cada vez mais agradável.

Agradeço especialmente a professora Flávia Maria do Carmo (*in memoriam*) por ter me convidado para estagiar no Laboratório de Ecologia, pelas inúmeras lições, pelas aulas, pelos conselhos, pelo carinho e atenção. Obrigado por ser essencial na minha formação pessoal e acadêmica.

A Universidade Federal de Viçosa e aos professores que a compõem por terem me capacitado.

Ao Corpo de Bombeiros Militar da UFV por emprestar um barco e acompanharas coletas.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG).

RESUMO

MARQUES, Rafael, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, agosto de 2022. **Colônias à deriva: efeitos do alagamento no sistema mutualístico *Azteca-Cecropia***. Orientador: Ricardo Ildefonso Campos. Coorientador: Lucas Nvarro Paolucci.

Devido às mudanças climáticas globais, os alagamentos têm ocorrido com maior intensidade. Nesse contexto, estudos que abordam os impactos no ecossistema causados por distúrbios influenciados pelo clima (como os alagamentos), se tornam cada vez mais importantes. Diante disso, o objetivo do presente estudo foi determinar os efeitos de um evento de alagamento parcial severo (submersão completa das raízes) sobre a árvore *Cecropia glaziovii*, sua formiga mutualista *Azteca muelleri* e a interação entre elas. Por meio de uma série de experimentos de campo, realizados durante nove meses, comparamos árvores alagadas e não alagadas, naturalmente colonizadas por formigas ou não. Testamos as seguintes hipóteses: i) A presença de ninhos de formigas ameniza os efeitos negativos do alagamento sobre as árvores; ii) As formigas são mais agressivas em árvores alagadas; iii) Formigas que nidificam em árvores alagadas mudam sua dieta e; iv) Árvores com formigas tem maior sobrevivência ao alagamento. O presente estudo foi realizado em fragmento preservado de Mata Atlântica, localizado na cidade de Viçosa, MG/Brasil, acometido por chuvas fortes e atípicas no início de 2020. Corroborando nossas três primeiras hipóteses, demonstramos que: i) A presença de colônias de formigas ameniza os efeitos negativos do alagamento sobre as suas árvores hospedeiras (observando aqui a redução da dureza do tronco como efeito do alagamento) nos primeiros meses de alagamento; ii) Formigas de árvores alagadas se tornam mais velozes, mais abundantes em patrulha e mais agressivas; e iii) Formigas de árvores alagadas mudam sua dieta, aumentando o consumo por fontes compostas majoritariamente por nitrogênio. Entretanto, rejeitando nossa quarta hipótese, nenhuma árvore e, conseqüentemente nenhuma das colônias de formigas, resistiram aos nove meses de alagamento. Nossos resultados possuem duas principais implicações. Primeiramente, eles indicam que houve perda de funções ecológicas causadas por um evento de alagamento. Isso ocorre devido à morte de vários indivíduos de *C. glaziovii*, que pode atrasar o processo de regeneração

florestal dado que essa é uma planta pioneira com potencial de facilitar a chegada de outras espécies. Finalmente, esse é o primeiro estudo a demonstrar que a presença de um mutualista pode atrasar o efeito da inundaç o sobre seu hospedeiro. Isso sugere que intera o es mutual sticas t m o potencial de minimizar os efeitos de dist rbios naturais, que tem sua frequ ncia aumentada frente  s mudan as clim ticas globais.

PALAVRAS-CHAVE: Alagamento. Mutualismo. *Azteca muelleri*. *Cecropia glaziovii*.

ABSTRACT

MARQUES, Rafael, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, August, 2022. **Drifting colonies: effects of flooding on the Azteca-Cecropia mutualistic system.** Adviser: Ricardo Ildefonso Campos. Co-adviser: Lucas Nvarro Paolucci.

Due to global climate change, flooding has occurred with greater intensity. Studies that show the impacts on the ecosystem caused by climate-influenced disturbances (such as flooding) are becoming increasingly important. Therefore, the objective of this study was to determine the effects of a severe partial flooding event (complete submersion of the roots) on the tree *Cecropia glaziovii*, their mutualist ants *Azteca muelleri* and the interaction between them. Through field experiments carried out during nine months, we compared flooded and non-flooded trees, naturally colonized by ants or not. We tested the following hypotheses: i) The presence of ant nests mitigates the negative effects of flooding on trees; ii) Ants are more aggressive in flooded trees; iii) Ants that nest in flooded trees change their diet and; iv) Trees with ants survive flooding. The present study was carried out in a preserved fragment of Atlantic Forest, located in the city of Viçosa, MG/Brazil, affected by heavy and unusual rains in early 2020. Corroborating our first three hypotheses, we demonstrate that: i) Ant colonies mitigate the negative effects of flooding on their host trees in the initial months of flooding; ii) Ants in flooded trees become faster, more abundant on patrol and more aggressive; and iii) Ants in flooded trees change their diet, increasing consumption from sources composed mainly of nitrogen. However, rejecting our fourth hypothesis, none of the trees and consequently none of the ant colonies survived the nine months of flooding. Our results indicate the loss of ecological functions caused by a flooding event. This is due to the death of individuals of *C. glaziovii*, which can delay the process of forest regeneration as this species is a pioneer plant with the potential to facilitate the arrival of other species. Finally, this is the first study to demonstrate that the presence of a mutualist can delay the effect of inundation on its host. This suggests that mutualistic interactions have the potential to minimize the effects of natural disturbances that have increased in frequency in the face of global climate change.

KEYWORDS: Flooding. Mutualism. *Azteca muelleri*. *Cecropia glaziovii*.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	8
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.1. Área de estudo	11
2.2. Evento de inundação.....	12
2.3. Sistema biológico: Azteca-Cecropia	13
2.4. Amostragem das árvores.....	14
2.5. Teste de dureza do caule das árvores	15
2.6. Teste de dureza do caule complementar.....	16
2.7. Ensaio de agressividade das formigas	16
2.8. Análise de isótopos estáveis	19
2.9. Sobrevivência das árvores e formigas.....	20
2.10. Análises estatísticas	20
3. RESULTADOS.....	22
3.1. Efeito do alagamento e da presença das formigas na dureza das árvores.....	22
3.2. Efeito do alagamento na agressividade das formigas	24
3.3. Efeito do alagamento na dieta das formigas.....	27
3.4. Efeito do alagamento na sobrevivência das árvores e formigas.....	29
4. DISCUSSÃO.....	29
5. CONCLUSÃO	34
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	36

1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas globais são promotoras de distúrbios que alteram drasticamente a biodiversidade e as funções ecossistêmicas (Dale et al., 2001). Dentre esses distúrbios, os alagamentos têm se tornado mais frequentes e severos (Allan & Soden, 2008; O'Gorman & Schneider, 2009 e 2010; Collins et al., 2013; Pendergrass, 2018) e possuem alto poder de destruição, podendo afetar negativamente a diversidade terrestre (Roeder et al., 2018). Os alagamentos afetam diretamente plantas terrestres (Joly & Crawford, 1982; Blom & Voeselek, 1996), causando efeitos em cascata nas teias tróficas (Haddad et al., 2009 e 2011) e principalmente nas comunidades de invertebrados terrestres e suas relações (Ballinger, 2007; Gerisch et al., 2010), sejam eles herbívoros (Larson et al., 2018; Gely, 2020), mutualistas (Prinzing et al., 2007; Lawson & Rands, 2019) ou predadores (O'Callaghan et al., 2013). Estudos que abordem os efeitos do alagamento sobre as interações ecológicas são importantes, pois vão além da simples verificação da perda de espécies e assim possuem maior potencial para elucidar os efeitos das mudanças climáticas sobre o funcionamento do ecossistema (Wardle et al., 2011).

Um mutualismo dos mais notórios da região tropical é a interação entre formigas do gênero *Azteca* e árvores pioneiras do gênero *Cecropia* (Janzen, 1973; Beattie, 1985; Davidson, 1993; Longino, 2001; Heil & Mckey, 2003). Apesar de ser um sistema ecológico amplamente conhecido, não existem estudos que testem os efeitos do alagamento sobre a interação *Azteca-Cecropia* (mas veja: Emer, Venticinque & Fonseca, 2013; Câmara et al., 2018; Souza et al., 2020; para efeitos sobre outras espécies de formigas). Nessa associação a planta oferece alimento e local de nidificação (Janzen, 1969; Rickson, 1976) em troca de proteção contra herbívoros, parasitas, e até mesmo fertilização, fornecidas pelas formigas (Marting, 2018a). O sistema *Azteca-Cecropia*, como uma interação protetiva obrigatória muito estudada, tem extrema importância acerca da compreensão da ecologia e evolução das interações mutualísticas (Janzen, 1973; Bronstein, 1998; Heil & McKey, 2003; Mayer, Frederickson, Mckey & Blatrix, 2014). Dessa forma, esse sistema oferece um ótimo modelo para a avaliação de distúrbios, como os alagamentos, sobre as interações ecológicas. Além disso, a maioria das espécies de *Cecropia* tem afinidade

por locais com solos úmidos ou alagadiços, mas a tolerância dessas árvores à inundação varia drasticamente dependendo da espécie e bioma em que ela ocorre (Lorenzi, 1992; Parolin, 2002; Berg et al., 2005; Batista et al., 2008).

Para árvores terrestres não adaptadas ao alagamento, a exposição à longos períodos de submersão causa a redução drástica da concentração de oxigênio na rizosfera (Crawford, 1989), que associada a outros efeitos metabólicos, modifica sua morfologia e fisiologia. Algumas das alterações descritas são: i) A senescência precoce das folhas; ii) Dificuldades na obtenção e distribuição de gases e água nos tecidos e; iii) A utilização de formas alternativas de obtenção de energia, seja pelo consumo de metabólitos secundários ou fermentação (Kozlowski, 1984; Wiendenroth, 1993; Armstrong et al., 1994; Parolin, 2001; Matsui & Tsuchiya, 2006; Colmer & Pedersen, 2008). Essas alterações podem modificar a forma e a configuração dos tecidos vegetais, alterando as funções e atividades celulares e reduzindo a dureza do caule – podendo conseqüentemente causar a morte da planta pelo rompimento de seu tronco. Apesar de toda a informação acerca dos efeitos do alagamento sobre árvores, não existem dados sobre a possível influencia de uma espécie mutualística mitigando esses efeitos.

Especificamente para sistemas mutualísticos entre formigas e plantas, seria plausível inferir que a presença de ninhos de formigas no interior das árvores alagadas poderia proporcionar maior resistência à degradação de seus caules, através de três fatores: i) Pela ação direta das formigas no reparo das árvores hospedeiras (Wcislo et al., 2021), que poderia auxiliar na reparação das regiões do tecido vegetal afetada; ii) Pela modificação do microclima no interior da planta, causada pela manipulação de matéria orgânica pelas formigas na manutenção do ninho (Harada & Benson, 1988; Harada, 1989; Longino, 1991; Moog, 2005; McKey, 2005; Mayer, 2018), podendo disponibilizar água e gases e até mesmo reforçando a parede interna da planta e; iii) Pela “fertilização” das árvores pelas formigas, que disponibiliza nutrientes à serem absorvidos e utilizados no crescimento vegetativo – fatos já comprovados no sistema *Azteca-Cecropia* (Beattie, 1989; Dejean, 2012; Oliveira et al., 2015). Diante dos diversos benefícios das formigas às suas plantas mutualistas, é possível que exista um aumento da resistência das plantas colonizadas à inundação.

Ainda que os indivíduos de formigas *Azteca* limitem seu forrageamento em maior parte às suas plantas hospedeiras (Janzen, 1969), é plausível esperar que o comportamento das formigas seja afetado pelo alagamento parcial da árvore. Isso ocorre, pois o alagamento parcial gera uma série de efeitos negativos às árvores (Batista et al., 2008) e conseqüentemente pode afetar os ninhos de suas formigas mutualistas. À primeira vista, como as árvores perdem suas folhas e interrompem a produção de recompensas alimentares (Corpúsculos Mullerianos) para as formigas, poderia fazer sentido que os indivíduos de *Azteca* se tornem menos agressivos devido à limitação de recursos alimentares (veja: Marting, 2018b) – pois a manutenção dos comportamentos agressivos é energeticamente custosa às formigas. Por outro lado, é conhecida a intensificação dos comportamentos agressivos de *Azteca* sp. em resposta às injúrias causadas por herbívoros em suas árvores hospedeiras (Agrawal & Dubin-Thaler, 1999). Nesse sentido, sabe-se que o alagamento parcial causa múltiplas injúrias à árvore, sugerimos que as formigas se tornem mais agressivas pela ameaça à sobrevivência da colônia, mesmo diante da possível escassez de recursos.

O alagamento também poderia afetar a dieta das formigas. Para formigas do gênero *Azteca* que nidificam em *Cecropia*, o alimento pode ser obtido de três fontes distintas: i) Por meio dos Corpúsculos Mullerianos (compostos glicogenados, ricos em carbono; Rickson, 1971); ii) Dos fungos cultivados pelas próprias formigas no interior de seus ninhos (compostos nitrogenados não protéicos; Mayer et al., 2018) e/ou; iii) Das presas capturadas no exterior dos ninhos (alimentos ricos em proteínas; Dejean et al., 2009). Considerando os itens citados e o fato de que houve a interrupção do fornecimento de alimento pelas *Cecropias* alagadas, suas formigas teriam dieta mais rica em nitrogênio (oriundo dos fungos ou insetos capturados) quando comparado a formigas de plantas não alagadas.

Diante de todos esses pressupostos, acreditamos que a permanência do alagamento representa uma grande ameaça à sobrevivência de ambas as árvores alagadas e formigas que às colonizam. A princípio, os efeitos observados nesses organismos afetados pode não evidenciar sua morte, possivelmente evitada pela manutenção da relação entre elas. Porém, a permanência do alagamento implica no agravamento das condições citadas anteriormente – e, inclusive, na modificação das

características do ecossistema (Poff, 2002) – a ponto de afetar não somente a dinâmica da interação, mas a sobrevivência das formigas e árvores alagadas.

Nesse contexto, nosso objetivo foi investigar os efeitos do alagamento parcial e ocasional sobre a árvore *Cecropia glaziovii*, suas formigas mutualistas *Azteca muelleri* e na interação entre elas. Para isso, comparamos árvores alagadas e não alagadas, colonizadas ou não e, por meio de experimentos de campo testamos as seguintes hipóteses: i) A presença de ninhos de formigas ameniza os efeitos negativos do alagamento sobre as árvores; ii) As formigas são mais agressivas em árvores alagadas; iii) Formigas que nidificam em árvores alagadas mudam sua dieta; e iv) Árvores com formigas sobrevivem mais ao alagamento. Se nossas hipóteses estiverem corretas, esperamos que: i) Ao longo do alagamento, árvores colonizadas por formigas apresentarão um retardo na redução da dureza de caule quando comparadas as árvores não colonizadas; ii) Nas árvores afetadas pelo alagamento as formigas serão mais rápidas, patrulhando com maior densidade de indivíduos e com maior agressividade, em comparação às de árvores não alagadas; iii) A dieta das formigas que nidificam em árvores alagadas terá um incremento de nitrogênio quando comparado a dieta de formigas em árvores não alagadas; iv) A sobrevivência das árvores alagadas com formigas será maior que das árvores alagadas sem formigas.

1. MATERIAL E MÉTODOS

1.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado na Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental (EPTEA) Mata do Paraíso (20° 48' 02.6" S, 42° 51' 51.1" O), localizada no município de Viçosa, região da Zona da Mata Mineira (MG). Composta por vegetação secundária do bioma Mata Atlântica, a Mata do Paraíso possui aproximadamente 300 ha e está em processo de regeneração há mais de 60 anos. Sua fisionomia vegetacional se enquadra em Floresta Estacional Semidecidual (Meira-Neto & Martins, 2002), onde parte das árvores perde as folhas na estação seca. A região da Mata do Paraíso possui temperatura média de aproximadamente 21°C e estações bem definidas, sendo um período seco durante o inverno (que se

estende de maio a setembro) e um verão chuvoso (entre os meses de outubro e março). A pluviosidade média anual da Zona da Mata Mineira é de 1229 mm (Cwa de acordo com Köppen e Geiger) tendo precipitações mais intensas entre os meses de novembro e fevereiro.

1.2. Evento de inundação

Entre os meses de dezembro de 2019 e fevereiro de 2020, o estado de Minas Gerais, e principalmente a Zona da Mata Mineira, foram atingidos por chuvas intensas com precipitações bem acima do normal (Figura 1). Mais especificamente, no dia 24 de janeiro de 2020, foram registrados 110 mm de chuva em menos de 24 horas na cidade de Viçosa/MG, o que corresponde a mais de 50% da média prevista para todo o mês (INMET, 2020). Conseqüentemente, dentro da estação de treinamento Mata do Paraíso (Viçosa/MG), o impacto mais notável foi a grande elevação do nível da água de sua principal lagoa. Esse aumento abrupto do nível da água resultou no alagamento parcial de várias árvores pré-reprodutivas da espécie *Cecropia glaziovii*, colonizadas ou não por formigas da espécie *Azteca muelleri* (Oliveira et al., 2015; Gomes et al., 2021). A água cobriu completamente as raízes e parte dos troncos das árvores de *Cecropia* entre 0,2 a 1,6m acima do solo, dependendo da posição da planta em relação ao nível da lagoa. O nível da água praticamente não variou durante os nove meses de estudo (entre janeiro e setembro de 2020).

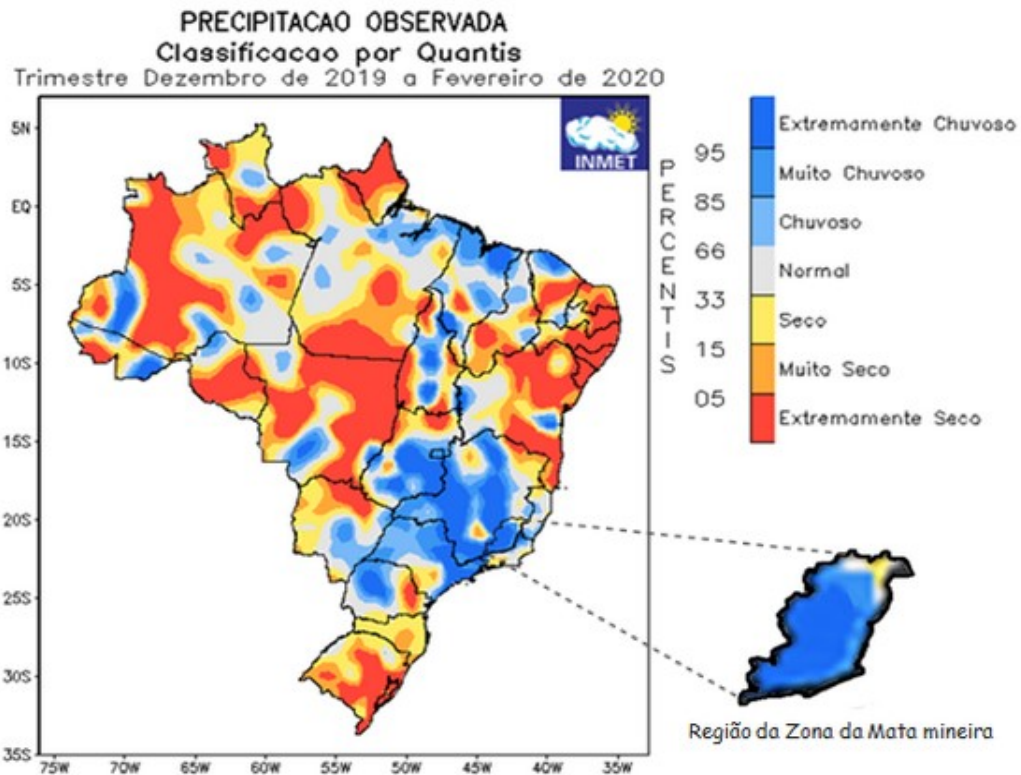


Figura 1 – Mapa da precipitação observada gerado pelo INMET para o trimestre de dezembro de 2019 a fevereiro de 2020, indicando condições de chuva extrema para a região da Zona da Mata Mineira, onde se encontra a cidade de Viçosa e nossa área de estudo.

1.3. Sistema biológico: *Azteca-Cecropia*

Cecropia é um gênero composto por espécies arbóreas caracterizadas como pioneiras, de crescimento rápido, de ampla ocorrência nas regiões neotropicais, higrófila, heliófila e popularmente conhecida como embaúba (Lorenzi, 1992; Berg et al., 2005). Uma característica marcante de diversas espécies desse gênero é sua associação mutualística com formigas, principalmente do gênero *Azteca* (Dolichoderinae). Nessa interação, a planta, por meio da produção de Corpúsculos Mullerianos (Janzen, 1969; Rickson, 1976), fornece alimento para a colônia de formigas (Longino, 1991). Ademais, a árvore possui um tronco oco e filamentos de sua parede vegetal (prostoma); sendo que essas duas características tornam a *Cecropia* ideal para a nidificação de *Azteca*. Para complementação de sua dieta, as formigas cultivam fungos (Chaetothyriales) no interior da planta e usam os mesmos para alimentação das larvas (Mayer et al., 2018). De forma geral, as formigas do gênero *Azteca* são agressivas e territorialistas, e através da dispersão de sinais –

por glândulas localizadas na região abdominal (gáster) – recrutam os indivíduos do ninho (Do Nascimento et al., 1998; Bruna et al., 2004) para defender a planta contra inimigos naturais (Schupp, 1986; Zorzal et al., 2021). Além disso, as formigas podem fertilizar a árvore depositando matéria orgânica e excreta no interior da planta (Beattie, 1985; Dejean, 2012; Sagers, 2000; Gomes et al., 2021). Acredita-se que essa troca de nutrientes é mediada pela associação das formigas com os fungos da ordem Chaetothyriales (Mayer et al., 2018) que teriam a capacidade de decompor e transferir esses nutrientes para a planta (veja: Leroy et al., 2011, para *Hirtella physophora* e *Allomerus decemarticulatus*).

Mais especificamente, estudamos aqui a espécie *Cecropia glaziovii* (Cecropiaceae), que é a espécie de *Cecropia* mais abundante na região de Viçosa e na Mata do Paraíso (Meira-Neto & Martins, 2002). Estudos anteriores realizados pelo nosso grupo de pesquisa detectaram que *C. glaziovii* é sempre colonizada pela formiga *Azteca muelleri* neste local (Oliveira et al., 2015; Zorzal et al., 2021; Gomes et al., 2021). Esses estudos indicaram que árvores de *C. glaziovii* colonizadas por *A. muelleri* experimentam um maior crescimento e sobrevivência do que plantas não colonizadas (Oliveira et al., 2015; Gomes et al., 2021). Isso ocorreria por quatro fatores principais: i) Redução da herbivoria; ii) Fertilização da planta pelas formigas; iii) Economia de energia da planta pelo menor investimento em defesas físicas (tricomas) e iv) Menor infecção das plantas por fungos.

1.4. Amostragem das árvores

Foram amostradas 90 árvores da espécie *C. glaziovii* localizadas nos arredores da principal lagoa da Mata do Paraíso (20° 48' 71" S e 42° 51' 50" O). Essas plantas foram separadas em três grupos: 1) “Árvores não alagadas com formigas” - 30 indivíduos de *C. glaziovii* colonizados por formigas (*A. muelleri*) em locais não atingidos pelo alagamento (plantas com altura média de 9,1m); 2) “Árvores alagadas com formigas” - outros 30 indivíduos de *C. glaziovii* colonizados por formigas (*A. muelleri*), porém parcialmente alagadas (plantas com altura média de 7,5m); 3) “Árvores alagadas sem formigas” - outros 30 indivíduos de *C. glaziovii* também parcialmente alagadas, mas não colonizadas por formigas (*A. muelleri*) (plantas com altura média de 8 m); (Figura 2).

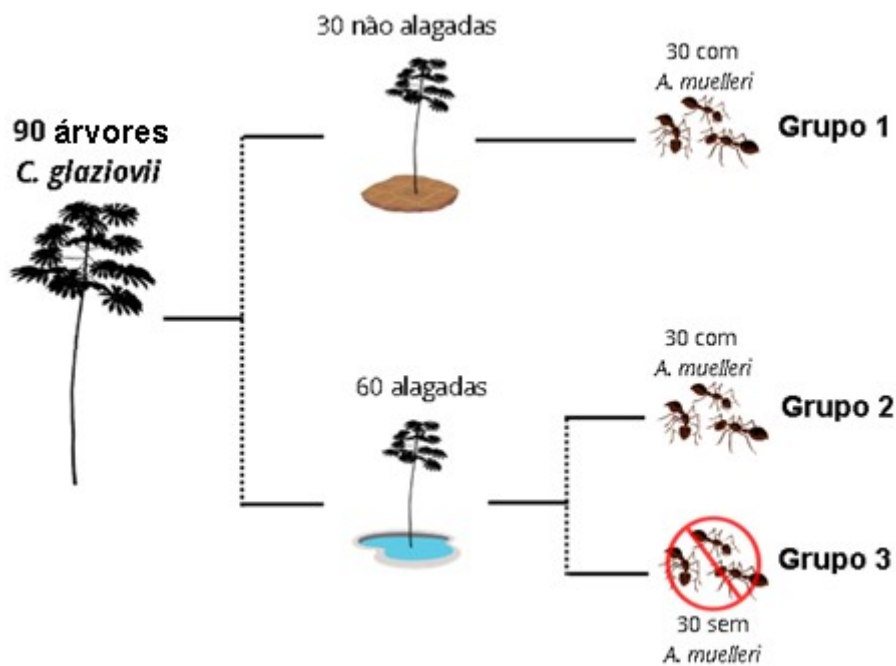


Figura 2 - Esquema da amostragem das árvores de *Cecropia glaziovii* com suas respectivas colônias de formigas *Azteca muelleri*.

1.5. Teste de dureza do caule das árvores

Utilizamos a dureza de tronco como indicativo do efeito da inundação sobre a saúde das árvores. A medida da dureza foi realizada utilizando um durômetro digital, equipamento capaz de determinar a dureza de materiais (em unidades de Shore tipo A) através da resistência da superfície amostrada à penetração de uma ponta metálica. Em todas as árvores (grupos 1, 2 e 3) aplicamos o durômetro por cinco vezes, na parte central de cinco diferentes entrenós escolhidos aleatoriamente; sempre acima de 1 metro de altura do chão ou da lâmina d'água. Com essas medidas foi calculada a dureza média da árvore. Averiguamos essas medidas mensalmente a partir do quinto mês (pois somente a partir deste foi possível dar início a esta pesquisa) de alagamento, por quatro meses (maio, junho, julho e agosto). Para comparar a dureza entre as plantas não alagadas com e sem formigas, repetimos o mesmo método em 30 árvores de *C. glaziovii* não alagadas na Mata do seu Zé (amostragem complementar, descrita a seguir).

1.6. Teste de dureza do caule complementar

Utilizando a mesma metodologia descrita acima, amostramos mais 30 indivíduos de *C. glaziovii* (com altura aproximada de 6m) não colonizados por formigas em um fragmento de mata atlântica a aproximadamente 9 km de distância da Mata do Paraíso. Esse fragmento é chamado de Mata do seu Zé, sendo uma área privada com aproximadamente 10 anos de regeneração de Mata Estacional Semidecidual (mesma vegetação da Mata do Paraíso). Utilizamos estes indivíduos extras de *C. glaziovii* para comparar a dureza de troncos das plantas não alagadas com formigas (*grupo 1* - Mata do Paraíso) com plantas sem formigas (amostragem complementar - Mata do seu Zé). Essa amostragem complementar foi feita em outra localidade porque não foi encontrado um número suficiente de indivíduos de *C. glaziovii* não alagados e sem formigas na Mata do Paraíso.

1.7. Ensaio de agressividade das formigas

Para a determinação do efeito do alagamento sobre a agressividade das formigas durante os meses de abril e maio de 2020, foram realizados cinco testes em campo, aplicados sempre nos grupos de árvores que possuíam formigas: “árvores não alagadas com formigas” e “árvores alagadas com formigas” (grupos 1 e 2, respectivamente). Antes de cada teste foi realizado o estímulo mecânico da colônia pela vibração da árvore, para a demonstração de agressividade das formigas; uma vez que as formigas reagem à vibração de sua árvore hospedeira (Dejean et al., 2008; Marting, 2018). O estímulo consistiu de um impacto mecânico repetitivo no tronco das árvores à altura de 1,5m do chão (ou da lâmina d’água). Para esse estímulo, utilizamos um cabo de madeira e mantivemos 20 batidas por 20 segundos; com força moderada para que a árvore vibrasse ligeiramente, mas não fosse danificada. Após o estímulo foram realizados quatro testes comportamentais:

1º Teste: Velocidade das formigas

Focando-se sempre em um mesmo entrenó com altura e diâmetro previamente mensurados (utilizando uma fita métrica), foram realizadas quatro filmagens com duração de 60 segundos cada, nos momentos de 1, 3, 5 e 10 minutos após estímulo na árvore. Os vídeos foram assistidos em computador com o auxílio de software de reprodução de vídeo em câmera lenta, para o acompanhamento das

formigas em movimento. Em cada um dos momentos filmados (1, 3, 5 e 10 minutos) foram acompanhadas 10 formigas que dentre todas, percorreram a distância vertical (representado pela letra **h** na Figura 3) em um único movimento em linha reta e perpendicular ao nó do caule sem interrupções; totalizando 40 formigas observadas. Utilizando um cronômetro digital, contabilizamos o tempo gasto por essas formigas ao percorrerem a distância (**h**, Fig. 3). Finalmente, foi calculada a velocidade média (distância em centímetros dividida pelo tempo em segundos) das formigas de cada colônia para cada um dos quatro momentos (1, 3, 5 e 10 minutos).

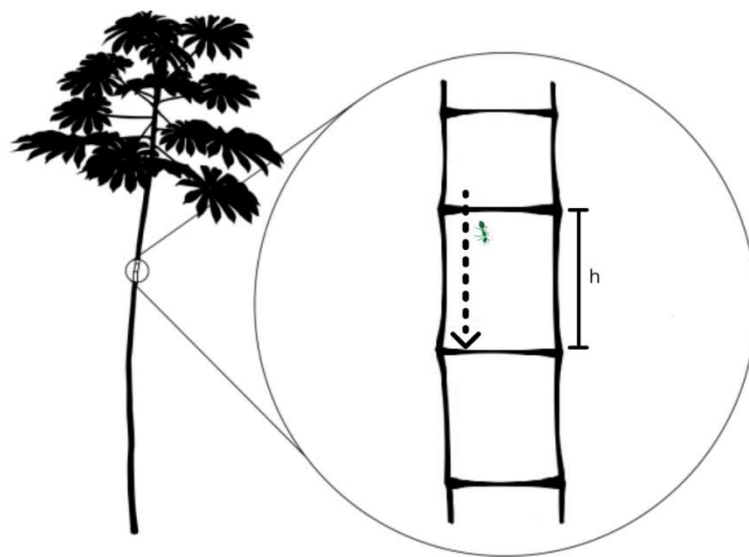


Figura 3 - Esquema do percurso realizado pela formiga (*A. muelleri*) no caule de sua hospedeira (*C. glaziovii*), para o cálculo da velocidade (cm/s). A seta pontilhada representa a direção do movimento da formiga, percorrendo todo o entrenó. O **h** representa a distância vertical do percurso, sendo a altura do entrenó.

2º Teste: Densidade das formigas

Dos mesmos vídeos do teste anterior (considerando o mesmo entrenó com sua área determinada), foram retiradas 10 imagens instantâneas (print screen) a cada 6 segundos de vídeo (cada vídeo possui duração de 60 segundos). As imagens foram analisadas em computador para a determinação da densidade de formigas (número de formigas por área do entrenó) em patrulhamento nos momentos 1, 3, 5 e 10 minutos após o estímulo. Posteriormente, foi calculada a densidade média de indivíduos de formigas em patrulhamento no caule de cada colônia, apresentado em formigas/m².

3º Teste: Flexão de abdômen (gáster) das formigas

Utilizando as imagens (print screen) do teste anterior (densidade de formigas em patrulha), mas apenas do 5º minuto após estímulo (aparentemente, o momento de maior atividade das formigas), quantificamos a porcentagem de formigas com abdômen flexionado por colônia (grupos 1 e 2). É através da flexão do abdômen (gáster) que as formigas desse gênero aumentam a dispersão dos sinais de alerta para o recrutamento das demais em defesa da hospedeira (Bruna et al., 2004).

4º Teste: Comportamento das formigas frente a um potencial inimigo ou presa

Para comparar o comportamento das formigas frente a um potencial inimigo ou presa entre colônias de árvores não alagadas (grupo 1) e árvores alagadas (grupo 2), utilizamos um experimento de remoção de cupins (semelhante ao utilizado por Dejean, 2009). Para isso, foram fixadas com fita crepe pequenas plataformas triangulares de papel cartão no tronco das árvores a uma altura de 1,40 m do chão ou da lâmina d'água. Em seguida foi realizado o estímulo das colônias (como descrito para os métodos anteriores) nas proximidades da plataforma e, no exato momento em que o estímulo cessou, foi colocado sobre a plataforma um indivíduo de cupim (*Syntermis sp.*). A partir disso registramos o comportamento não agressivo predominante das formigas em até 10 minutos de observação ou o comportamento agressivo, quando houve remoção ou captura do cupim (Tabela 1).

Tabela 1 – Categorização dos comportamentos demonstrados pelas formigas em interação com o cupim.

Categoria	Interação	Comportamento
0	Ignorar: as formigas apenas passam pela plataforma, mas não interagem com o cupim.	Não-agressivo
1	Evitar: as formigas tocam os cupim, mas se retiram após contato.	Não-agressivo
2	Remover: as formigas atacam o cupim até sua remoção da plataforma.	Agressivo
3	Capturar: as formigas carregam o cupim ao longo do caule.	Agressivo

5º Teste: Tempo de resposta das formigas

Simultaneamente ao 4º teste (descrito acima), mensuramos o tempo de resposta das formigas até a remoção do cupim da plataforma. Utilizando um cronômetro digital, contabilizamos 10 minutos como o tempo máximo para a ação das formigas.

1.8. Análise de isótopos estáveis

Utilizamos o rastreamento de isótopos estáveis para verificar se existe uma influência do alagamento na fonte dos nutrientes ingeridos pelas formigas. Isso pode ser realizado por meio da análise das assinaturas isotópicas de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) presentes nos tecidos biológicos (Sagers et al., 2000). Os isótopos estáveis de nitrogênio (^{15}N) são amplamente utilizados no mapeamento de nutrientes e avaliação da movimentação da energia nas teias tróficas (Huxley, 1978; DeNiro & Epstein, 1978; Rickson, 1979; Peterson & Fry, 1987). Por meio dessa análise é possível comparar a quantidade de nitrogênio proveniente de outros níveis tróficos, assimilados pelas formigas (veja: Sagers et al., 2000, para uma espécie de *Azteca* sp.). Assim, utilizamos essa técnica para testar se as formigas que habitam árvores alagadas aumentam o consumo de alimentos à base de nitrogênio.

Dessa forma, no mês de maio (quinto mês de exposição ao alagamento) foram coletados 30 indivíduos de cada uma das 60 colônias de *A. muelleri* localizadas em 60 indivíduos de *C. glaziovii*, sendo 30 plantas não alagadas e 30 plantas alagadas (grupos 1 e 2). Todas as amostras de formigas foram secas em estufa à 55°C por 60 minutos e, com a utilização de um moinho de bolas, as formigas secas foram transformadas em um pó fino. Assim, com amostras de 2 a 3mg desse pó realizamos análises de fluxo contínuo da taxa de isótopos estáveis em espectrometria de massa. Através desta foi quantificada a assinatura dos isótopos estáveis de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e a razão entre carbono e nitrogênio presentes nos tecidos das formigas. Os procedimentos laboratoriais foram realizados no Laboratório de Isótopos Estáveis do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA), da Universidade de São Paulo (USP), em colaboração com o Prof. Dr. Marcelo Z. Moreira.

1.9. Sobrevivência das árvores e formigas

Acompanhamos, semanalmente, as colônias de formigas e as árvores (grupos 1, 2 e 3) até o final do alagamento. Consideramos como final do alagamento o recuo da água e a completa exposição da base da árvore em solo seco. Sendo assim, durante 37 semanas (aproximadamente nove meses) registramos a presença das formigas em suas árvores (grupos 1, 2 e 3). Consideramos colônias “mortas” as que não mais apresentavam formigas forrageando no exterior da planta. Para as árvores, consideramos como “mortas” aquelas que tombavam na água, ou seja, que sofriam o rompimento total de seu tronco.

1.10. Análises estatísticas

Para testar nossa primeira hipótese, sobre os efeitos do alagamento parcial na dureza de árvores de *C. glaziovii*, realizamos um modelo linear generalizado misto (MLGM). Para esse modelo utilizamos a dureza média do tronco como variável resposta e os grupos de árvores 1, 2 e 3 (Fig. 2) e os meses de amostragem (do quinto ao oitavo mês após o início do alagamento) como variáveis explicativas. A identidade de cada árvore foi considerada como variável aleatória nesse modelo (correção para medidas repetidas), pois amostramos as mesmas plantas ao longo do tempo. Para testar se a presença da formiga influencia a dureza de árvores de *C. glaziovii* não alagadas realizamos um modelo linear generalizado (MLG) adicional. Nesse modelo utilizamos a dureza média do tronco como variável resposta e comparamos as plantas não alagadas com formigas (*grupo 1 - Mata do Paraíso*) e plantas sem formigas (amostragem complementar - Mata do seu Zé), utilizadas aqui como variáveis explicativas.

Para os testes de velocidade e densidade de formigas em patrulha foram construídos dois modelos lineares, comparados por meio de análises de variância (ANOVA). Para estes testes apresentamos a velocidade média e a densidade média de indivíduos por colônia, como variável resposta e os grupos de árvores 1 (não alagadas com formigas, $n=30$) e 2 (alagadas com formigas, $n=27$) como variáveis explicativas. Para essa análise, foram utilizados modelos lineares, pois os dados cumpriram os requisitos de normalidade e homogeneidade de variâncias.

Comparamos a porcentagem de indivíduos de *A. muelleri* com o abdômen flexionado entre colônias não alagadas (grupo 1) e colônias alagadas (grupo 2) utilizando Modelos Lineares Generalizados (MLG) com distribuição quasibinomial. Apresentamos a porcentagem de indivíduos (que demonstraram tal comportamento) por colônia, como variável resposta e os grupos colônias de árvores não alagadas (grupo 1, $n=30$) e alagadas (grupo 2, $n=27$) como variável explicativa.

Para comparar as frequências dos comportamentos das formigas frente aos cupins (Tabela 1) entre colônias não alagadas (grupo 1, $n=30$) e alagadas (grupo 2, $n=21$) utilizamos o método estatístico de Montecarlo baseado na tabela de contingência $r \times c$ (Patefield, 1981). Essa análise testou se a frequência de cada classe de comportamentos (agressivos ou não agressivos) é diferente entre esses dois grupos de árvores e colônias.

Para testar se o tempo até a remoção do cupim pelas formigas foi diferente entre colônias localizadas em plantas alagadas (grupo 2, $n=21$) e não alagadas (grupo 1, $n=30$) realizamos uma análise da variância (ANOVA). Para essa ANOVA consideramos o tempo em minutos como variável resposta e os grupos de colônias, não alagadas e alagadas, como variáveis explicativas. Mais uma vez, os dados dessa análise cumpriram os requisitos de normalidade e homogeneidade de variâncias e por isso utilizamos modelos lineares.

Para determinar se houve mudanças na dieta de *A. muelleri*, causadas pelo alagamento, foram utilizados dois Modelos Lineares Generalizados (MLG). Para esses dois modelos utilizamos a relação C/N e as assinaturas isotópicas naturais de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) como variáveis resposta (uma variável para cada modelo) e os grupos de formigas de colônias em árvores não alagadas e alagadas (grupo 1, $n=30$ e grupo 2, $n=30$) como explicativas.

Para comparar os efeitos do alagamento na sobrevivência das árvores de *C. glaziovii* (grupos 2, $n=30$ e 3, $n=30$) e das colônias de formigas de *A. muelleri* (grupo 2, $n=30$), realizamos uma análise de sobrevivência com distribuição de Weibull (Weibull, 1951). Para essa análise o tempo até a morte das colônias de formigas e de suas plantas hospedeiras foi utilizada como variável resposta e as colônias de

formigas localizadas em árvores alagadas ($n=30$), árvores alagadas com formigas ($n=30$) e árvores alagadas sem formigas ($n=30$) como variável explicativa.

Todas as análises (com exceção do teste Montecarlo, que possui sua própria plataforma) foram realizadas utilizando o software livre R (R Development Core Team, 2022), com os seguintes pacotes: lme4, emmeans, lmerTest e survival.

Destaco aqui para redução do número de amostras apresentados em cada uma das análises descritas anteriormente, que conseqüentemente será observada na redução do grau de liberdade nos resultados no próximo tópico. Este se deve à morte dos organismos amostrados ao longo do período experimental.

2. RESULTADOS

2.1. *Efeito do alagamento e da presença das formigas na dureza das árvores*

Identificamos que a dureza de caule diminuiu entre o quinto e o oitavo mês de exposição ao alagamento ($F_{(3,267)} = 17.594$; $P \ll 0.001$; Fig. 4). Ademais, detectamos que a perda de dureza ao longo dos cinco meses não difere entre árvores alagadas com e sem formigas ($F_{(4,267)} = 0.39$; $P = 0.98$; Fig. 4). O grupo de árvores não alagadas com formigas manteve sua dureza de caule entre os cinco meses (variação positiva média entre o quinto e o oitavo mês de 1.1%). Por outro lado, as plantas alagadas com e sem formiga experimentaram um decréscimo de 27.6% e 8.7% respectivamente, entre o quinto e o oitavo mês de alagamento (Fig. 4). Em uma análise adicional encontramos que a dureza das árvores não alagadas com e sem formigas não diferem entre si ($F_{(1,58)} = 1.61$; $P = 0.21$; Fig. 5) – ambos os grupos nunca foram afetados por alagamento.

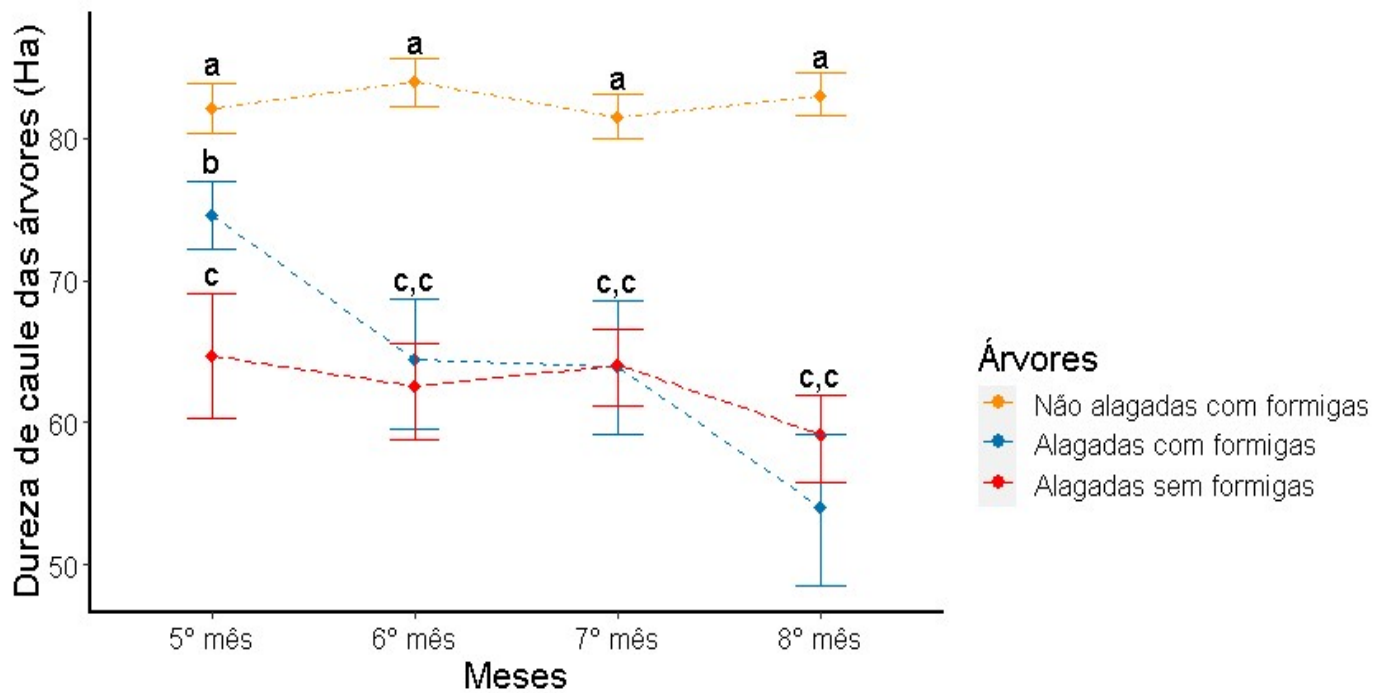


Figura 4 - Comparação da dureza média (\pm IC) do caule entre o quinto e oitavo mês de alagamento das raízes de três grupos de árvores de *C. glaziovii* ($n = 30$): árvores alagadas com formigas; árvores alagadas sem formigas e árvores não alagadas com formigas.

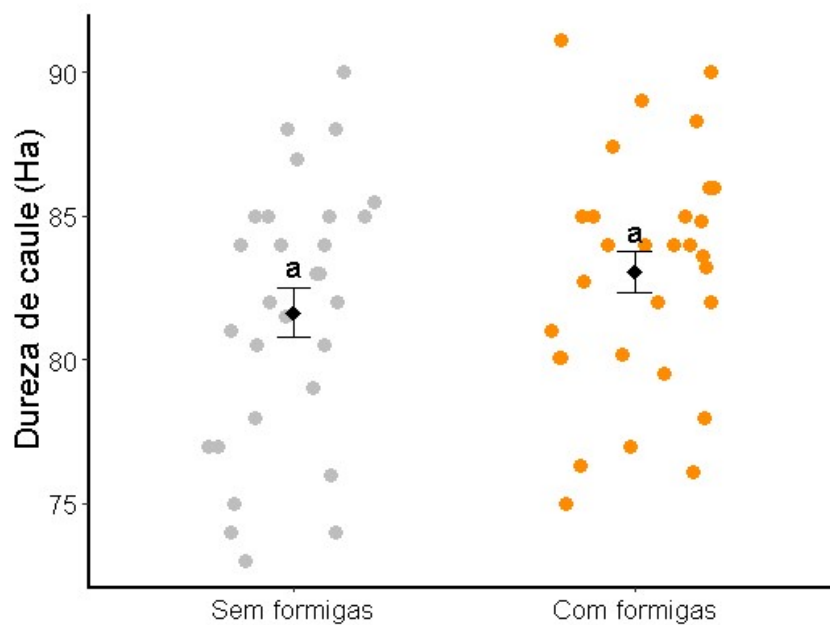


Figura 5 - Comparação da dureza média (\pm EP) do caule entre árvores de *C. glaziovii* não alagadas com formigas ($n = 30$) e sem formigas ($n = 30$).

2.2. Efeito do alagamento na agressividade das formigas

1º Teste: Velocidade de formigas

Observamos maior velocidade média das formigas nas árvores alagadas do que não alagadas ($F_{(1,55)} = 8.27$; $P = 0.0007$; Fig 6), independente do tempo de observação. Também, encontramos que a velocidade média das formigas diminuiu ao longo dos 10 minutos de observação tanto em plantas alagadas quanto não alagadas ($F_{(3,168)} = 5.39$; $P < 0.0001$; Fig 6).

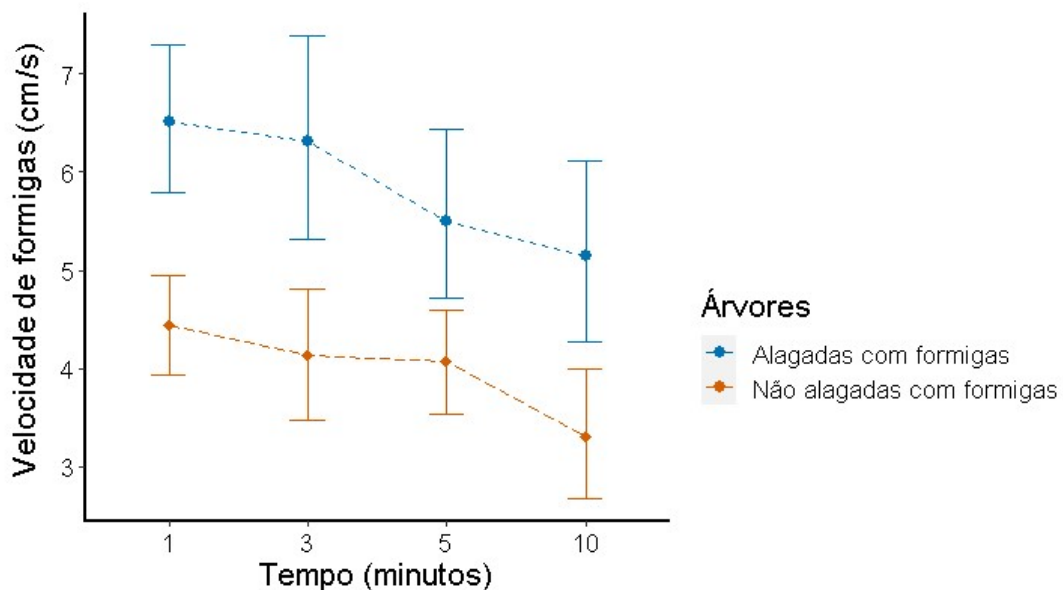


Figura 6 – Comparação da velocidade média (\pm IC) de indivíduos de *A. muelleri* em patrulhamento em árvores alagadas ($n=27$) e não alagadas ($n=30$).

2º Teste: Densidade de formigas

Encontramos uma maior densidade de formigas em patrulha nas colônias localizadas em árvores alagadas do que não alagadas ($F_{(1,55)} = 8.27$; $P = 0.006$; Fig. 7). Houve variação na densidade de formigas ao longo dos 10 minutos analisados ($F_{(3,168)} = 5.28$; $P = 0.001$; Fig. 7), onde o recrutamento de ambos os grupos aumentou entre 1 e 3 minutos e diminuiu entre 5 e 10 minutos de observação.

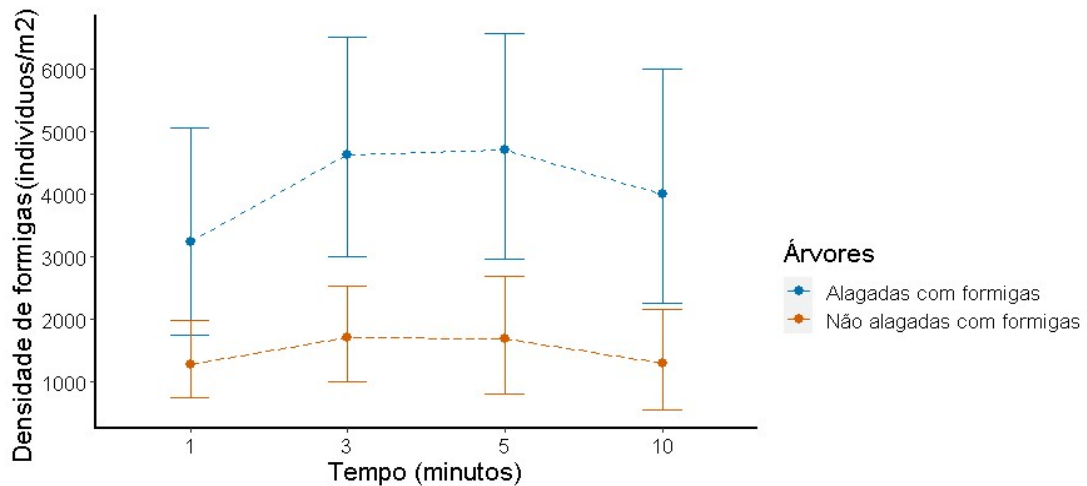


Figura 7 – Variação da densidade média (\pm IC), de indivíduos de *A. muelleri* por m² em árvores alagadas ($n=27$) e não alagadas ($n=30$).

3º Teste: Flexão de abdômen (gáster) das formigas

Identificamos que a proporção de formigas com abdômen flexionado foi em média 35% maior em colônias de árvores alagadas em comparação às árvores não alagadas ($F_{(1,54)} = 41.02$; $P \ll 0.001$; Fig. 8). É importante ressaltar que a variação em torno da média foi muito maior nas colônias de árvores não alagadas (entre 10 e 90%), enquanto nas colônias de árvores alagadas se manteve próxima a média em valores elevados (entre 71 e 100%) (Fig. 8).

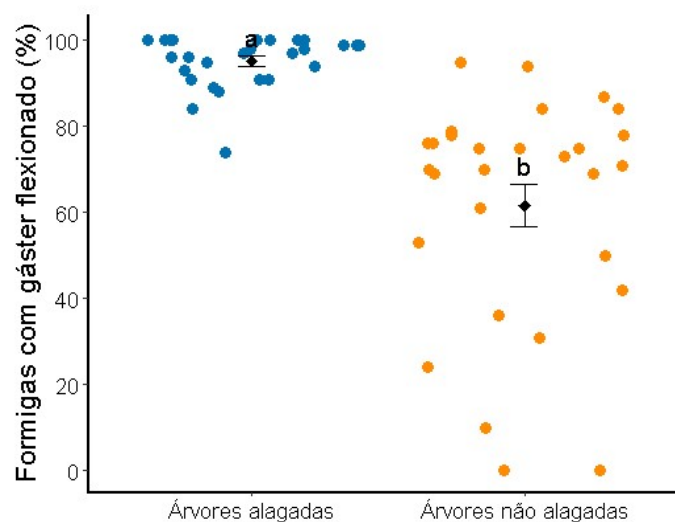


Figura 8 – Comparação da porcentagem média (\pm EP) de indivíduos de *A. muelleri* com abdômen (gáster) flexionado em direção à mandíbula, entre colônias de árvores alagadas ($n=27$) e não alagadas ($n=30$).

4º Teste: Comportamento das formigas frente a um potencial inimigo ou presa

Quantificamos maior frequência de comportamentos agressivos nas formigas de colônias em árvores alagadas quando comparadas às de árvores não alagadas. Por outro lado, os comportamentos não agressivos foram mais comuns em formigas de árvores não alagadas (Tobs = 124.606; Tran (mean +/- SD) = 121.18 +/- 1.38; $P < 0.02$; 10000 randomizações realizadas; Fig. 9). Vimos que as formigas de árvores alagadas apresentaram 95.2% de comportamentos agressivos enquanto as de árvores não alagadas 63.3%. Já em árvores não alagadas, 26.6% das formigas apresentaram comportamento não agressivo enquanto esses comportamentos foram observados em apenas 4.8% nas formigas de árvores alagadas (Fig. 9).

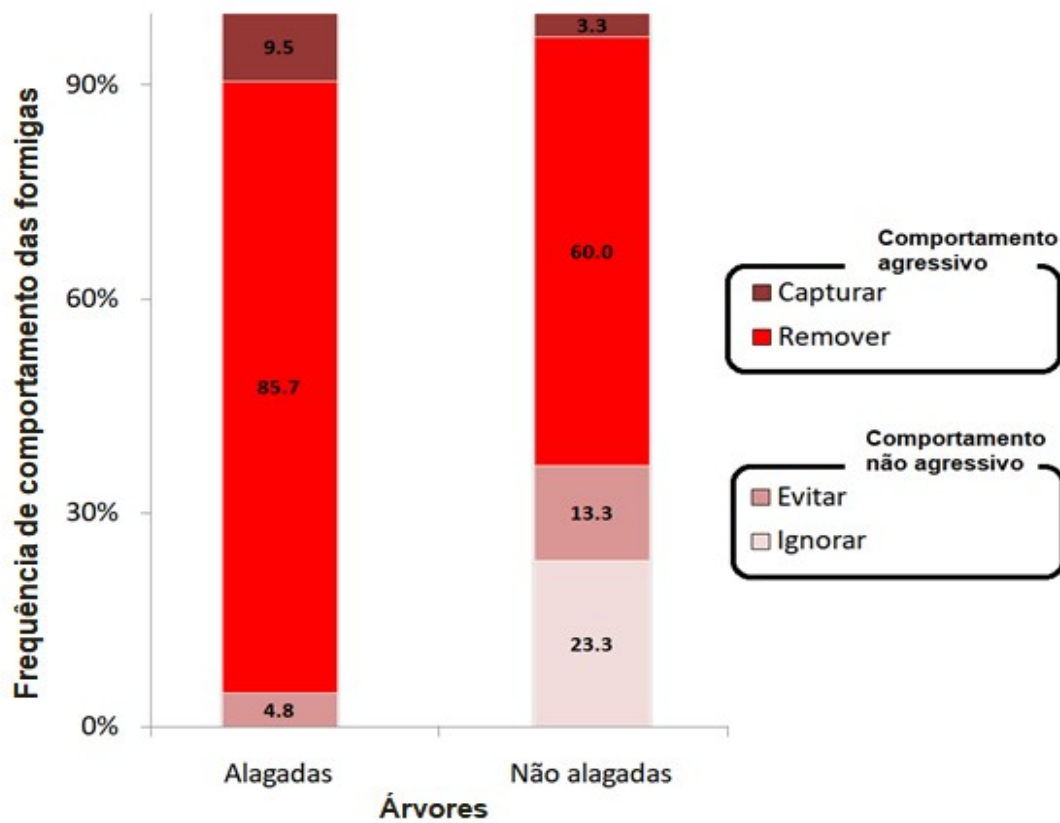


Figura 9 – Frequência de comportamentos (%) de *A. muelleri* em resposta aos cupins, comparando colônias de árvores alagadas ($n=21$) e não alagadas ($n=30$).

5º Teste: Tempo de resposta das formigas

Encontramos maior agilidade na remoção do cupim pelas formigas de árvores alagadas do que não alagadas ($F_{(1,49)} = 12.2$ e $P = 0.001$), tendo as primeiras removido o cupim da plataforma aproximadamente três vezes mais rápido (Fig. 10).

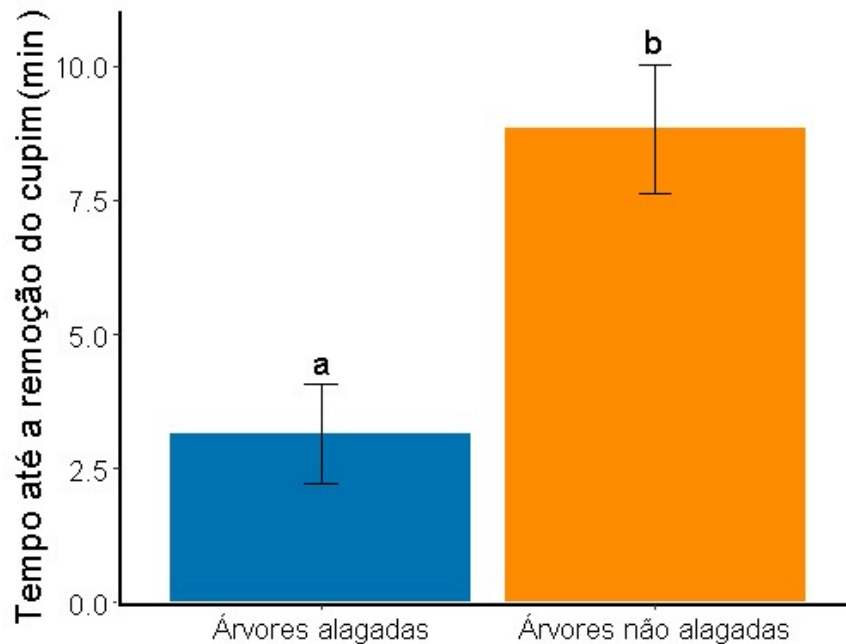


Figura 10 – Tempo médio (\pm SE) até a remoção do cupim pelas formigas de *A. muelleri*, comparando colônias de árvores alagadas ($n=21$) e não alagadas ($n=30$).

2.3. Efeito do alagamento na dieta das formigas

A razão entre carbono e nitrogênio foi aproximadamente 20% menor nos tecidos das formigas de árvores alagadas do que não alagadas ($F_{(1,58)} = 5.46$; $P < 0.02$; Fig. 11). Nesse mesmo sentido, detectamos uma assinatura isotópica natural do nitrogênio 15 ($\delta^{15}N$) 25% maior nas formigas de árvores alagadas do que não alagadas. Observamos também uma menor variação dos dados de $\delta^{15}N$ em formigas de plantas alagadas (Fig. 12).

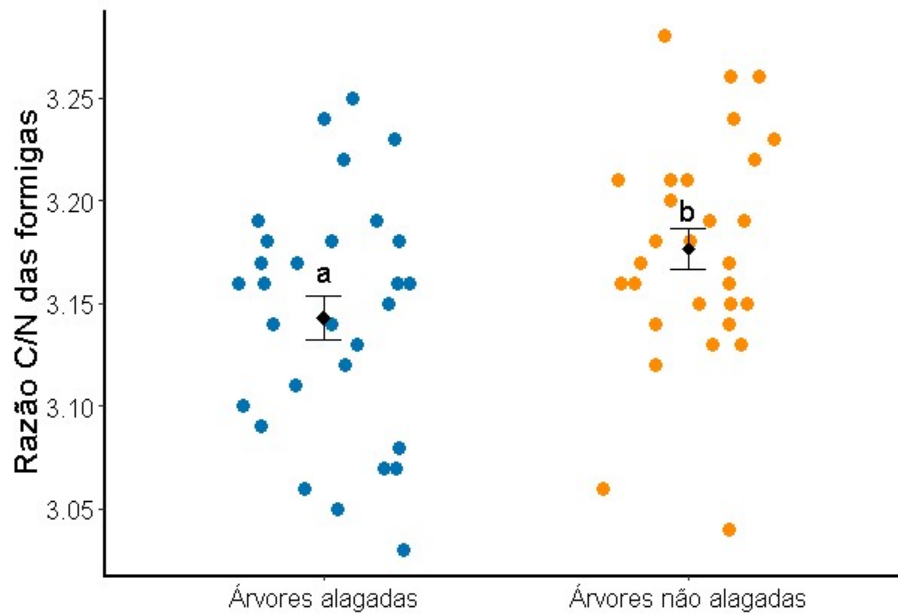


Figura 11 – Comparação entre médias (\pm EP) e unidades amostrais da razão Carbono e Nitrogênio presente no tecido das formigas de colônias em árvores alagadas ($n = 30$) e não alagadas ($n = 30$).

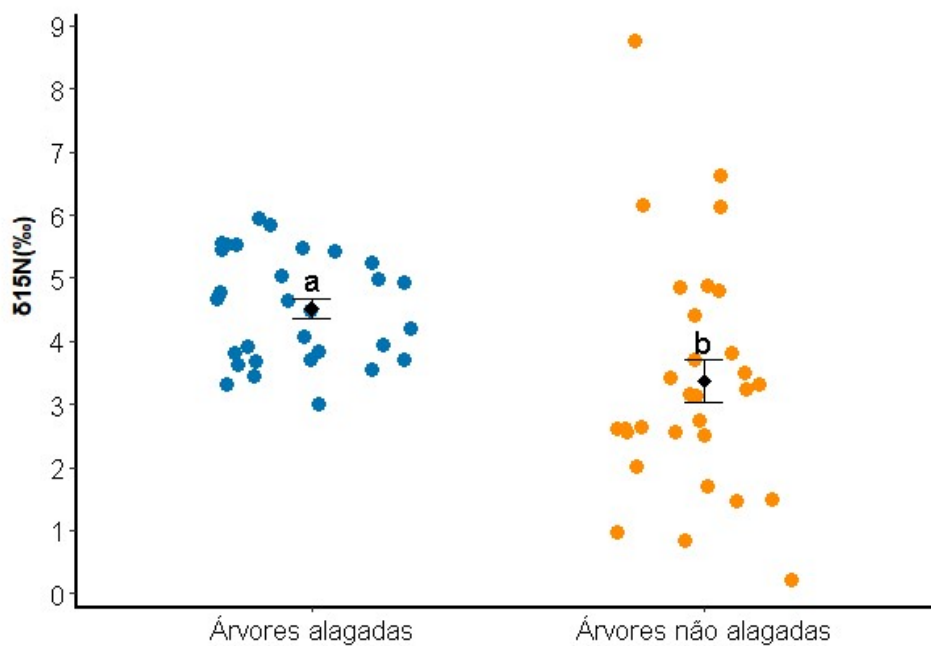


Figura 12 – Comparação entre médias (\pm EP) e unidades amostrais da assinatura isotópica natural de nitrogênio ($\delta^{15}N$) das formigas de colônias alagadas ($n = 30$) e não alagadas ($n = 30$).

2.4. Efeito do alagamento na sobrevivência das árvores e formigas

O tempo até a morte das formigas foi menor que de suas árvores hospedeiras ($D_{(2,87)} = 3.24$; $P \ll 0.001$; Fig. 13). No entanto, não houve diferença no tempo até a morte de árvores com e sem formigas (valor do teste de Weibull). Ambos os grupos de árvores, com e sem formigas, foram afetadas igualmente ($D_{(1,58)} = 3.56$; $P = 0.32$; Fig. 13). Não houve diferença na porcentagem final de sobrevivência, dado que todas as colônias e árvores morreram até a 37^a semana de exposição ao alagamento (oito meses).

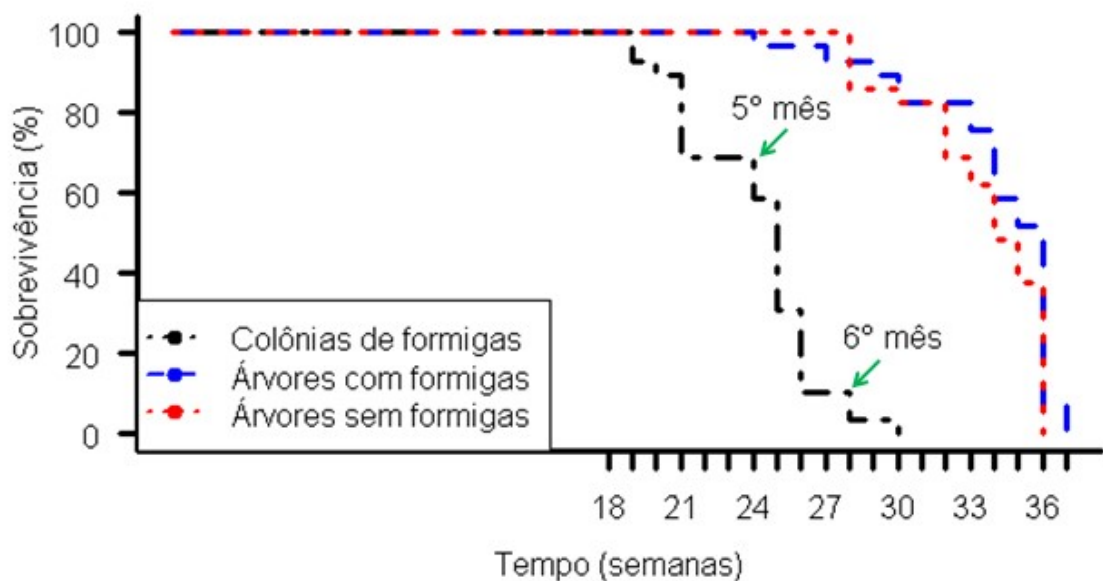


Figura 13 – Curvas de sobrevivência das colônias de formigas *A. muelleri* e das árvores *C. glaziovii*, afetadas pelo alagamento até a 37^a semana (oito meses). As setas indicam o 5º e o 6º mês em exposição ao alagamento.

3. DISCUSSÃO

Corroborando nossas três primeiras hipóteses, este experimento demonstrou um efeito severo do alagamento parcial e ocasional sobre a árvore pioneira *C. glaziovii*, suas formigas mutualistas *A. muelleri* e a interação entre elas. Demonstramos que do ponto de vista da interação, colônias de formigas amenizam os efeitos negativos do alagamento sobre as suas árvores hospedeiras nos primeiros meses de alagamento. Ademais, vimos que formigas de árvores alagadas se tornam mais velozes, mais abundantes em patrulha e mais agressivas e ainda mudam sua dieta quando comparadas às formigas de árvores não alagadas.

Entretanto, rejeitando nossa quarta hipótese, nenhuma árvore e, conseqüentemente, nenhuma das colônias de formigas resistiram aos oito meses de alagamento. Nossos resultados se tornam ainda mais importantes dado que, atualmente, alguns dos efeitos mais marcantes das mudanças climáticas globais são o aumento da frequência e severidade de alagamentos (Pendergrass, 2018; Regoto et al., 2021).

O alagamento parcial causou uma significativa redução na dureza dos troncos de *C. glaziovii* entre o quinto e o oitavo mês após o início da inundaçãõ (Fig. 4). Essa redução pode ter sido causada por efeitos fisiológicos em cascata. Dentre eles se destacam: i) O aumento do espaço entre as células e tecidos para facilitar a difusão de gases; ii) A modificação da estrutura das células, o que afeta a estrutura da parede celular e; iii) O consumo dos elementos de vaso pela árvore, como forma de compensar a escassez energética ocasionada pela perda das folhas e ausência de fotossíntese (Crawford, 1989; Armstrong et al., 1994). No entanto, espera-se que o efeito do alagamento parcial seja contexto dependente e dessa forma vai variar de acordo com o habitat e a espécie de planta estudada (Parolin, 2001).

Afirmando nossa primeira hipótese, vimos que no quinto mês de estudo, árvores alagadas com ninhos de formigas apresentaram maior dureza de caule do que as não colonizadas (Fig. 4). Vimos também que na ausência do alagamento não há mudança das durezas de caule em árvores com ou sem formigas (Fig. 5). Além disso, é notório que a maior mortalidade dos ninhos de formigas (Fig. 13) acontece ao mesmo tempo em que observamos a maior queda na dureza dos troncos de *C. glaziovii* (Fig. 4), ou seja, entre o quinto e o sexto mês de exposição ao alagamento. O conjunto desses resultados nos permite inferir que a presença de ninhos de *Azteca* ameniza o efeito do alagamento sobre a manutenção dos tecidos vegetais de *Cecropia* quando alagadas. A presença de ninhos de *A. muelleri* oferece múltiplos benefícios à *C. glaziovii* (Oliveira et al., 2015, Gomes et al., 2021), de modo que as plantas com formigas têm maior desempenho do que plantas sem formigas (Gomes et al., 2021), o que poderia aumentar a resistência e resiliência das primeiras diante de distúrbios ambientais, tais como o alagamento. Além disso, a própria presença dos ninhos poderia aumentar a resistência da planta ao alagamento pela mudança no ambiente físico no interior das árvores. Isso se daria pela constante manipulação da matéria orgânica, que compõe a estrutura do ninho dentro da planta (Harada,

1989; Longino, 1991) e pode ser utilizada até mesmo para reparos no próprio caule da planta em caso de injúrias (Wcislo et al., 2021). Além disso, *Azteca* cultiva fungos que podem aprimorar o microclima e reforçar a parede interna da árvore (Nepel et al., 2016, Mayer et al., 2021). Entretanto, apesar de terem amenizado a redução da dureza dos troncos, a presença de ninhos de formigas não foi suficiente para que as árvores sobrevivessem ao longo dos oito meses de exposição ao alagamento (Fig.13).

Corroborando nossa segunda hipótese, encontramos que formigas de plantas alagadas foram cerca de três vezes mais rápidas e abundantes em patrulha, do que de árvores não alagadas (Fig. 6 e 7). Elas também demonstraram maior estado de alerta (Fig. 8) e foram mais agressivas há um potencial invasor (Fig. 9). Os resultados aqui observados apontam para uma resposta das formigas ao iminente risco à sobrevivência das colônias. Isso se torna mais evidente ao passo que os testes de agressividade foram realizados enquanto as árvores já enfrentavam entre quatro e sete meses de alagamento. Nesse mesmo período, as plantas já haviam perdido todas as suas folhas há semanas e sofriam com intensa redução da resistência de seus troncos. Por consequência, ao mesmo tempo em que as formigas suportavam a ausência dos Corpúsculos Mullerianos (recompensas alimentares) sua planta hospedeira se tornou um abrigo instável, experimentando a significativa perda de dureza do tronco e outros efeitos negativos citados anteriormente. Desse modo, sugerimos que o aumento da atividade e agressividade das formigas frente ao alagamento ocorre principalmente com o objetivo de preservar a sobrevivência da colônia.

Estudos realizados com *Azteca constructor* no Panamá demonstraram que indivíduos em *Cecropia obtusifolia* mais altos e que oferecem maior disponibilidade de Corpúsculos Mullerianos possuem formigas maiores, mais ativas e agressivas (Marting et al., 2018b). À primeira vista esses resultados seriam contraditórios aos aqui encontrados. No entanto, para o presente estudo, o alagamento impôs um iminente risco à sobrevivência da colônia; o que teria papel prioritário no aumento da agressividade das formigas independente da disponibilidade de recursos ou do tamanho da árvore hospedeira. Outros estudos, realizados na Costa Rica e na Amazônia brasileira, demonstraram que espécies de *Azteca* possuem mecanismos

acurados para detectar e reagir agressivamente a compostos voláteis liberados por *Cecropias* quando a mesma é danificada (Agrawal & Dubin-Thaler, 1999; Bruna et al., 2004). Isso é um indicativo de que as formigas aqui estudadas poderiam ser capazes de reconhecer os danos causados à planta pelo alagamento. Além disso, Zorzal et al. (2021) demonstraram que *A. muelleri* é mais agressiva com coespecíficos de ninhos distantes quando comparado a ninhos próximos, pois esses são uma aparente ameaça a colônia. Então, uma hipótese alternativa seria que *A. muelleri* se tornaria mais agressiva também como resposta à probabilidade de invasão de sua planta hospedeira por outros organismos, influenciada pela perda de habitats terrestres causados pelo alagamento.

Corroborando também nossa terceira hipótese, encontramos que a dieta das formigas de árvores alagadas teve um incremento de nitrogênio quando comparadas às de árvores não alagadas. Esse resultado foi demonstrado tanto pela obtenção de fontes de nitrogênio gerais (redução da razão C/N) quanto pela aquisição de nitrogênio proveniente de nível trófico superior (maior assinatura de isótopos de nitrogênio; $\delta^{15}\text{N}$) (Fig. 11 e 12). O principal fator que influenciou esse resultado pode ter sido a restrição da dieta das formigas causada pelo alagamento. Acreditamos que as formigas que ficaram isoladas pelo alagamento foram forçadas a consumir, quase exclusivamente, os fungos cultivados no interior de suas árvores hospedeiras. Nossos dados apontam três fatores que sustentam essa hipótese. Em primeiro lugar, dado que houve queda total de folhas em plantas alagadas, as mesmas não oferecem Corpúsculos Mullerianos às formigas (fonte majoritária de carbono, Rickson, 1976; Folgarait & Davidson, 1995; Gonçalves-Souza, 2016). Em segundo lugar, outra variação possível na dieta das *Aztecacas* seria a predação de insetos fora da planta (Dejean et al., 2009). Porém, encontramos que o comportamento de captura de cupins é raro em nosso sistema, independente do alagamento (apenas 9.5% e 3% das formigas capturam cupins; Fig. 9). Em terceiro lugar, observamos uma baixa variação nos dados de assinatura do nitrogênio 15 ($\delta^{15}\text{N}$) apenas para as formigas de árvores alagadas (Fig. 12). Isso seria um indicativo de que essas formigas teriam pouca variedade de alimentos oriundos de nível trófico superior, sendo limitadas aos seus fungos cultivados. Vários outros estudos também indicam a importância do fungo para a alimentação de formigas que nidificam em plantas mirmecófitas (Leroy et al., 2011; Blatrix et al., 2012; Nepel et al., 2016). Finalmente,

um estudo realizado com quatro espécies de *Aztecaapontou* que fungos simbiotes (Chaetothyriales) são utilizados pelas rainhas para alimentar as larvas (Mayer et al., 2018).

Diferente do que foi previsto em nossa quarta hipótese, observamos que a presença das formigas não influenciou a sobrevivência das árvores sob efeito do alagamento. Isso foi evidenciado pela morte de todas as colônias de *A. muelleri* e das árvores de *C. glaziovii*, colonizadas ou não, antes do fim do alagamento. Atribuímos a morte das árvores e de suas formigas à exposição a um distúrbio intenso, não recorrente e de longa duração. Dessa forma, é totalmente plausível que os efeitos positivos trazidos pela presença de ninhos de formigas no interior das árvores (vide terceiro parágrafo da discussão) não sejam suficientes para fazer com que as plantas da espécie aqui estudada sobrevivam a até nove meses de alagamento. É importante salientar que o alagamento gera efeitos negativos severos e em cascata nas árvores (Parolin, 2001) e, além disso, os organismos aqui estudados não são adaptados a inundações. Ainda assim, nos primeiros meses de inundação, a presença das formigas atrasou o efeito do alagamento sobre a perda de dureza do tronco das árvores (Fig. 4). Isso é um indicativo de que a presença de formigas mutualistas poderia aumentar a sobrevivência de sua planta hospedeira em inundações com menor tempo de duração.

Por outro lado, em habitats onde os alagamentos ocorrem sazonalmente, a sobrevivência das espécies se torna possível através de adaptações que se desenvolveram ao longo de milhares de gerações (Adis, 1981). Por exemplo, indivíduos jovens e adultos da planta *Cecropia latiloba* (na Amazônia) são resistentes a longos períodos de inundação, podendo ficar parcialmente ou completamente submersos por oito meses (Parolin, 2002). As formigas, por sua vez, podem apresentar estratégias diversas para sobreviver a inundações. Algumas espécies buscam a sobrevivência de sua colônia evacuando de seus ninhos (Kolay & Annagiri, 2015; estudando *Dicoma indicum* na Índia) ou até mesmo atravessando a água ativamente de forma individual (Yanoviak & Frederick, 2014; estudando *Pachicondyla* sp. e *Odontomachus bauri* no Peru e Panamá) ou formando aglomerados que funcionam como jangadas (Mlot et al., 2011; estudando *Solenopsis*

invicta nos Estados Unidos e Fernandes et al., 2021; estudando *Linepithema micans* no Brasil).

É preciso considerar que, devido ao agravamento das mudanças climáticas, os alagamentos estão sendo intensificados tanto em termos de amplitude quanto de permanência da água (Baker, 1995; Turner et al., 1998). O alagamento gera impactos que variam dependendo da espécie de planta estudada (Rebellato et al., 2012); mesmo aquelas já habituadas a esse tipo de distúrbio. De modo similar, as mudanças impulsionadas por um evento não sazonal são inesperadas, afetando de forma mais drástica as comunidades terrestres não adaptadas (Roeder et al., 2018). Isso ocorre não somente pelo seu efeito nos organismos diretamente afetados, mas também pela modificação dos habitats e o efeito na sucessão ecológica (Turner et al., 1998; Poff, 2002; Wittmann et al., 2004; De Jager et al., 2019).

4. CONCLUSÃO

Por meio de diversos experimentos de campo, nosso estudo é pioneiro em demonstrar que um evento de inundação não sazonal causa efeitos severos em um sistema mutualístico obrigatório, a icônica interação *Azteca-Cecropia*. Revelamos aqui que o alagamento parcial causa ao mesmo tempo uma diminuição da dureza de troncos das plantas, intensifica os comportamentos agressivos das formigas e as condiciona a uma mudança na dieta. Finalmente, concluímos que apesar da presença das formigas atrasarem os efeitos do alagamento completo das raízes de suas plantas hospedeiras, todas as árvores e seus ninhos morrem após oito meses de alagamento. Dessa forma, nossos resultados evidenciam a perda das colônias de *Azteca muelleri* e de suas respectivas árvores hospedeiras *Cecropia glaziovii* e da interação entre elas, pela ação de um evento de inundação.

A compreensão sobre os efeitos de distúrbios naturais em sistemas ecológicos pode evidenciar as consequências das mudanças climáticas globais e promover a discussão e elaboração de medidas capazes de mitigar seus impactos. Sabe-se que devido aos efeitos em cascata causados pelas mudanças climáticas globais, as inundações têm se tornado mais frequentes e severas (Pendergrass,

2018; Regoto et al., 2021) e conseqüentemente tem causado perda de espécies e de funções ecológicas. No contexto do nosso estudo, sugerimos que a perda de indivíduos de *C. glaziovii* pode atrasar o processo de regeneração florestal dado que essa se trata de uma planta pioneira com potencial de facilitar a chegada de outras espécies (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos, 1992). Finalmente, esse é o primeiro estudo a demonstrar que a presença de um mutualista pode atrasar o efeito da inundação sobre seu hospedeiro. Isso sugere que interações mutualísticas têm o potencial de minimizar os efeitos de distúrbios naturais que tem sua frequência aumentada frente às mudanças climáticas globais.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADIS, J. U. (1981). **Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in Central Amazonian inundation-forests.** *Amazoniana: Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas*, 7(2), 87-174.
- AGRAWAL, A. A., RUTTER, M. T. (1998). **Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses.** *Oikos* 83: 227–236.
- AGRAWAL, A. A., and B. J. DUBIN-THALER. (1999). **Induced responses to herbivory in the neotropical ant-plant association between azteca ants and cecropia trees: response of ants to potential inducing cues.** *Behavioral ecology and sociobiology* 45:47–54.
- ALLAN, R. P., & SODEN, B. J. (2008). **Atmospheric warming and the amplification of precipitation extremes.** *Science*, 321(5895), 1481-1484.
- ALVAREZ-BUYLLA, E. R., & MARTINEZ-RAMOS, M. (1992). **Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree-an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests.** *Journal of Ecology*, 275-290.
- ARMSTRONG, W. (1979). **Aeration in higher plants.** In advances in botanical research. Ed. H W Woolhouse. Pp. 225 332. 7th edition, Academic Press, London.
- ARMSTRONG, W., BRAENDLE, R. & JACKSON, M. B. (1994). **Mechanisms of flood tolerance in plants.** *Acta Botanica Neerlandica* 43: 307-358.
- BAKER, W. (1995). **Long-term response of disturbance landscapes to human intervention and global change.** *Landscape Ecology* 10:143–159.
- BALLINGER, A., LAKE, P. S. and NALLY, R. M. (2007). **Do terrestrial invertebrates experience floodplains as landscape mosaics? Immediate and longer-term effects of flooding on ant assemblages in a floodplain forest.** *Oecologia*. 152: 227–238.

- BATISTA, C. U. N., MEDRI, M. E., BIANCHINI, E., MEDRI, C., and PIMENTA, J. A. (2008). **Flood tolerance in *Cecropia pachystachya* Trec.(Cecropiaceae):** ecophysiological and morpho-anatomical aspects. *Acta Botanica Brasilica*, 22, 91-98.
- BEATTIE, A. J. (1985). **The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms.** Cambridge University Press, Cambridge, England. | 1991. Problems outstanding in ant-plant interaction research. In C. R. Huxley And D. F. Cutler (Eds.). *Ant-plant interactions*, Pp. 559-572. Oxford University Press, New York, New York.
- BEATTIE, A. J. (1989). **Myrmecotrophy: plants fed by ants.** *Trends in ecology and evolution* 4: 172–176.
- BERG, C. C., ROSSELLI, P. F. & DAVIDSON, D. W. (2005) **Cecropia.** *Flora Neotropica*. 94, 1–230.
- BLATRIX, R., DJIÉTO-LORDON, C., MONDOLOT, L., LA FISCA, P., VOGLMAYR, H., MCKEY, D. (2012). **Plant-ants use symbiotic fungi as a food source:** new insight into the nutritional ecology of ant–plant interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 3940–3947.
- BLOM, C. W. P. M., & VOESENEK, L. A. C. J. (1996). **Flooding:** the survival strategies of plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(7), 290-295.
- BRONSTEIN, J. L. (1994a). **Conditional outcomes in mutualistic interactions.** *Trends Ecol. Evol.* 9: 214-217.
- BRONSTEIN, J. L. (1994b). **Our current understanding of mutualism.** *Q.Rev. Biol.* 69: 31-51.
- BRONSTEIN, J. L. (1998). **The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism.** *Biotropica* 30, 150–161.
- BRONSTEIN, J.L. (2015). **Mutualism.** Oxford University Press, Oxford.
- BRUNA, E. M., LAPOLA, D. M. & VASCONCELOS, H. L. (2004). **Interspecific variation in the defensive responses of obligate plant-ants:** experimental tests and consequences for herbivory. *Oecologia*, 138: 558-565.

- CÂMARA, T., LEAL, I. R., BLÜTHGEN, N., OLIVEIRA, F. M., QUEIROZ, R. T. D., & ARNAN, X. (2018). **Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant–plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest.** *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1022-1033.
- COLLINS, M., KNUTTI, R., ARBLASTER, J., DUFRESNE, J-L., FICHEFET, T., FRIEDLINGSTEIN, P. et al. (2013). **Long-term climate change:** projections, commitments and irreversibility. In: Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor M, Allen SK, Boschung J et al (eds) *Climate change 2013: the physical science basis. contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge University Press, Cambridge, pp 1029–1136.
- COLMER, T. D., PEDERSEN, O. (2008). **Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants:** gasfilms improve CO₂ and O₂ exchange. *New Phytologist* 177: 918–926. 1992.
- CRAWFORD, R. M. M. (1989). **The anaerobic retreat.** Pp. 105–129 In Crawford, R. M. M. (Ed.). *Studies on plant survival: ecological case histories of plant adaptation to adversity.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- CRAWFORD, R. M. M. (2003). **Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution.** *Advances In Ecological Research* 23: 93–185.
- CRAWFORD, R. M. M. (2003). **Seasonal differences in plant responses to flooding and anoxia.** *Canadian Journal Of Botany* 81: 1224–1246.
- DALE, V. H., L. A. JOYCE, S. MCNULTY, R. P. NEILSON, M. P. AYRES, M. D. FLANNIGAN, P. J. HANSON, L. C. IRLAND, A. E. LUGO, C. J. PETERSON. (2001). **Climate change and forest disturbances.** *Bioscience* 51: 723–734.
- DAVIDSON, D. D. W., AND D. MCKEY. (1993). **The evolutionary ecology of symbiotic antplant relationships.** *Journal Of Hymenoptera Research* 2:13–83.
- DAVIDSON, D. W. (1997). **The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants.** *Biol. J. Linn. Soc.* 61, 153–181.

- DAVIDSON, D. W. (2003). **Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies**. *Science* 300:969–972.
- DE JAGER, N. R., VAN APPLIEDORN, M., FOX, T. J., ROHWEDER, J. J., GUYON, L. J., MEIER, A. R., ... & VANDERMYDE, B. J. (2019). **Spatially explicit modelling of floodplain forest succession**: Interactions among flood inundation, forest successional processes, and other disturbances in the Upper Mississippi River floodplain, USA. *Ecological Modelling*, 405, 15-32.
- DEJEAN, A., SOLANO, P. J., AYROLES, J., CORBARA, B., ORIVEL, J. (2005). **Arboreal ants build a trap to ambush and capture prey**. *Nature* 434:973.
- DEJEAN, A., GRANGIER, J., LEROY, C., & ORIVEL, J. (2008). **Host plant protection by arboreal ants**: looking for a pattern in locally induced responses. *Evolutionary Ecology Research*, 10(8), 1217-1223.
- DEJEAN, A., J. GRANGIER, C. LEROY, AND J. ORIVEL. (2009). **Predation and aggressiveness in host plant protection**: a generalization using ants from the genus *azteca*. *Naturwissenschaften* 96:57–63.
- DEJEAN, A., F. PETITCLERC, O. ROUX, J. ORIVEL, AND C. LEROY. (2012). **Does exogenic food benefit both partners in an ant-plant mutualism?** The case of *cecropia obtusa* and its guest *azteca* plant-ants. *ComptesRendus - Biologies* 335:214–219.
- DENIRO, M. J., EPSTEIN, S. (1978). **Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals**. *GeochimCosmochim Acta* 42:495–506.
- DO NASCIMENTO, R. R., BILLEN, J., SANT'ANA, A. E. G., MORGAN, E. D., HARADA, A. Y. (1998). **Pygidial gland of *Azteca NR. bicolor* and *Azteca chartifex***: morphology and chemical identification of volatile components. *J Chem Ecol* 24:1629–1637.
- EASTERLING, D. R., G. A. MEEHL, C. PARMESAN, S. A. CHANGNON, T. R. KARL, AND L. O. MEARNS. (2000). **Climate extremes**: observations, modeling and impacts. *Science*. 289: 2068–2074.

- EHLERINGER, J. R., OSMOND, C. B. (1991). **Stable isotopes**. In: Pearcy Rw, Ehleringer J, Mooney Ha, Rundel Pw (Eds) *Plant Physiological Ecology*. Chapman & Hall, London, Pp 281–300.
- EMER, C., VENTICINQUE, E. M., & FONSECA, C. R. (2013). **Effects of dam-induced landscape fragmentation on Amazonian ant–plant mutualistic networks**. *Conservation Biology*, 27(4), 763-773.
- FERNANDES, G. W., DE CASTRO, F. S., CAMAROTA, F., BLUM, J. C., & MAIA, R. (2021). **Ant Rafting in an Extreme Ecosystem**. *Sociobiology*, 68(4), e7430-e7430.
- FOLGARAIT, P. J., DAVIDSON, D. W. (1995). **Myrmecophytic *Cecropia*: antiherbivore defenses under different nutrient treatments**. *Oecologia* 104: 189–206.
- GELY, C. (2020). **How do herbivorous insects respond to drought stress in trees?** In: *Biological Reviews* 95: 434-448.
- GERISCH, M., F. DZIOCK, A. SCHANOWSKI, C. ILG, AND K. HENLE. (2010). **Community resilience following extreme disturbances: the response of ground beetles to a severe summer flood in a central european lowland stream**. *River Res. Appl.* 28:81–92.
- GOMES, I. J. M. T., SOLAR, R., BLÜTHGEN, N., VASCONCELOS, H. L., SILVA, L. E. B., OLIVEIRA, K. N. & CAMPOS, R. I. (2021). **Multiple effects of mutualistic ants improve the performance of a neotropical ant-plant: A long-term study with the *Cecropia-Azteca* system**. *Basic and Applied Ecology*, 57, 78-90.
- GONÇALVES-SOUZA, T. (2016). **Induced biotic response in Amazonian ant-plants: the role of leaf damage intensity and plant-derived food rewards on ant recruitment**. *Sociobiology*, 63(3), 919-924.
- HADDAD, N. M., CRUTSINGER, G. M., GROSS, K., HAARSTAD, J., KNOPS, J. M. H. & TILMAN, D. (2009). **Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure**. *Ecol. Lett.* 12, 1029–1039.
- HADDAD, N. M., CRUTSINGER, G. M., GROSS, K., HAARSTAD, J. & TILMAN, D. (2011). **Plant diversity and the stability of foodwebs**. *Ecol. Lett.* 14, 42–46.

- HARADA, A. Y. (1989). **Estrutura de colônias de *Azteca alfari* Emery (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderinae) em árvores de *Cecropia concolor* (Moraceae)**. Revista Brasileira de Entomologia 33:169-182.
- HARADA, A. Y. & W. W. BENSON. (1988). **Espécies de *Azteca* (Hymenoptera, Formicidae) especializadas em *Cecropia spp.* (Moraceae): Distribuição Geográfica e Considerações ecológicas**. Revista Brasileira de Entomologia 32:423-435.
- HEIL, M. & MCKEY, D. (2003). **Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research**. Annual review of ecology and systematics. 34:425–453.
- INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA DO BRASIL – INMET. **Normais Climatológicas** (1961/1990). Brasília - DF, 1992. <<https://tempo.inmet.gov.br/PrecAcumulada>>, acessado em: 07 de junho de 2022.
- JANZEN, D. H. (1966). **Coevolution of mutualism between ants and acacias in central america**. *Evolution* 20:249–75.
- JANZEN D.H. (1969). **Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia***. *Ecology*. 50:147–153. doi:10.2307/1934677.
- JANZEN, D. H. (1973). **Dissolution of mutualism between cecropia and its azteca ants**. *Biotropica*, 5:15-28.
- JEANNE, R.L. (1979). **A latitudinal gradient in rates of ant predation**. *Ecology*, 60, 1211–1224.
- JOLY, C. A., & CRAWFORD, R. M. M. (1982). **Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees**. *Journal of Experimental Botany*, 33(4), 799-809.
- KOLAY, S. & ANNAGIRI, S. (2015) **Dual response to nest flooding during monsoon in an Indian ant**. *Scientific Reports*, 5, 13716.
- KOZLOWSKI, T. T. (1984). **Responses of woodyplants to flooding**. In: kozlowskitt, ed. *Flooding and plant growth*. Orlando: Academic Press, 129–163.

- KOZLOWSKI, T. T., PALLARDY, S. G. (1984). **Effects of flooding on water, carbohydrate and mineral relations**. In flooding and plant growth. Ed. T TKoslowski. Pp. 165-193. Academic Press Inc., Orlando, Florida.
- LARSON, E. I., POFF, N. L., ATKINSON, C. L., & FLECKER, A. S. (2018). **Extreme flooding decreases stream consumer autochthony by increasing detrital resource availability**. *Freshwater Biology*, 63 (12), 1483-1497.
- LAWSON, D. A., & RANDS, S. A. (2019). **The effects of rainfall on plant-pollinator interactions**. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(4), 561-569.
- LEROY, C., SÉJALON-DELMAS, N., JAUNEAU, A., RUIZ-GONZÁLEZ, M. X., GRUYTA, H., JARGEAT, P. & ORIVEL, J. (2011). **Trophic mediation by a fungus in an ant-plant mutualism**. *Journal of Ecology*, 99(2), 583-590.
- LONGINO, J. T. (1991). **Azteca ants in cecropia trees: taxonomy, colony structure, and behaviour**. Pages 271–288 in C. R. Huxley And D. F. Cutler, Editors. Ant-Plant Interactions. Oxford University Press, Oxford. Oxford University Press. P. 271–288.
- LORENZI, H. (1992). **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa, Ed. Plantarum
- MEIRA-NETO, J. A. A., & MARTINS, F. R. (2002). **Composição florística de uma floresta estacional semidecidualmontana no município de Viçosa-MG**. *Revista Árvore*, 26(4), 437–446.
- MERCIER, J. L., DEJEAN, A., LENOIR, A. (1998). **Limited aggressiveness among African arboreal ants sharing the same territories: the result of a co-evolutionary process**. *Sociobiology* 32:139–150.
- MARTING, P. R., KALLMAN, N. M., WCISLO, W. T. ET AL. (2018a). **Ant-plant sociometry in the azteca-cecropia mutualism**. *Sci Rep* 8, 17968-201.
- MARTING, P. R., WCISLO, W. T., & PRATT, S. (2018b). **Colony personality and plant health in the azteca-cecropia mutualism**. *Behavioral Ecology*, 29(1), 264-271.

- MATSUI, T. & TSUCHIYA, T. (2006). **Root aerobic respiration and growth characteristics of three typhaspecies in response to hypoxia.** *Ecological Research* 21: 470-475.
- MAYER, V. E., FREDERICKSON, M. E., MCKEY, D., BLATRIX, R. (2014). **Current issues in the evolutionary ecology of ant-plant symbioses.** *New Phytol.* 202:749–764.
- MAYER, V. E., M. NEPEL, R. BLATRIX, F. B. OBERHAUSER, H. VOGLMAYR, AND K. FIEDLER. (2018). **Transmission of fungal partners to incipient cecropia-tree ant colonies.** *PlosOne* 13:1–17.
- MAYER, V. E., DE HOOG, S., CRISTESCU, S. M., VERA, L., & PRENAFETA-BOLDÚ, F. X. (2021). **Volatile organic compounds in the azteca/cecropia ant-plant symbiosis and the role of black fungi.** *Journal of Fungi*, 7(10), 836.
- MCKEY, D., GAUME, L., BROUAT, C., DI GIUSTO, B., PASCAL, L., DEBOUT, G., DALECKY, A. & HEIL, M. (2005). **The trophic structure of tropical ant-plant-herbivore interactions: community consequences and coevolutionary dynamics.** In *biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity* (Eds D. Burslem, M. Pinard & S. Hartley), Pp. 386–413. Cambridge, Uk: Cambridge University Press.
- MEDRI, M. E., BIANCHINI, E., PIMENTA, J. A., COLLI, S. & MULLER, C. (2002). **Estudos sobre a tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi.** Pp. 133-172. In: M.E. Medri; E. Bianchini; O.A. Shibatta & J.A. Pimenta (Eds.). *A Bacia Do Rio Tibagi*. Londrina, Edição Dos Editores.
- MERTL, A. L., RILKIE, K. T. R., TRANIELLO, J. F. A. (2009). **Impact of flooding on species richness, density and composition of amazonian litter-nesting ants.** *Biotropica* 41:633–641.
- MLOT, N. J., TOVEY, C. A., & HU, D. L. (2011). **Fire ants self-assemble into waterproof rafts to survive floods.** *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(19), 7669-7673.

- MOOG, J., SAW, L. G., HASHIM, R. & MASCHWITZ, U. (2005). **The triple alliance: how a plant-ant, living in an ant-plant, acquires the third partner, a scale insect.** *Insect. Soc.*52: 169–176.
- NEPEL, M., VOGLMAYR, H., BLATRIX, R., LONGINO, J. T., FIEDLER, K., SCHÖNENBERGER, J., & MAYER, V. E. (2016). **Ant-cultivated Chaetothyriales in hollow stems of myrmecophytic Cecropia sp. trees—diversity and patterns.** *Fungal ecology*, 23, 131-140.
- NESS, J. H., MORRIS, W. F., & BRONSTEIN, J. L. (2009). **For ant-protected plants, the best defense is a hungry offense.** *Ecology*, 90, 2823–2831.
- NESS, J., MOONEY, K., & LACH, L. (2010). **Ants as mutualists.** *Ant ecology*, 97-114.
- O'CALLAGHAN, M. J., HANNAH, D. M., BOOMER, I., WILLIAMS, M., & SADLER, J. P. (2013). **Responses to river inundation pressures control prey selection of riparian beetles.** *PloS one*, 8(4), e61866.
- O'GORMAN, P. A., & SCHNEIDER, T. (2009). **The physical basis for increases in precipitation extremes in simulations of 21st-century climate change.** *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(35), 14773-14777.
- OLIVEIRA, K. N. ET AL. (2015). **The effect of symbiotic ant colonies on plant growth: a test using an Azteca-Cecropia system.** *Plos One*10, E0120351.
- PAROLIN, P. (2001). **Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of amazonian floodplain trees.** *Oecologia* 128:326–335.
- PAROLIN, P. (2002). **Life history and environment of Cecropia latiloba in Amazonian floodplains.** *Revista de Biologia Tropical*, 50(2), 531-545.
- PAROLIN, P., WALDHOFF, D., ZERM, M. (2010). **Photochemical capacity after submersion in darkness: how amazonian floodplain trees cope with extreme flooding.** *Aquat Bot* 93:83–88.
- PAROLIN, P., WITTMANN, F. (2010). **Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems.** *Aob Plants* 2010.

- PATEFIELD, W. M. (1981). **An efficient method of generating random RxC tables with given row and column totals.** *Journal of Applied Statistics*, 30, 91–97.
- PENDERGRASS, A. G. (2018). **What precipitation is extreme?** *Science* 360, 1072–1073.
- PETERSON, B. J., Fry B. (1987). **Stable isotopes in ecosystem studies.** *Annu Rev Ecol Syst* 18:293–320.
- POFF, N. L. (2002). **Ecological response to and management of increased flooding caused by climate change.** *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 360(1796), 1497-1510.
- POST, D. M. (2002). **Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions.** *Ecology* 83:703–718.
- PRINZING, A., DAUBER, J., HAMMER, E. C., HAMMOUTI, N., & BÖHNING-GAESE, K. (2007). **Perturbed partners: opposite responses of plant and animal mutualist guilds to inundation disturbances.** *Oikos*, 116(8), 1299-1310.
- R CORE TEAM. (2017). **R: A Language And Environment For Statistical Computing.** R Foundation For Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-Project.Org>.
- REBELLATO, L., DA CUNHA, C.N. & FIGUEIRA, J.E.C. (2012). **Respostas da comunidade herbácea ao pulso de inundação no Pantanal do Poconé, Mato Grosso.** *OecologiaAustralis*, 16, 797–818.
- REGOTO, P., DEREZYNSKI, C., CHOU, S. C., & BAZZANELA, A. C. (2021). **Observed changes in air temperature and precipitation extremes over Brazil.** *International Journal of Climatology*, 41(11), 5125-5142.
- RICKSON, F. R. (1971). **Glycogen plastids in müllerian body cells of *Cecropia peltata* - a higher green plant.** *Science* 173:344–347.
- RICKSON, F. R. (1976). **Anatomical development of the leaf trichilium and Müllerian bodies of *Cecropia peltata*.** *American Journal of Botany*, 63(9), 1266-1271.

- RICKSON, F. R. (1979). **Absorption of animal tissue breakdown products into a plant stem—the feeding of a plant by ants.** *Am. J. Bot.* 66, 87–90.
- ROEDER, K. A., ROEDER, D. V., KASPARI, M. (2018). **Disturbance mediates homogenization of above and below ground in vertebrate communities.** *Environentomol* 47:545–550.
- ROSUMEK, F. B., SILVEIRA, F. A. DE S., NEVES, F. DE U., BARBOSA, N. P., DINIZ, L., OKI, Y., PEZZINI, F., FERNANDES, G. W., CORNELISSEN, T. (2009). **Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses.** *Oecologia*160: 537–549.
- SAGERS, C., GINGER, S. & EVANS, R. (2000). **Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in an ant-plant mutualism.** *Oecologia* 123, 582–586.
- SCHUPP, E. W. (1986). **Azteca protection of cecropia: ant occupation benefits juvenile trees.** *Oecologia* 70:379–385.
- SOUZA, C. S., BARONIO, G. J., WEIRICH, C. E., OLIVEIRA, A. F., DOS SANTOS FERREIRA, B. H., ARRUDA, R., & AOKI, C. (2020). **Ants climb plants because they cannot swim: ant presence on flowers during the flood season reduces the frequency of floral visitors.** *Ecological Entomology*, 45(6), 1337-1345.
- THOMPSON, D. R., BURY, S. J., HOBSON, K. A., WASSENAAR, L. I., SHANNON, J. P. (2005). Stable isotopes in ecological studies. *Oecologia* 144:517–519.
- TURNER, M. G. (1998). **Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances.** *Ecosystems* 1:511–523.
- WARDLE, D. A., BARDGETT, R. D., CALLAWAY, R. M., & VAN DER PUTTEN, W. H. (2011). **Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses.** *Science*, 332(6035), 1273-1277.
- WCISLO, A., GRAHAM, X., STEVENS, S., TOPPE, J. E., WCISLO, L., WCISLO, W. T. (2021) **Azteca ants repair damage to their *Cecropia* host plants.** *Journal of Hymenoptera Research* 88: 61-70.

- WEIBULL, W. (1951). **A statistical distribution function of wide applicability.** *Journal of applied mechanics.*
- WELLS, R. L., FROST, C. J. & YANOVIK, S. P. (2021). **Effects of *Azteca trigona* alarm pheromones on heterospecific ant behavior.** *Insect. Soc.* **68**, 359–365. <https://doi.org/10.1007/s00040-021-00836-2>
- WHEELER, W. M., (1942). **Studies of neotropical ant-plants and their ants.** *Bull Museum Comp Zool.* 90:100.
- WIENDENROTH, E. M. (1993). **Responses of roots to hypoxia: their structural and energy relations with the whole plant.** *Environmental And Experim.*
- WITTMANN, F., JUNK, W. J., & PIEDADE, M. T. (2004). **The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession.** *Forest ecology and Management*, 196(2-3), 199-212.
- YANOVIK, S. P. & FREDERICK, D. N. (2014). **Water surface locomotion in tropical canopy ants.** *Journal of Experimental Biology*, **217**, 2163– 2170.
- ZORZAL, G., CAMAROTA, F., DIAS, M., VIDAL, D. M., LIMA, E., FREGONEZI, A., & CAMPOS, R. I. (2021). **The dear enemy effect drives conspecific aggressiveness in an *Azteca-Cecropia* system.** *Scientific reports*, 11(1), 1-10.