

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA
Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais
Divisão do Curso de Entomologia – DCEN

**EFEITO DO ISOLAMENTO E PERDA DE ÁREA DE FLORESTA SOBRE
POPULAÇÕES DE SAÚVAS (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, *Atta*) E
SEUS INIMIGOS NATURAIS EM ILHAS DO RESERVATÓRIO DA UHE
BALBINA, AMAZÔNIA CENTRAL, BRASIL.**

Carlos André Nogueira

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia.

Manaus – Amazonas
2009

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA
Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais
Divisão de Curso de Entomologia – DCEN

**EFEITO DO ISOLAMENTO E PERDA DE ÁREA DE FLORESTA SOBRE
POPULAÇÕES DE SAÚVAS (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, *Atta*) E
SEUS INIMIGOS NATURAIS EM ILHAS DO RESERVATÓRIO DA UHE
BALBINA. AMAZÔNIA CENTRAL. BRASIL.**

**Mestrando: Carlos André Nogueira
Orientadora: Dra. Elizabeth Franklin Chilson
Co-orientador: Dr. Thiago Junqueira Izzo**

Dissertação apresentada à Coordenação
do Programa de Pós-Graduação em
Biologia Tropical e Recursos Naturais
como parte dos requisitos para obtenção
do título de Mestre em Ciências
Biológicas, área de concentração em
Entomologia.

Manaus – Amazonas
2009

N778

Nogueira, Carlos André

Efeito do isolamento e perda de área de floresta sobre populações de saúvas (Hymenoptera, formicidae, *Atta*) e seus inimigos naturais em ilhas do reservatório de UHE Balbina, Amazônia Central, Brasil / Carlos André Nogueira .--- Manaus : [s.n.], 2009.

viii, 51f. : il.

Dissertação (mestrado)-- INPA, Manaus, 2009

Orientador : Elizabeth Franklin Chilson

Co-orientador : Thiago Junqueira Izzo

Área de concentração : Entomologia

1. *Atta cephalotes*. 2. *Atta sexdens*. 3. Sauveiros – Densidade populacional. 4. Phoridae. 5. Predação (Biologia). 6. Tatu. 7. Reserva Biológica de Uatumã. 8. Usina Hidrelétrica de Balbina (AM) I. Título.

CDD 19. ed. 595.796

Sinopse:

Foi investigado se as densidades de formigueiros de *Atta* spp. em ilhas do Reservatório da UHE Balbina, Amazônia Central, são reguladas pelos seus inimigos naturais: forídeos parasitóides, tatus e formigas de correição.

Palavras-chave: 1. *Atta cephalotes* 2. *Atta sexdens* 3. Densidade de sauveiros 4. Phoridae 5. REBio Uatumã. 6. Parasitóides 7. Tatu.

Agradecimentos

Ao Dr. Thiago Izzo, pela orientação, por me permitir trabalhar com as saúvas e por me apresentar à REBio Uatumã, um lugar fascinante. Valeu também por me emprestar seu computador!

À Dra. Elizabeth Franklin, também pela orientação, e por receber e acomodar tão bem um “formigólogo” entre os “acarólogos”. Seus ensinamentos foram e serão muito bem aproveitados.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), por me permitir vir para Manaus estudar os INSETOS.

À coordenadora do curso, Dra. Beatriz Ronchi-Telles, pela boa recepção ao curso de Entomologia e apoio durante todo o período do mestrado.

Ao Conselho Nacional de Pesquisas e Desenvolvimento Científico (CNPq), pela bolsa concedida.

Ao programa BECA – IEB/Fundação Moore (B/2007/02/BMP/02), pelo financiamento desta pesquisa.

Ao pessoal do ICMBIO, Bruno, Caio, Emanuel, Paulo e Ribamar, pelo imenso apoio logístico na REBio Uatumã. Suas contribuições foram fundamentais para a execução deste trabalho.

Igualmente, ao pessoal da Associação Comunidade Waimiri-Atroari – ACWA, responsáveis pela fiscalização da REBio, que contribuíram muito para a execução do trabalho. Os momentos de descontração no fim do dia de trabalho também foram bastante valiosos.

Ao Programa Áreas Protegidas da Amazônia (ARPA) do Ministério do Meio Ambiente, pelo financiamento de parte deste trabalho.

Ao agora amigo, Filipe Arruda (Feijão), que saiu de Goiás pra me ajudar com a minha primeira coleta, além de contribuir com as discussões sobre o trabalho.

Ao mateiro Francisco das Chagas, outro novo amigo, pela inestimável ajuda durante todo o campo e pela segurança com a qual conduziu o barco durante toda a pesquisa. Valeu por me mostrar as belas cachoeiras, pelas

pescarias, pela preparação dos “diversos” pratos com tucunaré e pelas estórias hilárias. Espero que sobreviva a outro eventual ataque de sucuri!

Ao Dr. Eduardo Venticinque (Dadão), pelas sugestões e por fornecer as imagens de satélites da área de estudo.

À Dra. Beatriz Coelho, Dr. Eduardo Venticinque e Dr. Gonçalo Ferraz por participarem da banca de qualificação e contribuírem com valiosas sugestões.

Ao Dr. Heraldo Vasconcelos e Dra. Inara Leal, por participarem da banca da dissertação e de avaliação do plano de trabalho e contribuírem substancialmente com o trabalho.

Ao Dr. Marcos Bragança, Dra. Suzana Ketelhute e Dra. Terezinha Della Lucia, por também contribuírem como membros da banca de avaliação da dissertação.

Sou muito grato a algumas pessoas que importunei bastante ao longo desses anos: Gabriela Zuquim por me levar a Balbina pela primeira vez e fornecer informações sobre a área; Juliana Araújo que contribuiu fundamentalmente com logística do campo e quebrou vários “galhos”; Juliana Schietti que me ajudou muito com o uso do ARCGIS; e Maíra de Souza pela ajuda com o ARCGIS, por compartilhar no campo vários de seus mantimentos, e pelos momentos de descontração nos acampamentos nas ilhas.

A alguns professores do INPA, em especial Dr. Augusto Loureiro, Dra. Elizabeth Franklin, Dr. William Magnusson e Dr. Thierry Gasnier, pelos ensinamentos que certamente me enriqueceram muito e aprimoraram meu senso crítico.

A alguns amigos do Tocantins, Antonio Wilson, Darcy, Fredson, Geyson, Marcos Bragança, Rosildo e Ruben, pelo empréstimo e a doação dos livros para estudar para o mestrado e o grande apoio moral na hora de me mudar para Manaus.

Aos bons amigos de Manaus, Alex, Cíntia, Daniel, Fabio, Frederico, Jeyson, Renato, Rodrigo e Tiago, que certamente fizeram esses anos nesta cidade maluca passarem rápido e serem muito agradáveis. Vocês também contribuíram muito para que eu me tornasse um pouco mais “chato”, agora não reclamem!

Ao Motörhead, Sepultura, Slayer, Six Feet Under, AC-DC, Black Sabbath e Metallica, que estiveram sempre presentes durante todas as etapas do trabalho ajudando a me concentrar e relaxar.

À Adriana, por aparecer na minha vida a tempo de me ajudar com os trabalhos de campo (ainda bem que sobreviveu ao ataque “mortal” das saúvas) e contribuir muito com seus pensamentos ecológicos, além de aturar todos os dias as minhas chaturas e palhaçadas.

Por último, mas não menos importantes, meus pais e grandes ídolos, Carlos e Fátima, por sempre acreditarem em mim, até mesmo quando eu não sei direito o que quero. Vocês são sempre fundamentais!

RESUMO

A fragmentação do habitat afeta os níveis tróficos de diferentes formas. Eu avaliei o efeito da formação de ilhas no reservatório da hidrelétrica de Balbina (Amazônia Central) sobre as populações de *Atta* spp. e seus inimigos naturais. A hipótese testada foi a de que havendo diminuição ou mesmo exclusão de parasitóides e predadores nas ilhas, a consequência seria o aumento das populações de saúvas e a diminuição do tamanho de seus formigueiros. Para isso, foram medidas as densidades e tamanhos de sauveiros, a abundância de forídeos parasitóides e de tatus, e registrada a ocorrência de colônias de formigas de correição em 25 ilhas de 2-3 ha e em 28 transectos de 1 ha em floresta contínua nas proximidades do reservatório. A densidade média de sauveiros em ilhas foi 2,5 vezes maior do que na floresta contínua. As abundâncias relativas de forídeos parasitóides e tatus foram semelhantes entre os dois ambientes. Formigas de correição não foram detectadas nas ilhas, mas três espécies foram registradas nos transectos na floresta contínua. Os tamanhos médios dos sauveiros não diferiram entre ilhas e floresta contínua, mas devido à maior densidade encontrada nas ilhas, a área ocupada pelos sauveiros nestes ambientes (14 %) foi mais de duas vezes mais alta que na floresta contínua (6 %). Embora eu não tenha registrado relação entre a densidade de sauveiros e a abundância de forídeos e de tatus, seus papéis como reguladores de populações de saúvas não devem ser descartados.

Palavras-chave: *Atta cephalotes*; *Atta sexdens*; densidade de sauveiros; Phoridae; REBio Uatumã; parasitóides; tatu.

ABSTRACT

The habitat fragmentation affects the trophics levels in different ways. I evaluated the effect of islands creation in a reservoir of hydroelectric power plant of Balbina (Central Amazonia) on the populations of leaf-cutting ants *Atta* spp. and its natural enemies. I hypothesize that there is a reduction in the abundance, or even exclusion, of parasitoids and predators in the islands, leading to an increase of the leaf cutting ants populations and a decrease in the nests' size. I measured the densities and size of leaf-cutting ant nests, and the abundance of parasitoids phorid flies, and armadillos. The occurrence of army ant colonies in 25 islands of 2-3 ha, and 28 in transects of 1 ha installed in a continuous forest in the neighborhoods of the Reservoir of Balbina was registered. The mean density of leaf-cutting ant nests in islands was 2.5-fold higher - compared to the continuous forest. The relative abundance of phorid flies and armadillos was similar between the two habitats. Army ants were not detected in the islands, but three species were found in the continuous forest. The average sizes of the leaf-cutting ants nest in the two sites were equally elevated. Therefore, because of the highest density registered in the islands, the ant nests occupied an area more than two times larger in this habitat in comparison to the continuous forest (14% versus 6%, respectively). Although I did not find relation among density of ant nests with the abundance of phorid flies and armadillos, their role as population regulators of leaf-cutting ants do not have to be discarded.

Key-words: armadillos; *Atta cephalotes*; *Atta sexdens*; nest densities; Phoridae; REBio Uatumã; parasitoids.

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1. INTRODUÇÃO | 1 |
| 2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 6 |
| Manuscrito..... | 12 |
| RESUMO | 14 |
| ABSTRACT..... | 15 |
| INTRODUÇÃO..... | 16 |
| MÉTODOS..... | 18 |
| Área de estudo..... | 18 |
| Desenho Amostral..... | 18 |
| Densidade e tamanho de saqueiros | 19 |
| Abundância de parasitóides | 20 |
| Análises estatísticas..... | 22 |
| RESULTADOS..... | 23 |
| DISCUSSÃO..... | 25 |
| LITERATURA CITADA..... | 31 |
| TABELAS..... | 39 |
| FIGURAS..... | 41 |
| CONCLUSÃO..... | 46 |
| ANEXO A – Instruções para os autores: Biotropica | 47 |

1. INTRODUÇÃO

O desmatamento de florestas para exploração de madeira, formação de pastos e plantações, construção de rodovias, hidrelétricas e linhas de transmissão de energia têm resultado em intensa fragmentação dos ecossistemas (Laurance *et al.* 2004). Na Amazônia, a taxa de desmatamento aumentou expressivamente desde os anos 70 e chegou ao recorde de $29,1 \times 10^3$ km² em 1995 (Fearnside 2005). Em geral, a fragmentação é definida como um processo pelo qual grande extensão de habitat natural é transformada em manchas de vegetação de área total menor, isoladas umas das outras por uma matriz de aspecto diferente da paisagem natural (Saunders *et al.* 1991; Fahrig 2003). A fragmentação dos ecossistemas tem sido considerada uma das principais ameaças à biodiversidade (Saunders *et al.* 1991, Fahrig 2003).

A fragmentação florestal em áreas de terra firme vem sendo muito estudada desde a década de 80 (Laurance & Bierregaard 1997, Bierregaard *et al.* 2001). Os resultados destes estudos foram importantes para a conservação da biodiversidade, tanto demonstrando a fragilidade à extinção local de diversas populações vegetais e animais, como também para a compreensão da importância das interações biológicas no controle das populações que afetam processos ecossistêmicos (Bierregaard *et al.* 2001, Laurance *et al.* 2002).

A fragmentação resulta, entre muitas consequências, em mudanças na estrutura e função das comunidades, incluindo perda de espécies, “quebra” na cadeia alimentar (Kruess & Tscharntke 1994) e aumento da herbivoria (Arnold & Asquith 2002, Araújo 2004). O controle das populações de herbívoros pode ser exercido por modificações físico-químicas nas plantas sujeitas à alta pressão de herbivoria (efeito ascendente ou *bottom-up*) (Power 1992, Peñaloza & Farji-Brener 2003, Urbas 2004, Urbas *et al.* 2007). Porém, herbívoros geralmente possuem inimigos naturais (*eg.* predadores, parasitóides, parasitas) que são responsáveis por manter seus níveis populacionais estáveis, através do controle descendente (*top-down*) (Coley & Barone 1996, Hunter *et al.* 1997, Dyer & Letourneau 1999, Rao 2000). A perda de habitat e o consequente isolamento das manchas, reduzem o efeito dos inimigos naturais pela diminuição das taxas de parasitismo e predação (Kruess & Tschahrtnke 1994; Zabel & Tschahrtnke 1998, 2000; Kruess

2003) e alteram a dinâmica de comunidades de plantas (Laurance *et al.* 1998 a). Adicionalmente, em ambientes alterados há um aumento de plantas preferidas por herbívoros (Laurance *et al.* 1998 b, Vasconcelos 1999, Farji-Brener 2001). Este assunto tem recebido grande atenção na literatura e, ao que parece, a maioria dos pesquisadores concorda que as forças ascendente e descendente agem simultaneamente, em maior ou menor grau (Matson & Hunter 1992, Hunter & Price 1992, Terborgh *et al.* 2001).

Entre os herbívoros dominantes da região Neotropical destacam-se as formigas cortadeiras (Costa *et al.* 2008). As formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* (saúvas) e *Acromyrmex* (quenquéns) são herbívoros de ampla distribuição na região Neotropical, e são consideradas espécies que provocam efeitos desproporcionais à sua abundância relativa (Mills *et al.* 1993, Payton *et al.* 2002) ou espécies-chave (Fowler *et al.* 1989). Estas formigas cortam e carregam para o interior de seus ninhos subterrâneos grandes quantidades de material vegetal que servem como substrato para o fungo simbiote que cultivam (Hölldobler & Wilson 1990). Este fungo serve de alimento para as formas imaturas, enquanto os adultos se alimentam da seiva das folhas obtida durante o corte (Littledyke & Cherrett 1976, Quinlan & Cherrett 1979). O cultivo de fungo é comum entre todos os gêneros da tribo Attini, no entanto, somente as formigas dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* utilizam exclusivamente material vegetal como substrato para o fungo (Della Lucia 1993). No Brasil, algumas espécies de *Atta*, como *Atta sexdens* L., *Atta laevigata* (Smith) e *Atta capiguara* Gonçalves são consideradas de importância econômica, pois podem se tornar pragas severas em ambientes alterados pelo homem, como campos agrícolas, pastagens e reflorestamentos (Cherrett 1986, Fowler *et al.* 1989, Della Lucia 2003). Por outro lado, as formigas cortadeiras desempenham um papel extremamente importante na natureza, pois atuam na ciclagem de nutrientes (Coutinho 1984, Verchot *et al.* 2003), na dispersão de sementes (Dalling & Wirth 1998), aumentam a fertilidade do solo (Coutinho 1984, Moutinho *et al.* 2003) e podem ainda alterar a fisionomia de certos habitats (Coutinho 1982, Farji-Brener & Illes 2000, Della Lucia 2003). Portanto, as saúvas podem ser consideradas como “engenheiras de ecossistemas”, pois modificam, direta ou indiretamente, a disponibilidade de

recursos a outras espécies, causando mudanças na matéria biótica e abiótica (Jones *et al.* 1994).

Alguns estudos têm demonstrado a sensibilidade de saúvas às modificações do ambiente, tais como o aumento da densidade e da herbivoria, provocados pela abertura de estradas, clareiras, fragmentação e a consequente formação de bordas (Vasconcelos & Cherret 1995, Rao 2000, Rao *et al.* 2001, Araújo 2004, Urbas *et al.* 2007, Wirth *et al.* 2007). A herbivoria acentuada por *Atta* spp. pode causar mudanças na composição local de plantas, pois há espécies preferidas por essas formigas, além da possível diminuição da sobrevivência de plântulas após a fragmentação (Vasconcelos & Cherrett 1997, Rao *et al.* 2001). A taxa geral de herbivoria (proporção de vegetação consumida/produção/ano) em florestas tropicais é de aproximadamente 11% (Coley & Barone 1996). Embora estas medidas sejam estimadas através de diferentes métodos, e o papel de herbívoros dominantes atribuído às saúvas tenha sido contestado recentemente (Herz *et al.* 2007 a, b), a grande maioria dos trabalhos demonstra que as taxas de herbivoria são bastante altas (eg.: 4-14% em Araújo 2004; 7,8-14% em Urbas *et al.* 2007; 13-17% em Costa *et al.* 2008) e provavelmente são os herbívoros mais importantes da região Neotropical.

Uma possibilidade para o aumento das densidades de saúvas em ambientes alterados é a inexistência, ou diminuição na abundância de inimigos naturais, como tatus (*Xenarthra*, Dasypodidae) e formigas de correição (Ecitoninae), importantes predadores de colônias jovens de *Atta* spp. (Rao 2000, Terborgh *et al.* 2001). No Lago Guri, Venezuela, foi sugerido que estas espécies de predadores foram responsáveis por regular as populações de *Atta*, pois em ilhas onde tatus e formigas de correição não foram encontrados, havia superpopulação de formigas cortadeiras (Rao 2000, Terborgh *et al.* 2001). Adicionalmente a estes inimigos naturais que atacam colônias jovens, colônias adultas são ameaçadas por moscas parasitóides da família Phoridae (Diptera). Estas pequenas moscas utilizam o corpo de um organismo hospedeiro, geralmente artrópodes, principalmente formigas, em parte do seu desenvolvimento, causando obrigatoriamente a morte desse hospedeiro (Disney 1994). A relação entre forídeos e saúvas tem sido registrada desde o início do século passado (Borgmeier 1928, 1931), porém, há relativamente pouco tempo a

sua influência sobre as formigas cortadeiras tem sido verificada, e ainda não se sabe ao certo quais são suas implicações para a dinâmica de populações dessas formigas (Orr 1992, Tonhasca 1996, Bragança *et al.* 1998, Almeida *et al.* 2008). Estudos recentes têm demonstrado a grande importância de forídeos em comunidades de formigas, nas quais parasitóides especialistas foram capazes de alterar a estrutura da comunidade. Essa mudança se dá pela inibição, nas fontes de alimentos, de espécies de formigas dominantes, permitindo a presença de outras espécies de formigas e promovendo com isso maior diversidade local (Morrison 1999, Feener 2000, Lebrun & Feener 2007, Wilkinson & Feener 2007). A mera presença de forídeos parasitóides, atacando formigas hospedeiras em suas trilhas de forrageamento e/ou fontes de alimentação, desencadeia rápidas reações na atividade das formigas, podendo reduzir o forrageamento da colônia (Feener 1988, Feener & Moss 1990, Orr 1992, Feener & Brown 1993, Bragança *et al.* 1998, Tonhasca & Bragança 2000). Dessa forma, a atividade dos forídeos, “perturbando” as formigas, é desproporcionalmente maior do que a morte do hospedeiro resultante do parasitismo (Feener 2000). Adicionalmente, as taxas de parasitismo de saúvas por forídeos são relativamente baixas (cerca de 2%) para provocar uma redução significativa no número de indivíduos de uma colônia adulta (Tonhasca 1996, Bragança *et al.* 1999, Erthal & Tonhasca 2000, Bragança & Medeiros 2006). Embora se saiba pouco sobre a biologia e ecologia desses parasitóides, dado o efeito global de forídeos sobre o comportamento e dinâmica das espécies dominantes, eles podem ser considerados espécies-chave para comunidades de formigas (Feener 1995).

Embora algumas espécies de forídeos ataquem mais de uma espécie de saúva, forídeos são em geral especialistas em uma única espécie de hospedeiro (Disney 1994). Isso pode torná-los mais susceptíveis à fragmentação do habitat, pois quanto mais especializado o inseto for, mais susceptível a extinção local ele será (Didham *et al.* 1996). Desta forma, a fragmentação do habitat pode desencadear uma cascata trófica através da exclusão de predadores e parasitóides do topo da cadeia alimentar (Terborgh *et al.* 2006). Em recente trabalho em fragmentos de Mata Atlântica, forídeos foram encontrados em menores densidades nas bordas da mata, onde a densidade de ninhos de *Atta cephalotes* (L.) foi maior do que em seu interior (Almeida *et al.* 2008). A

importância relativa dos inimigos naturais aumenta com a área e diminui com o isolamento de uma mancha (Kruess & Tschardtke 1994, Holt *et al.* 1999, Thies *et al.* 2003). Desta forma, insetos parasitóides são mais susceptíveis à fragmentação do que seus hospedeiros herbívoros (Kruess & Tschardtke 1994, 2000; Thies & Tschardtke 1999; Kruess 2003).

Com a construção da Usina Hidrelétrica (UHE) de Balbina em 1989, formou-se um reservatório no Rio Uatumã com cerca de 3.500 ilhas. Após 20 anos de insularização, estas ilhas se tornaram verdadeiros laboratórios para estudos ecológicos sobre fragmentação. Trabalhos em média e larga escalas estudando a influência da fragmentação sobre a relação hospedeiro-parasitóide têm sido realizados principalmente em sistemas agroflorestais, (Kruess & Tschardtke 1994, 2000; Zabel & Tschardtke 1998; Thies & Tschardtke 1999; Kruess 2003; Thies *et al.* 2003). O presente estudo, no entanto, se propõe a investigar tal relação em ambiente de mata primária, em média escala espacial.

Para compreender melhor os processos que agem sobre populações de saúvas investiguei se as densidades de saúveiros em ilhas são influenciadas por seus parasitóides e predadores. Minhas hipóteses são que: (1) forídeos parasitóides (Diptera, Phoridae), tatus (Xenarthra, Dasypodidae) e formigas de correição (Formicidae, Ecitoninae) estão ausentes ou em menores densidades nas ilhas, (2) conseqüentemente, caso as densidades de saúveiros sejam controladas por efeitos descendentes, suas densidades aumentam e (3) os saúveiros são menores nas ilhas. Para testar estas hipóteses determinei a presença destes grupos em uma área de floresta contínua e em ilhas do reservatório da Usina Hidrelétrica de Balbina, Amazônia Central.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, W. R., R. WIRTH, AND I. R. LEAL. 2008. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 3: 251-257.
- ARAÚJO JR., M. V. 2004. Efeito da fragmentação florestal nas taxas de herbivoria da formiga cortadeira *Atta cephalotes*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- ARNOLD, A. E., AND N. M. ASQUITH. 2002. Herbivory in a fragmented tropical forest: patterns from islands at Lago Gatún, Panama. *Biodiversity and Conservation* 11: 1663-1680.
- BIERREGAARD JR., R. O., C. GASCON, T. E. LOVEJOY, AND R. C. G. MESQUITA (eds) 2001. *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragment forest*. Yale University Press, New Haven.
- BORGMEIER, T. 1928. Nota previa sobre alguns phorideos que parasitam formigas cortadeiras dos generos *Atta* e *Acromyrnex*. *Boletim Biológico* 14: 119-126
- BORGMEIER, T. 1931. Sobre alguns phorideos que parasitam a saúva e outras formigas cortadeiras (Diptera: Phoridae). *Archivos do Instituto Biológico* 4: 209-228.
- BRAGANÇA, M. A. L., A. TONHASCA JR., AND T. M. C. DELLA-LUCIA. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohniphora* sp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 89: 305-311.
- BRAGANÇA, M. A. L., A. TONHASCA JR, T. M. C. DELLA LUCIA, AND M. ERTHAL. 1999. Parasitismo de *Atta sexdens* (Hymenoptera: Formicidae) por duas espécies de moscas da família Phoridae. *Naturalia* 24: 221-223.
- BRAGANÇA, M. A. L., AND Z. C. S. MEDEIROS. 2006. Ocorrência e características biológicas de forídeos parasitóides (Diptera: Phoridae) da saúva *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) em Porto Nacional, TO. *Neotropical Entomology* 35: 408-411.
- CHERRETT, J. M. 1986. The biology, pest status and control of leaf cutting ants. *Agricultural Zoology Reviews* 1: 1-37.
- COLEY, P. D., AND J. A. BARONE. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- COSTA, A. N., H. L. VASCONCELOS, E. H. M. VIEIRA-NETO, AND E. M. BRUNA. 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of

biomass consumption by leaf-cutter ants. *Journal of Vegetation Science* 19: 849-854 .

- COUTINHO, L. M. 1982. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado – os murundus de terra, as características psamofíticas das espécies de sua vegetação e sua invasão pelo capim gordura. *Revista Brasileira de Biologia* 42: 147-153
- COUTINHO, L. M. 1984. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado – a saúva, as queimadas e sua possível relação na ciclagem de nutrientes minerais. *Boletim de Zoologia (São Paulo)* 8: 1-9.
- DALLING, J. W., AND R. Wirth, 1998. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Journal of Tropical Ecology* 14: 705-710.
- DELLA LUCIA, T. M. C. 1993. (ed) As formigas cortadeiras. Viçosa, Folha de Viçosa. 262 pp.
- DELLA LUCIA, T. M. C. 2003. Hormigas de importancia económica en la región Neotropical. In: Fernández, F. (ed.) Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 424 pp.
- DIDHAM, R. K., J. GHAZOUL, N. STORK, AND A. J. DAVIS. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- DISNEY, R. H. L. 1994. The scuttle flies: the Phoridae. Chapman & Hall, London.
- DYER, L. A., AND D. K. LETOURNEAU. 1999. Relative strengths of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia* 119: 265-274.
- ERTHAL JR., M., AND A. TONHASCA JR. 2000. Biology and oviposition behavior of the phorid *Apocephalus attophilus* and the response of its host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 95: 71-75.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- FARJI-BRENER, A. G. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* 92: 169-177.
- FARJI-BRENER, A. G., AND A. E. ILLES. 2000. Do leaf-cutting ant nests make 'bottom-up' gaps in neotropical rain forests?: A critical review of the evidence. *Ecology Letters* 3: 219-227.
- FEARNSIDE, P. M. 2005. Deforestation in Brazilian Amazonia: history, rates and consequences. *Conservation Biology* 19: 680-688.

- FEENER JR., D. H. 1988. Effects of parasites on foraging and defense behavior of a termitophagous ant, *Pheidole titanis* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). Behavioral Ecology and Sociobiology 22: 521-427.
- FEENER JR., D. H. 1995. Headless hosts, legless guest. Nature 378: 129.
- FEENER JR., D. H. 2000. Is the assembly of ant communities mediated by parasitoids? Oikos 90: 79-88.
- FEENER JR., D. H., AND K. A. G. MOSS 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. Behavioral Ecology and Sociobiology 26:17-29.
- FEENER JR., D. H., AND B. V. BROWN. 1993. Oviposition behavior of an ant-parasitizing fly, *Neodohrniphora curvinervis* (Diptera: Phoridae), and defense behavior by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). Journal of Insect Behavior 6: 675-688.
- FOWLER, H. D., M. I. PAGANI, O. A. SILVA, L. C. FORTI, V. P. SILVA, AND H. L. VASCONCELOS. 1989. A pest is a pest is a pest? The dilemma of Neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. Environmental Management 13: 671-675.
- HERZ, H., W. BEYSCHLAG, AND B. HÖLLDOBLER. 2007a. Assessing herbivory rates of leaf-cutting ants (*Atta colombica*) colonies through short-term refuse deposition counts. Biotropica 39: 476-481.
- HERZ, H., W. BEYSCHLAG, AND B. HÖLLDOBLER. 2007b. Herbivory rates of a leaf-cutting ants in a tropical moist forest in Panama at the populations and ecosystem scales. Biotropica 39: 482-488.
- HÖLLDOBLER, B., AND E. O. WILSON 1990. The Ants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- HOLT, R. D., J. H. LAWTON, G. A. POLIS, AND N. D. MARTINEZ. 1999. Trophic rank and species-area relationship. Ecology 80: 1495-1504.
- HUNTER, M. D., AND P. W. PRICE. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. Ecology 73: 724-732.
- HUNTER, M. D., G. C., VARLEY, AND G. R., GRADWELL. 1997. Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 94: 9176-9181.
- JONES, G. C., G. H. LAWTON, AND M. SHACHAK. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69: 373-386.

- KRUESS, A. 2003. Effects of landscape structure in habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography* 26: 283-290.
- KRUESS, A., AND T. TSCHARNTKE, 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264: 1581-1584.
- KRUESS, A., AND T. TSCHARNTKE. 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and fields studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122:129-137.
- LAURANCE, W. F., AND R. O. BIERREGAARD (Eds.) 1997. Tropical forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of fragmented communities. The University Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- LAURANCE, W. F., L. V. FERREIRA, J. M. RANKIN-DE-MERONA, AND S. G. LAURANCE. 1998a. Rain forest fragmentation and the dynamic of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032-2040.
- LAURANCE, W. F., L. V FERREIRA, J. M. RANKIN-DE-MERONA, S. G. LAURANCE, R. Hutchings, AND T. E. Lovejoy. 1998b. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology*.12: 460-464.
- LAURANCE, W. F., T. E. LOVEJOY, H. L. VASCONCELOS, E. M. BRUNA, R. K. DIDHAM, P. C. STOUFFER, C. GASCON, R. O. BIERREGARD, S. G. LAURANCE, AND E. SAMPAIO. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- LAURANCE, W. F., A. K .M., ALBERNAZ, P. M., FEARNSIDE, H. M., VASCONCELOS, AND L. V., FERREIRA, 2004. Deforestation in Amazon. *Science* 304: 1109-1111.
- LEBRUN, E. G., AND D. H. FEENER JR. 2007. When trade-off interact: balance of terror enforces dominance discovery trade-off in a local ant assemblage. *Journal of Animal Ecology* 76: 58-64.
- LITTLEDYKE, M., AND J. M. CHERRETT. 1976. Direct ingestion of plant sap from sap cut leaves by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Formicidae, Attini) *Bulletin of Entomological Research* 66: 205-217.
- MATSON, P. A., AND M. D., HUNTER. 1992. Special feature: the relative contributions of top-down and bottom-up forces in population and community ecology. *Ecology* 73: 723.
- MILLS, L. S., M. E. SOULE, AND D. F. DOAK. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43: 219-224.
- MORRISON, L. W. 1999. Indirect effects of phorid fly parasitoids on the mechanisms of interspecific competition among ants. *Oecologia* 121: 113-122.

- MOUTINHO, P., D. C. NEPSTAD, AND E. A. DAVIDSON. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84: 1265-1276.
- ORR, M. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Biology and Sociobiology* 30: 395-402.
- PAYTON, I. J., M. FEENER, AND W. G. LEE. 2002. Keystone species: the concept and its relevance for conservation management in New Zealand. *Science for Conservation* 203: 1-29.
- PEÑALOZA, C., AND A. G. FARJI-BRENER. 2003. The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. *Journal of Tropical Ecology* 19: 603-605.
- POWER, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- QUINLAN, R. J., AND J. M. CHERRET. 1979. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.). *Ecological Entomological* 4: 151-160.
- RAO, M. 2000. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. *Journal of Tropical Ecology* 16: 209-225.
- RAO, M., J. TERBORGH, AND P. NUÑEZ. 2001. Increased herbivory in Forest isolates: implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology* 15:624-633.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS, C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- TERBORGH, J., L. LOPEZ P. NUÑEZ, M. RAO, G. SHAHABUDDIN, G. ORIHUELA, M. RIVEROS, R. ASCANIO, G. H. ADLER, T. D. LAMBERT, AND L. BALBAS. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.
- TERBORGH, J., K. FEELEY, M. SILMAN, P. NUÑEZ, B. BALUKJIAN. 2006. Vegetation dynamic of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology* 94: 253-263.
- THIES, C., AND T. TSCHARNTKE. 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285: 893-895.
- THIES, C., I. STEFFAN-DEWENTER, AND T. TSCHARNTKE. 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101: 18-25.

- TONHASCA, A. 1996. Interactions between a parasitic fly, *Neodohrniphora declinata* (Diptera: Phoridae), and its host, the leaf cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecotropica* 2: 157-164.
- TONHASCA JR., A., AND M. A. L. BRAGANÇA. 2000. Effects of leaf toughness on the susceptibility of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* to attacks of a parasitoid. *Insectes Sociaux* 47: 220-222.
- URBAS, P. 2004. Effects of fragmentation on bottom-up control in leaf-cutting ants. Tese de Doutorado, Technische Universität Kaiserslautern, Kaiserslautern, Germany. 125 pp.
- URBAS, P., M. V. ARAÚJO JR., I. R. LEAL, R. WIRTH. 2007. Cutting more from cut forest: edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica* 39: 489-495.
- VASCONCELOS, H. L. 1999. Levels of leaf herbivory in Amazonian trees from different stages in forest regeneration. *Acta Amazonica* 29: 615-623.
- VASCONCELOS, H. L., AND J. M. CHERRETT. 1995. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30: 107-113.
- VASCONCELOS, H. L., AND J. M. CHERRETT. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology* 13: 357-370.
- VERCHOT, L. V., P. R. MOUTINHO, AND E. A. DAVIDSON. 2003. Leaf-cutting ant (*Atta sexdens*) and nutrient cycling: deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization and nitrification in eastern Amazonia. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 1219-1222.
- WIRTH, R., S. T. MEYER, W. R. ALMEIDA, M. V. ARAÚJO JR., V. S. BARBOSA, AND I. R. LEAL. 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 23: 501-505.
- WILKINSON, E. B., AND D. H. FEENER JR. 2007. Habitat complexity modified ant-parasitoid interactions: implication for community dynamics and the role of disturbance. *Oecologia* 15: 151-161.
- ZABEL, J., AND T. TSCHARTNKE. 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116: 419-425.

Manuscrito a ser enviado para revista Biotropica.

EFEITO DA INSULARIZAÇÃO SOBRE SAÚVAS

Influência da Insularização em Ilhas de um Reservatório na Amazônia Central Sobre Saúvas e Seus Inimigos Naturais.

Carlos André Nogueira^{1*}, Thiago Junqueira Izzo², Elizabeth Franklin¹

¹ Coordenação de Pesquisas em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), CP 478, 69011-970 Manaus, AM, Brasil.

² Departamento de Botânica e Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Mato Grosso, Av. Fernando Corrêa da Costa s/n, CEP 78060-900 Cuiabá, MT, Brasil.

*Autor para correspondência

Carlos André Nogueira

INPA/CPEN, CP 478

69011-970 Manaus, AM., Brasil

ca.nogueira@yahoo.com.br

RESUMO

A fragmentação do habitat afeta os níveis tróficos de diferentes formas. Nós avaliamos o efeito da formação de ilhas no reservatório da hidrelétrica de Balbina (na Amazônia Central) sobre as populações de *Atta* spp. e seus inimigos naturais. Nós testamos a hipótese de que havendo diminuição ou mesmo exclusão de parasitóides e predadores nas ilhas, a consequência será o aumento das populações de saúvas e a diminuição do tamanho de seus formigueiros. Para isso, foram medidas as densidades e tamanhos de sauveiros, a abundância de forídeos parasitóides e de tatus, e foi registrada a ocorrência de colônias de formigas de correição em 25 ilhas de 2-3 ha e em 28 transectos de 1 ha em floresta contínua nas proximidades do reservatório. A densidade média de sauveiros em ilhas foi 2,5 vezes maior do que na floresta contínua. As abundâncias relativas de forídeos parasitóides e tatus foram semelhantes entre os dois ambientes estudados. Formigas de correição não foram detectadas nas ilhas, mas três espécies foram registradas nos transectos na floresta contínua. Os tamanhos médios dos sauveiros não diferiram entre ilhas e floresta contínua, mas devido à maior densidade encontrada nas ilhas, a área ocupada pelos sauveiros nestes ambientes foi mais de duas vezes mais alta que na floresta contínua (14% versus 6%, respectivamente). Embora não tenha sido registrada relação entre a densidade de sauveiros e a abundância de forídeos e de tatus, seus papéis como reguladores de populações de saúvas não devem ser descartados

Palavras-chave: *Atta cephalotes*; *Atta sexdens*; densidade de sauveiros; Phoridae; REBio Uatumã; parasitóides; tatu.

ABSTRACT

The habitat fragmentation affects the trophics levels in different ways. We evaluated the effect of islands creation in a reservoir of hydroelectric power plant of Balbina (Central Amazonia) on the populations of leaf-cutting ants *Atta* spp. and its natural enemies. We hypothesize that there is a reduction in the abundance, or even exclusion, of parasitoids and predators in the islands, leading to an increase of the leaf cutting ants populations and a decrease in the nests's size. We measured the densities and size of leaf-cutting ant nests, and the abundance of parasitoids phorid flies, and armadillos. We registered the occurrence of army ant colonies in 25 islands of 2-3 ha, and 28 in transects of 1 ha installed in a continuous forest in the neighborhoods of the Reservoir of Balbina. The mean density of leaf-cutting ant nests in islands was 2.5-fold higher - compared to the continuous forest. The relative abundance of phorid flies and armadillos was similar between the two habitats. Army ants were not detected in the islands, but three species were found in the continuous forest. The average sizes of the leaf-cutting ants nest in the two sites were equally elevated. Therefore, because of the highest density registered in the islands, the ant nests occupied an area more than two times larger in this habitat in comparison to the continuous forest (14% versus 6%, respectively). Although we did not find relation among density of ant nests with the abundance of phorid flies and armadillos, their role as population regulators of leaf-cutting ants do not have to be discarded.

Key-words: armadillos; *Atta cephalotes*; *Atta sexdens*; nest densities; Phoridae; REBio Uatumã; parasitoids.

INTRODUÇÃO

A FRAGMENTAÇÃO DOS ECOSISTEMAS TEM SIDO CONSIDERADA UMA DAS PRINCIPAIS ameaças à biodiversidade (Saunders 1991, Fahrig 2003). Na Amazônia Brasileira, o crescente desmatamento de florestas para exploração de madeira, formação de pastos e plantações, construção de rodovias, hidrelétricas e linhas de transmissão de energia têm resultado em intensa fragmentação dos habitats (Laurance *et al.* 2004, Fearnside 2005). Mais que a extinção de espécies, a fragmentação de habitats resulta na modificação de processos. Entre as muitas consequências pode haver mudanças na estrutura e função das comunidades (Turner 1996), “quebra” na cadeia alimentar (Kruess & Tscharntke 1994), aumento na densidade de herbívoros e, conseqüentemente, da herbivoria (Benítez-Malvido *et al.* 1999, Terborgh *et al.* 2001, Arnold & Asquith 2002, Urbas *et al.* 2007). O aumento da herbivoria pode levar a um efeito cascata, influenciando desde o *fitness* individual de plantas, até a produtividade em escala regional (Coley & Barone 1996). O aumento das taxas de herbivoria em ambientes fragmentados já foi alvo de alguns estudos (Terborgh *et al.* 2001, Urbas *et al.* 2007, Fáveri *et al.* 2008), mas os fatores envolvidos neste aumento ainda são pouco compreendidos (mas veja Wirth *et al.* 2008)

As saúvas, formigas cortadeiras do gênero *Atta*, são consideradas um dos principais herbívoros na Região Neotropical (Costa *et al.* 2008) e são um dos grupos animais afetados pela perda de área e pela fragmentação (Rao 2000, Wirth *et al.* 2007). Suas populações tendem a aumentar em florestas secundárias (Vasconcelos & Cherret 1995; Moutinho *et al.* 2003), ambientes isolados (Vasconcelos 1988, Rao 2000), bordas de florestas (Wirth *et al.* 2007), clareiras (Jaffé & Vilela 1989, Wirth *et al.* 2003), além de pastos para gado e áreas de cultivo agrícola (Amante 1967, Zanetti *et al.* 2000, Zanuncio 2002, Ramos *et al.* 2008). Um exemplo dramático foi o aumento em até 100 vezes na densidade de saúveiros em ilhas de um reservatório de uma hidrelétrica na Venezuela após 20 anos de isolamento (Rao 2000, Terborgh *et al.* 2001). As pesquisas sobre estas alterações nas populações de saúvas têm sido realizadas sob a luz das ideias dos processos tróficos que afetam populações (veja Hunter & Price 1992, Matson &

Hunter 1992, Power 1992, Hunter *et al.* 1997, Dyer & Letourneau 1999), nos quais, herbívoros tendem a ser limitados pelas plantas através das alterações físico-químicas (força ascendente, ou *bottom-up*) (Farji-Brener 2001, Urbas *et al.* 2007) e pela pressão de predadores ou parasitóides (força descendente, ou *top-down*) (Rao 2000, Almeida *et al.* 2008).

Com a construção da Usina Hidrelétrica (UHE) de Balbina em 1989, formou-se um reservatório no Rio Uatumã com cerca de 3500 ilhas. Após 20 anos de insularização, estas ilhas se tornaram verdadeiros laboratórios para estudos ecológicos sobre fragmentação. Trabalhos em média e larga escalas estudando a influência da fragmentação sobre a relação hospedeiro-parasitóide têm sido realizados principalmente em sistemas agroflorestais (Kruess & Tschardtke 1994, 2000; Zabel & Tschardtke 1998; Thies & Tschardtke 1999; Kruess 2003; Thies *et al.* 2003) e o presente estudo, no entanto, se propõe a investigar tal relação em ambiente de mata primária, em média escala espacial.

Para compreender melhor os processos que agem sobre populações de saúvas e suas consequências, nós investigamos se as densidades de saúveiros em ilhas são influenciadas por seus parasitóides e predadores. Nossas hipóteses são que: (1) forídeos parasitóides (Diptera, Phoridae), tatus (Xenarthra, Dasypodidae) e formigas de correição (Formicidae, Ecitoninae) estão ausentes ou em menores densidades nas ilhas, (2) conseqüentemente, caso as densidades de saúveiros sejam controladas por efeitos descendentes, suas densidades aumentam dada a ausência do nível trófico superior que as limita e (3) os saúveiros são menores, devido ao menor espaço nas ilhas. Para testar essas hipóteses determinamos a presença destes grupos em áreas de floresta contínua e em pequenas ilhas formadas pelo reservatório da Usina Hidrelétrica de Balbina, Amazônia central.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO. – O estudo foi conduzido no reservatório da Usina Hidrelétrica de Balbina (UHE Balbina), localizada a 180 km ao norte de Manaus, Município de Presidente Figueiredo, Amazonas (1°52'00"S, 59°29'20"W) (Fig. 1). O reservatório foi formado em 1989, com o barramento do rio Uatumã. Contudo, a área de inundação foi maior que a esperada, totalizando cerca de 2360 km² (Fearnside 1990). Formaram-se aproximadamente 3500 ilhas de tamanhos que variam de menos de 1 a quase 5000 ha e de 1 a 90 m de altura em relação ao nível da água (Walker *et al.* 1999). Toda a margem esquerda do reservatório está localizada dentro da Reserva Biológica do Uatumã (REBio Uatumã), que possui uma área de 942.776 ha (IBAMA 1997).

A bacia do rio Uatumã é coberta por Floresta Ombrófila, cujas árvores têm altura média de 30-35 m (Walker *et al.* 1999). O clima da região é definido como tropical chuvoso úmido e quente, com chuvas predominantes de novembro a abril (Am *sensu* Köppen-Geiger, Peel *et al.* 2007). A temperatura varia em torno de 28°C e a média da umidade relativa do ar fica em torno de 97,2% ao longo do ano. A pluviosidade média anual é de 2376 mm (Walker *et al.* 1999).

DESENHO AMOSTRAL. – O estudo foi conduzido entre os meses de maio a dezembro de 2008. Foram selecionadas 25 ilhas com área entre 2-3 ha ao longo das duas margens do reservatório (Fig. 1). A seleção foi feita por imagens sequenciais de satélite Landsat TM5, observando imagens tiradas em época seca e chuvosa (cortesia de E. M. Venticinque), utilizando o programa Arc View (ESRI, 1996). Existem muitas ilhas dentro desta classe de tamanho no reservatório de Balbina, no entanto, foram escolhidas as ilhas que não inundassem quando o lago estivesse na sua cota mais alta. Algumas ilhas do reservatório são conhecidas por nomes pelos pescadores locais, porém, nenhuma das ilhas selecionadas para este estudo possuía nome e foram, então, classificadas por letras. A área total de todas as ilhas selecionadas foi 64,3 ha (Tabela 1). Como controles foram utilizadas áreas de floresta contínua primária nas duas margens do lago, chamadas a partir de agora floresta contínua. Estas áreas representam a vegetação natural antes da formação do lago. Como as ilhas são os topos da

floresta presente antes do barramento do rio, foram utilizadas áreas com altitudes semelhantes em floresta contínua, sendo que estas são platôs não alagáveis. Quinze transectos de 500 m de comprimento foram escolhidos ao longo das duas margens e distaram, no mínimo, 500 m uns dos outros e 100 m da água do reservatório (Fig. 1). Na floresta contínua, foi utilizada também a grade de trilhas estabelecida pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio—<http://ppbio.inpa.gov.br>; Magnusson *et al.* 2005). Esta grade fica localizada também dentro da REBIO Uatumã e é formada por 12 trilhas perpendiculares de 5 km cada, seis orientadas Norte-Sul e seis Leste-Oeste. Na grade PPBio foram utilizados 13 transectos que consistiam em trechos de 500 m das trilhas permanentes que atravessavam áreas de platô. No total, foram 28 transectos em floresta contínua, equivalendo a uma área total de 28 ha (Tabela 2). A altitude de todos os transectos variou de 64 a 231 m.

DENSIDADE E TAMANHO DE SAUVEIROS. – Para a quantificação dos sauveiros, as 25 ilhas foram totalmente vistoriadas. Em área de floresta contínua, os transectos foram percorridos a procura de sauveiros que ocorriam a 10 m de cada lado (*cf.*, Jaffé & Vilela 1989), totalizando 1 ha cada. Todos os sauveiros encontrados foram marcados e visitados em pelo menos cinco ocasiões, com no máximo um mês de intervalo. Após estas visitas, os formigueiros foram classificados em ativos ou inativos/abandonados. Os sauveiros considerados ativos foram aqueles que tinham uma ou mais das seguintes características: (1) formigas em atividade externa, (2) trilhas físicas limpas, (3) montículos de terra recém retirada e (4) folhas cortadas em volta dos olheiros. Formigas de todos os sauveiros ativos visitados foram coletadas manualmente e identificadas posteriormente. Porém, em alguns sauveiros ativos não foi possível determinar a espécie, pois nenhum indivíduo foi encontrado no período da coleta. Sauveiros inativos foram aqueles em que durante todas as visitas não foram verificadas nenhuma das características citadas acima. A densidade relativa foi calculada dividindo-se a quantidade de sauveiros pela área de cada ilha ou transecto em floresta contínua.

Para determinação do tamanho, foram medidos todos os sauveiros de *A. sexdens* ativos cujos limites estavam acessíveis. Não foram medidos aqueles cujos limites não eram bem definidos, ou que se encontravam debaixo de grandes

árvores caídas, no meio de vegetação de difícil acesso, pois a existência destes anteparos poderia gerar uma imprecisão na medida. Foram tomados o maior comprimento e a maior largura, em um eixo perpendicular, do monte de terra sobre os sauveiros e calculamos a área em metros quadrados. Foram medidos 127 sauveiros nas ilhas e 21 na floresta contínua, sendo que, nesta última, 10 sauveiros foram medidos fora dos transectos estudados devido à baixa densidade encontrada neste ambiente (veja resultados).

ABUNDÂNCIA DE PARASITÓIDES. – Existem no mínimo 31 espécies de forídeos parasitóides associados a saúvas (Brown 1997, 2001; Disney & Bragança 2000; Disney *et al.* 2006). Eles são atraídos aos formigueiros, a longas distâncias, principalmente por sinais olfatórios liberados pelo hospedeiro, enquanto que a curtas distâncias são regulados por sinais visuais (Feener & Brown 1997). Para medir a abundância local de forídeos parasitóides, os sauveiros foram perturbados introduzindo uma vara fina de 1 m de comprimento em um olheiro de cada sauveiro, agitando por 1 minuto, seguindo o protocolo de Almeida *et al.* (2008). Esse método simula a atividade de grandes predadores como os tatus (Whitehouse & Jaffé 1996). Após a primeira formiga emergir de cada sauveiro, a contagem das formigas era iniciada e, durante 10 minutos, todos os forídeos atraídos e que atacavam alguma operária foram coletados. As amostragens foram feitas entre 8h e 17h. Alguns sauveiros estiveram ativos durante esse período, logo, com fins de padronização, foram amostrados somente aqueles em que as formigas não estavam forrageando no momento. Adicionalmente, cerca de 1900 operárias de *A. sexdens* foram coletadas nas ilhas e 1400 na floresta contínua. Estas formigas foram coletadas em suas trilhas de forrageamento ou quando saíam dos olheiros após as amostragens de 10 minutos. Elas foram então acondicionadas em potes plásticos e alimentadas diariamente com solução de mel a 50% em condições naturais. Os potes com as formigas foram mantidos nas bases operacionais da área de estudo. Diariamente as formigas mortas eram recolhidas e individualizadas em tubos de vidro para determinar a presença de larvas ou pupas de forídeos com auxílio de uma lupa manual. As formigas parasitadas eram mantidas até a emergência dos parasitóides (para detalhes

sobre a criação de saúvas para verificação de parasitismo veja Erthal & Tonhasca 2000).

ABUNDÂNCIA DE PREDADORES. – A dieta de duas das quatro espécies de tatus encontradas na Amazônia central inclui formigas, inclusive *Atta* spp. (Anacleto 1997, 2007; Medri 2008). Rao (2000) considerou os tatus como predadores potenciais de saúveiros incipientes em ilhas do Lago Guri, Venezuela. Na Amazônia Central ocorrem quatro espécies de tatus: *Cabassous unicinctus*, *Dasyopus novemcinctus*, *Dasyopus kappleri*, e *Priodontes maximus* (Emmons & Feer 1997), porém, com base nas marcas encontradas não foi possível identificar quais espécies foram mais frequentes na área de estudo. Como os buracos feitos por esses animais são evidências indiretas de sua presença, a quantificação desses buracos é um bom indicativo das suas abundâncias (Carter & Encarnação 1983). Sendo assim, os buracos de tatus presentes em todas as ilhas e em 24 transectos da floresta contínua foram quantificados. Adicionalmente, os buracos foram classificados em ativos, aqueles em que a entrada estava limpa, havia terra escavada ou pegadas, e inativos, aqueles em que havia muitas folhas na entrada ou também muitas teias de aranha (*sensu* Arteaga 2004).

Formigas da subfamília Ecitoninae – as formigas de correição – são predadoras vorazes de muitos invertebrados e até mesmo pequenos vertebrados terrestres (Hölldobler & Wilson 1990, Gotwald 1995). Existem vários registros de predação das formigas de correição sobre colônias de formigas cortadeiras (Swartz 1998, Sánchez-Peña & Mueller 2002, Souza & Moura 2008), e, desta forma, foram verificadas as espécies que estão ocorrendo nas ilhas e na floresta contínua. Em florestas tropicais são registradas até 20 espécies de formigas de correição (Longino *et al.* 2002) e a espécie melhor conhecida ecologicamente é *Eciton burchelli*. Segundo Vidal-Riggs & Chaves-Campos (2008), um censo de 60 km de trilhas é suficiente para amostrar uma parte bem representativa da população desta espécie. Cada ilha foi visitada no mínimo cinco vezes e a extensão total percorrida na floresta contínua ao longo do ano foi cerca de 150 km, suficiente para encontrar esta e outras espécies de Ecitoninae. Operárias de todas as espécies que atravessaram as trilhas de caminhadas foram coletadas, tanto nas ilhas quanto na floresta contínua. Os espécimes foram coletados

manualmente e identificados posteriormente por J. L. P. Souza (INPA, Coordenação de Pesquisas em Entomologia).

ANÁLISES ESTATÍSTICAS. – A comparação entre as médias de saúveiros, abundância de forídeos parasitóides, formigas de correição e buracos de tatus das ilhas e da floresta contínua foram feitas pelo teste *t* de Student. Nos resultados todas as médias são seguidas de \pm desvio padrão.

RESULTADOS

As duas espécies de saúvas encontradas na região do reservatório foram *Atta sexdens* e *Atta cephalotes*. Dos 548 sauveiros encontrados nas ilhas, sendo 304 ativos, não foi possível identificar as espécies de 96 deles (17,5 %). Na floresta contínua as espécies de 28 (7,8 %) dos 358 sauveiros, sendo 56 ativos, não foram identificadas. *A. cephalotes* esteve presente em apenas cinco das 25 ilhas, e, em duas destas (O e D), foram encontrados 10 sauveiros em cada (Tabela 1). Na floresta contínua foram encontrados dois sauveiros desta espécie, somente no transecto T26 (Tabela 2).

Foram registradas densidades de 0 a 11 e de 0 a 10,3 sauveiros ativos/ha na floresta contínua e nas ilhas, respectivamente (Tabelas 1 e 2). Apenas três transectos na floresta contínua tiveram densidade acima da média para as ilhas, com 11, 8 e 6 sauveiros ativos por hectare. A densidade média de sauveiros ativos nas ilhas ($5,05 \pm 2,92$ sauveiros/ha; $N = 25$), considerando as duas espécies de saúvas encontradas, foi cerca de 2,5 vezes maior que na floresta contínua ($2,00 \pm 2,62$ sauveiros/ha; $N = 28$) ($t = 3,98$; $P < 0,001$) (Fig. 2). A densidade média de sauveiros inativos/abandonados também diferiu ($t = 7,30$; $P < 0,001$), sendo maior na floresta contínua ($10,79 \pm 3,42$) do que nas ilhas ($3,90 \pm 3,43$).

Os tamanhos dos sauveiros foram similares ($t = 0,930$; $P = 0,361$) entre as ilhas (282 ± 119 m²; $N = 127$) e a floresta contínua (313 ± 146 m²; $N = 21$) (Fig. 3). Utilizando a densidade média de sauveiros de *A. sexdens* da área de estudo, foi obtida uma área média de ocupação de cerca de 1424 m² para cada hectare de floresta nas ilhas, significando 14,2 % da área, e cerca de 616 m²/ha na floresta contínua (6,2 % da área).

A quantidade média de forídeos atraída aos sauveiros que foram perturbados nas ilhas ($0,98 \pm 1,72$ forídeos/formigueiro/10min; $N = 193$) não diferiu ($t = 0,183$; $P = 0,855$) da encontrada na floresta contínua ($0,95 \pm 1,51$ forídeos/formigueiro/10min; $N = 108$) (Fig. 4). Tanto na floresta contínua quanto nas ilhas as espécies atraídas mais frequentemente aos olheiros foram do gênero *Neodohrniphora*, somando 216 indivíduos. *Myrmosicarius* foi presente somente nas ilhas, com 46 indivíduos. A quantidade de forídeos atraídos aos formigueiros

após a perturbação foi correlacionada à quantidade de formigas que saiu dos olheiros, que variou entre 10 e 368 indivíduos (Correlação de Spearman, $r_s = 0,324$ $P < 0,001$). No entanto, as médias de formigas foram similares ($t = 0,375$; $P = 0,708$) entre os dois habitats (floresta contínua: $59,74 \pm 49,79$, $N = 108$; ilhas: $62,00 \pm 50,57$, $N = 193$). Das 1900 operárias coletadas nas ilhas, uma estava parasitada por *Apocephalus* sp. e outras duas por *Neodohrniphora* spp., enquanto que na floresta contínua, 17 das 1400 formigas estavam parasitadas por *Apocephalus* sp. e 10 por *Neodohrniphora* spp..

As densidades de buracos de tatus ativos foram similares ($t = 1,217$; $P = 0,230$) entre as ilhas ($1,62 \pm 1,62$; $N = 25$) e a floresta contínua ($1,08 \pm 1,44$; $N = 24$) (Fig. 5). A densidade de buracos ativos e inativos juntos, também não diferiu ($t = 0,808$; $P = 0,424$) entre as ilhas ($5,54 \pm 3,28$) e a floresta contínua ($6,46 \pm 4,55$). A densidade nas ilhas variou de 0,39 (Ilha B) a 12,92 buracos ativos/ha (Ilha A) (Tabela 1). Na floresta contínua a variação foi de 0 (Transecto T13) a 20 (Transecto T16) buracos ativos/ha (Tabela 2).

Nenhuma espécie de formiga de correição foi encontrada nas ilhas durante este estudo. As espécies encontradas em floresta contínua foram *Eciton burchelli*, *Eciton hamatum*, *Labidus coecus* e *Labidus predator*. Estas duas últimas foram encontradas apenas uma vez cada, enquanto as duas espécies de *Eciton* foram encontradas em cerca de 90% das incursões na floresta contínua.

DISCUSSÃO

A densidade média de saúveiros nas ilhas para as duas espécies estudadas, 5,05/ha, foi maior que o resultado encontrado para as mesmas espécies em ilhas menores de 1,2 ha em um reservatório na Venezuela, 3,68/ha (calculado de Rao 2000). Na Amazônia brasileira, foi registrada uma densidade de 2,5 saúveiros/ha para *A. sexdens* em uma floresta secundária (Moutinho *et al.* 2003). Densidade semelhante à anterior foi encontrada na borda de um grande remanescente de floresta Atlântica no Nordeste do Brasil, de 2,79/ha para *A. cephalotes* e 1,79-2,14/ha para *A. sexdens* (Wirth *et al.* 2007). Embora a densidade encontrada nas ilhas tenha sido cerca de 2,5 vezes maior (5,05 saúveiros/ha), a densidade na floresta contínua (2 saúveiros/ha) não foi tão baixa quanto as encontradas em outros estudos, cujos registros para *Atta* spp. em áreas de floresta primária não ultrapassaram a 1 saúveiro/ha (e.g., 0,03/ha em Wirth *et al.* 2003; 0,04/ha em Terborgh *et al.* 2001; 0,05/ha em Jaffe & Vilela 1989, 0,12/ha e 0,31/ha em Wirth *et al.* 2007; 0,38/ha em Vasconcelos 1988 e 0,6/ha em Cherrett 1968). Nos transectos instalados na floresta contínua e nas ilhas da UHE de Balbina, houve uma grande variação nas densidades de saúveiros, provavelmente devido ao fato das saúvas não se distribuírem uniformemente no ambiente (Rockwood 1973, Vasconcelos 1988, Wirth *et al.* 2007). Os três transectos na floresta contínua com as maiores densidades de saúveiros estavam dentro da grade PPBio. As trilhas desta grade podem ter contribuído com o aumento nas densidades de saúveiros, através da disponibilidade de áreas propícias à fundação de colônias por rainhas recém fecundadas (Vasconcelos 1990b; Vasconcelos *et al.* 2006). Porém, todos os saúveiros eram grandes o suficiente para terem mais de um ano de idade (Bitancourt 1941), que foi o tempo do estabelecimento da grade até o período de coleta destes dados. Outra hipótese é que as densidades de saúveiros na região de estudo sejam naturalmente altas, independente do efeito ambiental da fragmentação. Isso pode ser explicado pela grande fertilidade do solo daquela área, uma das maiores na Amazônia brasileira (G. Zuquim, INPA, com. pess.). Como a herbivoria tende a aumentar com a fertilidade do solo (Coley & Kursar 1996), as saúvas podem ser favorecidas. A grande quantidade de saúveiros inativos/abandonados encontrada

na floresta contínua, não indica uma maior taxa de predação. Como não estimamos a idade destes saueiros, eles podem estar mortos há muito tempo. Nas ilhas, ninhos mortos ou abandonados se tornaram espaços disponíveis para a fundação de novos saueiros.

Observamos vários saueiros ao longo das trilhas da grade, fora dos transectos utilizados para estimativa das densidades. Na floresta contínua da área de estudo parece haver uma distribuição espacial bem definida entre as duas espécies encontradas. *A. cephalotes* está distribuída principalmente nas áreas mais baixas, próximo a cursos d'água, onde o solo é, em geral, pedregoso e encharcado. Nestas áreas, saueiros de *A. sexdens* são menos frequentes que nos platôs mais altos. Como esse tipo de habitat é bem conspícuo na área de estudo devido ao elevado número de igarapés, o estabelecimento de *A. cephalotes* pode ter sido favorecido.

Embora o tamanho médio dos saueiros (282 m² nas ilhas e 313m² na floresta contínua) tenham sido similares entre os locais estudados, os valores encontrados foram bastante altos quando comparados a outros estudos (eg., 22,7 m² para *A. sexdens* em Autuori 1947; 63 m² para *Atta laevigata* em Mariconi 1965; 71,5 m² para *Atta capiguara* em Amante 1967; 30 m² para *A. cephalotes* calculado de Perfecto & Vandermeer 1993 por Wirth *et al.* 2003; 22 m² para *Atta colombica* em Wirth *et al.* 2003; 73 m² para *A. sexdens* em Moutinho *et al.* 2003). Não há estudos mostrando quais os fatores relacionados diretamente com o tamanho de saueiros, e não observamos uma característica que pudesse contribuir com os elevados tamanhos encontrados neste estudo.

Como o poder de dispersão de saúvas é geralmente baixo (Salzemann & Jaffé 1990), é provável que a maior parte das rainhas fundadoras se origine de colônias da própria ilha. Sendo assim, se alguma espécie estava ausente antes da formação do reservatório nas áreas onde agora são as ilhas, as rainhas que eventualmente dispersaram de outras áreas enfrentaram a cada ano uma competição mais intensa. Isso parece verdade para *A. cephalotes*, que foi ausente em 20 ilhas, mas chegou a 10 saueiros em duas (Micuim e Buriti) das cinco que esteve presente. Embora as densidades desta espécie sejam naturalmente baixas (Jaffé & Vilela 1989, Vasconcelos & Cherrett 1995), em ambientes alterados, sua densidade pode aumentar consideravelmente devido à

maior disponibilidade de plantas pioneiras (Farji-Brener 2001, Wirth *et al.* 2007). Desta forma, esperaríamos que *A. cephalotes* aumentasse suas densidades na mesma proporção que *A. sexdens*, ou até mais, devido ao seu hábito alimentar mais generalista (Vasconcelos 1990a). Como discutido acima, a baixa densidade desta espécie pode ser também resultado da competição interespecífica. Colônias de saúvas marcam seus territórios através da área de seus formigueiros e de seu sistema de trilhas (Rockwood 1973, Salzemann & Jaffé 1990, Wirth *et al.* 2003). Estas colônias são geralmente intolerantes ao estabelecimento de novos sauveiros nas suas proximidades (Rockwood 1973, Fowler *et al.* 1984, Fowler 1987, Salzemann & Jaffé 1990). A grande área ocupada pelos sauveiros nas ilhas, cerca de 16%, faz com que a área disponível para o estabelecimento de novas colônias seja menor, e, conseqüentemente, aumente a competição inter- e intraespecífica.

Contrariando nossa primeira hipótese, a abundância média de forídeos nas ilhas (0,98 moscas/10min) foi muito similar à encontrada na floresta contínua (0,95 moscas/10min). Esta abundância é baixa quando comparada aos resultados encontrados em outro estudo com a saúva *A. cephalotes* em uma área de Floresta Atlântica Nordeste, que foi 2,20 e 3,57 moscas/10min para a borda e o interior, respectivamente (Almeida *et al.* 2008). Como a abundância e as taxas de parasitismo de forídeos estão sujeitas às variações sazonais (Bragança & Medeiros 2006, Almeida *et al.* 2008), é possível que a baixa abundância encontrada neste estudo seja decorrente da época da amostragem. Devido aos diferentes graus de especializações de ataque de forídeos (Erthal & Tonhasca 2000, Tonhasca *et al.* 2001, Bragança *et al.* 2002), algumas espécies podem não ter sido amostradas devido ao método utilizado, como é o caso para *A. attophilus* e *Apocephalus vicosae*. Estas duas espécies não voam tão bem quanto *Myrmosicarius* spp. e *Neodohrniphora* spp. (Tonhasca 1996, Tonhasca *et al.* 2001, Erthal & Tonhasca 2000, C. Nogueira, obs. pess.) e, além disso, *A. attophilus* é capaz de atacar saúvas durante a noite (M. A. L. Bragança, Universidade Federal do Tocantins, com. pess.), diferente de *Neodohrniphora* spp., o gênero mais representativo neste estudo, e que, a princípio, ataca saúvas somente durante o dia (Orr 1992, Tonhasca 1996, Bragança *et al.* 2008). Como as amostragens foram feitas durante o dia e os forídeos coletados foram “bons

voadores”, nossa estimativa da abundância pode ter sido subestimada, pois embora tenhamos encontrado *Apocephalus* sp. nos dois ambientes, por meio das formigas parasitadas, nenhum indivíduo foi coletado durante as amostragens de 10 minutos. Mesmo que forídeos possam diminuir o esforço de forrageamento das saúvas (Bragança *et al.* 1998), dificilmente eles causarão a morte de um saúveiro adulto. Embora a ausência ou a diminuição da abundância de parasitóides aja sobre as densidades de herbívoros (Wirth *et al.* 2008), para a relação forídeo-saúva a aplicação desta ideia se torna um pouco mais confusa. Isto porque estudos empíricos que demonstram aumentos na densidade e herbivoria favorecidos pela fragmentação e a exclusão do nível trófico superior, foram realizados em outros sistemas entre hospedeiro- parasitóides/predadores, principalmente com insetos solitários (*e.g.*, Kruess & Tschardtke 1994, Roland & Taylor 1997, Thies & Tschardtke 1999, Kruess 2003, Thies *et al.* 2003). Saúvas são insetos sociais, com colônias geralmente sésseis e bastante complexas, além do seu longo tempo de vida, podendo atingir mais de 15 anos (Perfecto & Vandermeer 1993). Desta forma, a abundância de predadores/parasitóides em um determinado tempo, pode não ter relação com a densidade de saúveiros no mesmo período, havendo um atraso na resposta. Então, o mais plausível para compreender esta relação seria medir os efeitos instantâneos causados por forídeos em saúvas, como por exemplo, sobre a atividade de forrageamento e a herbivoria. De qualquer forma, se considerarmos que a abundância de forídeos e os efeitos que eles causam sobre as saúvas se mantiveram mais ou menos estáveis desde a formação das ilhas, podemos dizer que eles não têm relação com o aumento nas densidades de saúveiros.

Também não foi possível atribuir esta maior densidade de saúveiros à abundância de tatus, evidenciada pela presença de buracos ativos, pois não houve diferença entre as ilhas e a floresta contínua. A quantidade de buracos encontrada nos dois ambientes foi baixa quando comparada a outro estudo realizado em uma área de Floresta Ombrófila na Amazônia Central, onde a densidade variou de 8,1 a 36,4 buracos/ha (Arteaga & Venticinque 2008). Em tal estudo foram considerados buracos ativos e inativos, enquanto nós consideramos apenas buracos ativos. Mas, mesmo incluindo buracos inativos em nossos cálculos, a densidade média saltaria de 1,62 para 5,54 e de 1,08 para 6,46

buracos/ha nas ilhas e floresta contínua, respectivamente. Como tatus constroem buracos preferencialmente em áreas mais baixas e inclinadas (Arteaga & Venticinque 2008) e nossa amostragem foi feita em áreas mais altas e pouco inclinadas, a abundância de tatus em nosso estudo pode ter sido subestimada.

Embora estudos anteriores tenham atribuído os aumentos nas densidades de saueiros à diminuição/exclusão de tatus e forídeos (Rao 2000, Almeida *et al.* 2008), nossos resultados não indicaram evidência que um efeito descendente causado por estes animais fosse responsável pela alta densidade de saueiros encontrada nas ilhas. Por outro lado, *Nomamyrmex essenbeckii*, uma das espécies de formiga de correição encontrada na floresta contínua da área de estudo por Queiroz (1997), é a única espécie que pode causar a morte de uma colônia adulta de *Atta* spp. (Powel & Clarck 2004, Sousa & Moura 2008). A ausência de formigas de correição nas ilhas se deu provavelmente à exigência de grandes áreas de vida (Boswell *et al.* 1998; Britton *et al.* 1999), à inexistência local destas quando do enchimento da barragem, ou pela mortalidade das colônias após o esgotamento do recurso. Nós não medimos as taxas de parasitismo por forídeos para todas as ilhas e transectos, assim como as taxas de predação para tatus e formigas de correição, mas consideramos que estas respostas sejam reflexos de suas abundâncias. Embora as espécies aparentemente mais representativas na área de estudo, *Eciton* spp., não sejam conhecidas como predadoras de saúvas, a maioria das espécies de Ecitoninae forrageiam abaixo da camada de liteira ou no solo (Berghoff *et al.* 2002), como *N. essenbeckii*, e são difíceis de serem detectadas. Os papéis destas formigas como predadoras de saúvas ainda são desconhecidos, mas devido a sua voracidade a ausência destas nas ilhas pode contribuir para o estabelecimento de saueiros novos e a sobrevivência dos adultos.

A densidade de saueiros em ilhas pequenas no Reservatório de Balbina foi cerca de 2,5 vezes maior que nos transectos de vegetação contínua nas suas proximidades. Embora a abundância de forídeos parasitóides e de tatus não tenha diferido entre os dois ambientes estudados, não significa que eles não afetem essas densidades. Tatus parecem eficientes na predação de colônias incipientes (Rao 2000), enquanto forídeos são capazes de diminuir o *fitness* de colônias adultas (Bragança *et al.* 1998) e, talvez, alterar sua capacidade

competitiva. Adicionalmente, formigas de correição, que podem predação saúvas adultos (Swartz 1998, Sánchez-Peña & Mueller 2002, Souza & Moura 2008), são excluídas de pequenos fragmentos (Queiroz 1997, Boswell *et al.* 1998; Britton *et al.* 1999) e podem ser responsáveis pelo aumento nas densidades de saúvas nas ilhas. Além disso, somos levados fortemente a acreditar que a força descendente exercida por forídeos e tatus em saúvas é mais pronunciada nos momentos que seguem a fragmentação do habitat, pois os inimigos naturais são mais afetados com esse processo (Roland & Taylor 1997, Thies *et al.* 2003). Após o restabelecimento dos inimigos naturais, as densidades serão reguladas provavelmente pela competição e a disponibilidade e qualidade dos recursos alimentares.

Apesar de não ter sido registrada relação entre a densidade de saúvas e a abundância de forídeos e tatus, o papel destes como reguladores de populações de saúvas não deve ser descartado. Além disso, as densidades de saúvas em ambientes de florestas contínua e fragmentada podem variar muito em uma escala de paisagem e dificultar as interpretações sobre as forças ascendentes e descendentes que agem sobre esses herbívoros. Estudos futuros são necessários para entender melhor o quanto plantas e predadores/parasitóides são responsáveis pela manutenção da estabilidade das populações de saúvas, além de descobrir quais as reais consequências para o ecossistema em longo prazo.

LITERATURA CITADA

- ALMEIDA, W. R., R. WIRTH, AND I. R. LEAL. 2008. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. *Entomol. Exp. Appl.* 3: 251-257.
- AMANTE E. 1967. A formiga saúva *Atta capiguara*, praga das pastagens. *O Biológico* 33: 113-120.
- ANACLETO, T. C. S. 1997 Dieta e utilização de habitat do tatu-canastra (*Priodontes maximus* Kerr, 1792) numa área de cerrado do Brasil central. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, Brasília, 64 pp.
- ANACLETO, T. C. S. 2007. Food habits of four armadillo species in the cerrado area, Mato Grosso, Brazil. *Zoological Studies* 46: 529-537.
- ARNOLD, A. E. & N. M. ASQUITH. 2002. Herbivory in a fragmented tropical forest: patterns from islands at Lago Gatún, Panama. *Biodiversity Conserv.* 11: 1663-1680.
- ARTEAGA, M. C., 2004. Efeito da estrutura do ambiente e da fragmentação florestal no uso do habitat por tatus (*Xenarthra*: *Dasypodidae*) na Amazônia Central, Brasil. Tese de doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 54 pp.
- ARTEAGA, M. C. AND E. M. VENTICINQUE. 2008. Influence of topography on the location and density of armadillo burrows (*Dasypodidae*: *Xenarthra*) in the central Amazon. *Mamm. Biol.* 73: 262–266.
- AUTUORI, M. 1947. Contribuição para o conhecimento das saúvas (*Atta* spp. - Hymenoptera – Formicidae) IV. O sauveiro depois da primeira revoada (*Atta sexdens rubropilosa* Forel 1908). *Arq. Inst. Biol.* 18: 39-70.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J., G. GARCÍA-GUZMÁN, AND I. D. KOSSMANN-FERRAZ. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biol. Conserv.* 91:143–150.
- BERGHOFF, S. M., A. WEISSFLOG, K. E. LINSENMAIR, R. HASHIM, AND U. MASCHWITZ. 2002. Foraging of a hypogaeic army ant: A long neglected majority. *Insectes Sociaux* 49: 133–141.
- BITANCOURT, A. A. 1941. Expressão matemática do crescimento de formigueiros de *Atta sexdens rubropilosa* representado pelo aumento do número de olheiro. *Arq. Inst. Biol.* 12: 229-236.

- BOSWELL, G. P., N. F. BRITTON, AND N. R. FRANKS. 1998. Habitat fragmentation, percolation theory and the conservation of a keystone species. *Proceedings of the Royal Society* 265: 1921-1925.
- BRAGANÇA, M. A. L., A. TONHASCA JR., AND T. M. C. DELLA-LUCIA. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohniphora* sp. *Entomol. Exp. Appl.* 89: 305-311.
- BRAGANÇA, M. A. L., A. TONHASCA JR., AND D. D. O. MOREIRA. 2002. Parasitism characteristics of two phorid fly species in relation to their host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *Neotrop. Entomol.* 31: 241-244.
- BRAGANÇA, M. A. L., AND Z. C. S. MEDEIROS. 2006. Ocorrência e características biológicas de forídeos parasitóides (Diptera: Phoridae) da saúva *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) em Porto Nacional, TO. *Neotrop. Entomol.* 35: 408-411.
- BRAGANÇA, M. A. L., L. M. SOUZA, C. A. NOGUEIRA, AND T. M. C. DELLA-LUCIA. 2008. Parasitismo por *Neodohniphora* spp. Malloch (Diptera, Phoridae) em operárias de *Atta sexdens* rubropilosa Forel (Hymenoptera, Formicidae). *Rev. Bras. Ent.* 52: 300-302.
- BROWN, B. V. 1997. Revision of *Apocephalus attophilus* – group of ant-decapitating flies (Diptera: Phoridae). *Contributions in Science* 468: 1-60.
- BROWN, B. V. 2001. Taxonomic revision of *Neodohniphora*, subgenus *Eibesfeldtphora* (Diptera: Phoridae). *Insect. Syst. Evol.* 32: 393-409.
- BRITTON, N. F., L. W. PARTRIDGE, AND N. R. FRANKS. 1999. A model of survival times for predator populations: The case of the army ants. *Bulletin of Mathematical Biology* 61: 469-482.
- CHERRETT, J. M. 1968. Some aspects of the distribution of pest species of leaf-cutting ants in the Caribbean. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 12:295–310.
- CARTER, T. S., AND C. ENCARNAÇÃO. 1983. Characteristics and use of burrows by four species of armadillos in Brazil. *J. Mammal.* 64: 103–108.
- CHERRETT, J. M. 1986. The biology, pest status and control of leaf cutting ants. *Agricultural Zoology Reviews* 1: 1-37.
- COLEY, P. D., AND J. A. BARONE. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335.
- COLEY, P. D., AND T. A. KURSAR. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and ecological tradeoffs. *In* Mulkey, S. S.,

- R. Chazdon, and A. P. Smith (Eds). Tropical Forest Plant Ecophysiology, pp 305-336, Chapman and Hall, NY.
- COSTA, A. N., H. L. VASCONCELOS, E. H. M. VIEIRA-NETO, AND E. M. BRUNA. 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *Journal of Vegetation Science* 19: 849-854 .
- DELLA-LUCIA, T. M. C., AND D. D. O. MOREIRA. 1993. Caracterização dos ninhos. *In* T. M. C. Della-Lucia (Ed.). *As Formigas Cortadeiras*, pp. 32–35. Folha de Viçosa, Viçosa.
- DISNEY, R. H. L., AND BRAGANÇA 2000. Two new species of Phoridae (Diptera) associated with leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 36: 33-39.
- DISNEY, R. H. L., L. ELIZALDE, AND P. J. FOLGARAIT. 2006. New species and revision of *Myrmosicarius* (Diptera: Phoridae) that parasitize leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 47: 771–809
- DYER, L. A., AND D. K. LETOURNEAU. 1999. Relative strengths of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia*. 119: 265-274.
- EMMONS, L. H., AND F. FEER 1997. Neotropical Rainforest Mammals. A Field Guide, 2nd ed. The University of Chicago Press, Chicago.
- ERTHAL JR., M., AND A. TONHASCA JR. 2000. Biology and oviposition behavior of the phorid *Apocephalus attophilus* and the response of its host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Entomol. Exp. Appl.* 95: 71-75.
- ESRI, 1996. ArcView GIS. Environmental Systems Research Institute, California.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 34: 487-515.
- FARJI-BRENER, A. G. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* 92: 169-177.
- FÁVERI, S. B., VASCONCELOS, H. L. AND DIRZO, R. 2008. Effects of Amazonian forest fragmentation on the interaction between plants, insect herbivores, and their natural enemies. *J. Trop. Ecol.* 24:57-64.
- FEARNSIDE, P. M. 1990. A Hidrelétrica de Balbina: o faraonismo irreversível versus o meio ambiente na Amazônia. Instituto de Antropologia e Meio Ambiente (Estudos IAMÁ), São Paulo.
- FEARNSIDE, P. M. 2005. Deforestation in Brazilian Amazonia: history, rates and consequences. *Conserv. Biol.* 19: 680-688.

- FEENER JR, D. H., AND B. V. BROWN 1997. Diptera as parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 42: 73-97.
- FOWLER, H. G. 1987. Colonization pattern of leaf cutting ant *Atta bisphaerica* Forel: evidence for population regulation. *J. Appl. Ent* 104: 102-105.
- FOWLER, H. G, S. W. ROBINSON, AND J. DIEHL. 1984. Effect of mature colony density on colonization and initial colony survivorship in *Atta capiguara*, a leaf-cutting ant. *Biotropica* 16: 51-54.
- GOTWALD, W. L. 1995. *Army Ants: The Biology of Social Predation*. Cornell University Press, Ithaca.
- HÖLLDOBLER, B., AND E. O. WILSON 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- HUNTER, M. D., AND P. W. PRICE. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 724-732.
- HUNTER, M. D., G. C., VARLEY, AND G. R., GRADWELL. 1997. Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 94: 9176-9181.
- IBAMA. 1997. Plano de manejo fase 1: Reserva Biológica do Uatumã. Eletronorte/Ibama. Brasília/DF.
- JAFFÉ, F., AND E. VILELA, 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary Forest. *Biotropica*. 21: 234-236.
- KRUESS, A. 2003. Effects of landscape structure in habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography*. 26: 283-290.
- KRUESS, A., AND T. TSCHARNTKE. 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: Experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122: 129-137.
- KRUESS, A., AND T. TSCHARNTKE. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*. 264: 1581-1584.
- LAURANCE, W. F., A. K .M., ALBERNAZ, P. M., FEARNSIDE, H. M., VASCONCELOS, AND L. V., FERREIRA, 2004. Deforestation in Amazon. *Science* 304: 1109-1111.
- LONGINO, J. T., J., CODDINGTON, AND R. K., COLWELL. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83: 689–702.

- MAGNUSSON, W. E., A. P. LIMA, R. LUIZÃO, F. LUIZÃO, F. R. C. COSTA, C. V. CASTILHO, AND V. F. KINUPP. 2005. RAPELD: A modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* Jul/Dez 5. <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/fullpaper?bn01005022005±em>.
- MARICONI, F. A. M. 1965. Aspectos ecológicos e bionômicos das saúvas da região oriental do Estado de São Paulo. *An. Esc. Sup. Agric. "L. Queiroz"* 22: 213-232.
- MATSON, P. A., AND M. D., HUNTER. 1992. Special feature: the relative contributions of top-down and bottom-up forces in population and community ecology. *Ecology* 73: 723.
- MEDRI, I. M. 2008. Ecologia e História Natural do Tatu-peba, *Euphractus sexcinctus* (Linnaeus, 1758), no Pantanal da Nhecolândia, Mato Grosso do Sul. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, Brasília, 167 pp.
- MOUTINHO, P., D. C. NEPSTAD, AND E. A. DAVIDSON. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology*. 84: 1265-1276.
- ORR, M. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Biology and Sociobiology*. 30: 395-402.
- PEEL M. C., B. L. FINLAYSON, AND T. A. MCMAHON. 2007 Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11: 1633–1644.
- PEÑALOZA, C., AND A. G. FARJI-BRENER. 2003. The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. *J. Trop. Ecol.* 19: 603-605.
- PERFECTO, I., AND J. VANDERMEER. 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica* 25: 316-332.
- POWELL, S., AND E. CLARK. 2004. Combat between large derived societies: A subterranean army ant established as a predator of mature leaf-cutting ant colonies. *Insectes Sociaux* 51: 342-351.
- POWER, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- QUEIROZ, M. V. B. 1997. Comunidade de formicídeos (Hymenoptera: Formicidae) em ilhas na represa da Usina Hidrelétrica de Balbina. Tese de doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 124 pp.

- RAO, M. 2000. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. *J. Trop. Ecol.* 16: 209-225.
- RAMOS, V. M., L. C. FORTI, A. P. P. ANDRADE, N. C. NORONHA, AND R. S. CAMARGO. 2008. Density and spatial distribution of *Atta sexdens rubropilosa* and *Atta laevigata* colonies (Hym., Formicidae) in Eucalyptus spp. forests. *Sociobiology* 51: 775-781.
- ROCKWOOD, L. L. 1973. Distribution, density, and dispersion of two species of *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in Guanacaste Province, Costa Rica. *The Journal of Animal Ecology* 42: 803-817.
- ROLAND, J., AND P. D. TAYLOR. 1997. Insects parasitoids respond to forest structure in different scale special. *Nature* 386: 710-713.
- SÁNCHEZ-PEÑA, S. R., AND U. G. MUELLER. 2002. A nocturnal raid of *Nomamyrmex* army ants on *Atta* leaf-cutting ants in Tamaulipas, Mexico. *Southwestern Entomologist* 27: 221-223.
- SALZEMANN A., AND K. JAFFÉ. 1990. Territorial ecology of the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. In: R. K. VANDERMEER, K. JAFFÉ, AND A. CEDENO (Ed.). *Applied Myrmecology*, pp 345-354, Westview Press.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS, C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5: 18-32.
- Schoereder, J. H., and Coutinho, L. M. Faunas e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de cerrado do estado de São Paulo. *Rev. Bras. Ent.* 34: 561-568.
- SOUZA, J. L. P., AND C. A. R. MOURA. 2008. Predation of ants and termites by army ants, *Nomamyrmex esenbeckii* (Formicidae, Ecitoninae) in the Brazilian Amazon. *Sociobiology* 52: 399-402.
- SWARTZ, M. B. 1998. Predation on an *Atta cephalotes* colony by an army ant, *Nomamyrmex esenbeckii*. *Biotropica* 30: 682-684.
- TERBORGH, J., L. LOPEZ P. NUÑEZ, M. RAO, G. SHAHABUDDIN, G. ORIHUELA, M. RIVEROS, R. ASCANIO, G. H. ADLER, T. D. LAMBERT, AND L. BALBAS. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*. 294: 1923-1926.
- THIES, C., AND T. TSCHARNTKE. 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science* 285: 893-895.
- THIES, C., I. STEFFAN-DEWENTER, AND T. TSCHARNTKE. 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101: 18-25.

- TONHASCA, A. 1996. Interactions between a parasitic fly, *Neodohrniphora declinata* (Diptera: Phoridae), and its host, the leaf cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecotropica* 2: 157-164.
- TONHASCA, A., M. A. L. BRAGANÇA, AND M. ERTHAL. 2001. Parasitism and biology of *Myrmosicarius grandicornis* (Diptera, Phoridae) in relationship to its host, the leaf-cutting ant *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 48: 154-158.
- TURNER, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* 33: 200-209.
- URBAS, P., M. V. ARAÚJO JR., I. R. LEAL, AND R. WIRTH. 2007. Cutting more from cut forests: Edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica*: 489-495.
- VASCONCELOS, H. L. 1988. Distribution of in *Atta* (Hymenoptera-Formicidae) "terra firme" rain forest of Central Amazonia: density, species compositions and preliminary results on effects of forest fragmentation. *Acta Amazon.* 18: 309-315.
- VASCONCELOS, H. L. 1990a. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the Central Amazon. *Insectes Sociaux* 37: 131-145.
- VASCONCELOS, H. L. 1990b. Habitat selection by the queens of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. in Brazil. *J. Trop. Ecol.* 6: 249-252.
- VASCONCELOS, H. L. 1999. Levels of leaf herbivory in Amazonian trees from different stages in forest regeneration. *Acta Amazon.* 29: 615-623.
- VASCONCELOS, H. L., AND J. M. CHERRETT. 1995. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment.* 30: 107-113.
- VASCONCELOS, H. L., E. H. M. VIEIRA-NETO, F. M. MUNDIM, AND E. M. BRUNA. 2006. Roads alter the colonization dynamics of a keystone herbivore in Neotropical Savannas. *Biotropica* 38: 661-665.
- VIDAL-RIGGS, J. M., AND J. CHAVES-CAMPOS, 2008. Method review: Estimation of colony densities of the army ant *Eciton burchelli* in Costa Rica. *Biotropica* 40: 259-262.
- WALKER, I., R. MIYAI, AND M. D. A. MELO. 1999. Observations on aquatic macrophyte dynamics in the reservoir of the Balbina Hydroelectric powerplant, Amazonas state, Brazil. *Acta Amazon.* 29: 243-265

- WHITEHOUSE, M. E. A., AND K. JAFFÉ. 1996 Ant wars: combat strategies, territory and nest defense in the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Animal Behaviour* 51: 1207–1217.
- WIRTH, R., W. BEYSLAG, R. J. RYEL, H. HERZ, AND B. HÖLLDOBLER. 2003. Herbivory of leaf-cutting ants. A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, New York
- WIRTH, R., S. T. MEYER, W. R. ALMEIDA, M. V. ARAÚJO JR., V. S. BARBOSA, AND I. R. LEAL. 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *J. Trop. Ecol.* 23: 501-505.
- WIRTH, R., S. T. MEYER, I. R. LEAL, AND M. TABARELLI. 2008. Plant herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany* 69: 423-468.
- ZABEL, J., AND T. TSCHARNTKE. 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116: 419-425.
- ZANETTI, R., E. F. VILELA, J. C. ZANUNCIO,, H. G. LEITE, AND G. D. FREITAS 2000. Efeitos da espécie e idade do eucalipto e da vegetação nativa circundante sobre a densidade de saúveiros em eucaliptais. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 35: 1911-1918.
- ZANUNCIO, J. C., E. F. LOPES, R. ZANETTI, D. PRATISSOLI, AND L. COUTO 2002. Spacial distribution of nests of the leaf cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) in plantations of *Eucalyptus urophylla* in Brazil. *Sociobiology* 39: 231-242.

TABELAS

TABELA 1. *Densidade de saueiros (Atta sexdens e Atta cephalotes) por hectare e buracos de tatus em 25 ilhas do Reservatório da Usina Hidrelétrica Balbina.*

| Ilhas | Tamanho (ha) | Quantidade de saueiros | | Densidade de saueiros | | Quantidade de buracos de tatus | Densidade de buracos de tatus |
|---------------------|--------------|------------------------|----------|-----------------------|----------|--------------------------------|-------------------------------|
| | | Ativos | Inativos | Ativos | Inativos | | |
| A | 2,631 | 8 | 18 | 3,04 | 6,84 | 34 | 12,92 |
| B ^{a (1)} | 2,569 | 18 | 3 | 7,01 | 1,17 | 1 | 0,39 |
| C | 2,892 | 6 | 21 | 2,07 | 7,26 | 18 | 6,22 |
| D ^{a (10)} | 2,870 | 16 | 8 | 5,57 | 2,79 | 9 | 3,14 |
| E | 2,910 | 11 | 6 | 3,78 | 2,06 | 9 | 3,09 |
| F | 2,985 | 0 | 26 | 3,02 | 8,71 | 21 | 7,04 |
| G | 2,798 | 9 | 3 | 6,43 | 1,07 | 7 | 2,50 |
| H | 2,640 | 18 | 0 | 6,82 | 0,00 | 6 | 2,27 |
| I | 2,237 | 10 | 18 | 4,47 | 8,05 | 17 | 7,60 |
| J | 2,364 | 17 | 13 | 7,19 | 5,50 | 25 | 10,58 |
| K ^{a (3)} | 2,487 | 15 | 11 | 6,03 | 4,42 | 25 | 10,05 |
| L | 2,611 | 0 | 11 | 0,00 | 4,21 | 17 | 6,51 |
| M | 2,191 | 18 | 4 | 8,22 | 1,83 | 14 | 6,39 |
| N ^{a (4)} | 2,230 | 23 | 6 | 10,31 | 2,69 | 7 | 3,14 |
| O ^{a (10)} | 2,123 | 18 | 1 | 8,48 | 0,47 | 6 | 2,83 |
| P | 2,215 | 1 | 28 | 0,45 | 12,64 | 27 | 12,19 |
| Q | 2,506 | 19 | 0 | 7,58 | 0,00 | 9 | 3,59 |
| R | 2,821 | 16 | 6 | 5,67 | 2,13 | 11 | 3,90 |
| S | 2,867 | 15 | 5 | 5,23 | 1,74 | 7 | 2,44 |
| T | 2,809 | 21 | 1 | 7,48 | 0,36 | 11 | 3,92 |
| U | 2,296 | 0 | 21 | 0,00 | 9,15 | 11 | 4,79 |
| V | 2,549 | 8 | 19 | 3,14 | 7,45 | 14 | 5,49 |
| W | 2,012 | 11 | 5 | 5,47 | 2,49 | 14 | 6,96 |
| X | 2,751 | 1 | 11 | 0,36 | 4,00 | 8 | 2,91 |
| Y | 2,978 | 25 | 1 | 8,39 | 0,34 | 23 | 7,72 |
| Total | 64,342 | 304 | 246 | 5,05* | 3,89* | 351 | 5,54* |

^{a (n)} = presença de *A. cephalotes*. Entre parênteses, a quantidade de saueiros ativos.

* = média obtida somente dos valores da coluna.

TABELA 2. *Densidade de saueiros (Atta sexdens e Atta cephalotes) e buracos de tatus para 28 transectos em floresta contínua nas proximidades do Reservatório da Usina Hidrelétrica Balbina. Como cada transecto mede 1 ha, a densidade para cada um é o valor real de saueiros.*

| Transecto | Densidade de saueiros | | Densidade de buracos de tatus |
|----------------------|-----------------------|----------|-------------------------------|
| | Ativos | Inativos | |
| T1 | 0 | 12 | 6 |
| T2 | 11 | 0 | 11 |
| T3 | 0 | 9 | 2 |
| T4 | 4 | 10 | 7 |
| T5 | 3 | 13 | 4 |
| T6 | 2 | 13 | 1 |
| T7 | 2 | 10 | 2 |
| T8 | 8 | 4 | 2 |
| T9 | 2 | 13 | 8 |
| T10 | 3 | 14 | 2 |
| T11 | 1 | 11 | 5 |
| T12 | 1 | 15 | 11 |
| T13 | 6 | 9 | 0 |
| T14 | 1 | 13 | 4 |
| T15 | 1 | 6 | 7 |
| T16 | 1 | 14 | 20 |
| T17 | 0 | 15 | 9 |
| T18 | 2 | 12 | 11 |
| T19 | 0 | 12 | 10 |
| T20 | 0 | 13 | 12 |
| T21 | 1 | 9 | 3 |
| T22 | 0 | 14 | 6 |
| T23 | 1 | 13 | 6 |
| T24 | 0 | 12 | 6 |
| T25 | 2 | 10 | - |
| T26 ^{a (2)} | 4 | 7 | - |
| T27 | 0 | 9 | - |
| T28 | 0 | 10 | - |
| Total | 56 | 302 | 155 |

^{a (n)} = presença de *A. cephalotes*. Entre parênteses, a quantidade de saueiros ativos. Os traços representam os transectos onde não foram amostrados buracos de tatus.

FIGURAS

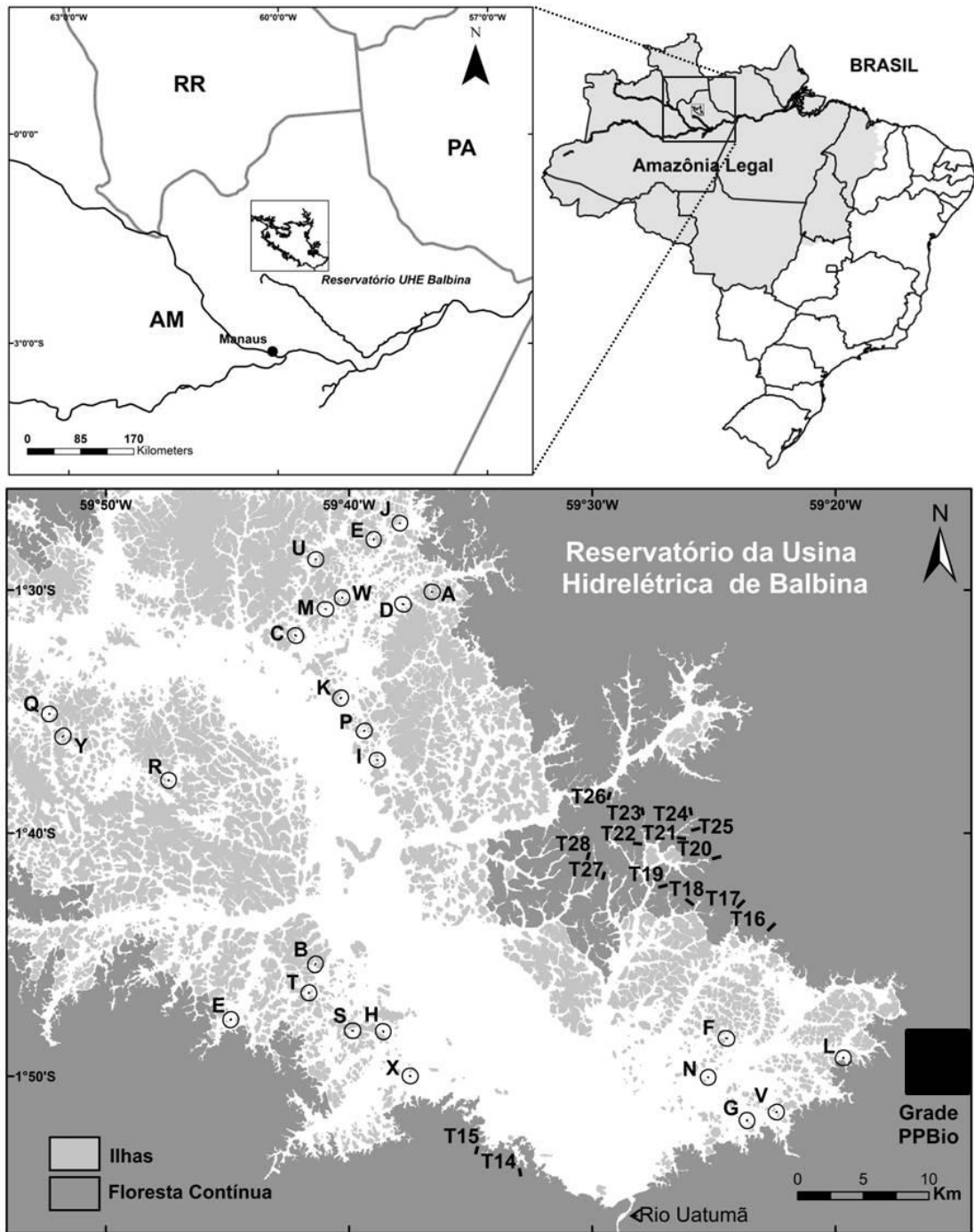


FIGURA 1. Mapa da região do Reservatório da Usina Hidrelétrica Balbina. As ilhas amostradas estão ressaltadas por um círculo de 500 metros de raio e estão identificadas por letras. Os transectos estão indicados por traços seguidos da letra “T”.

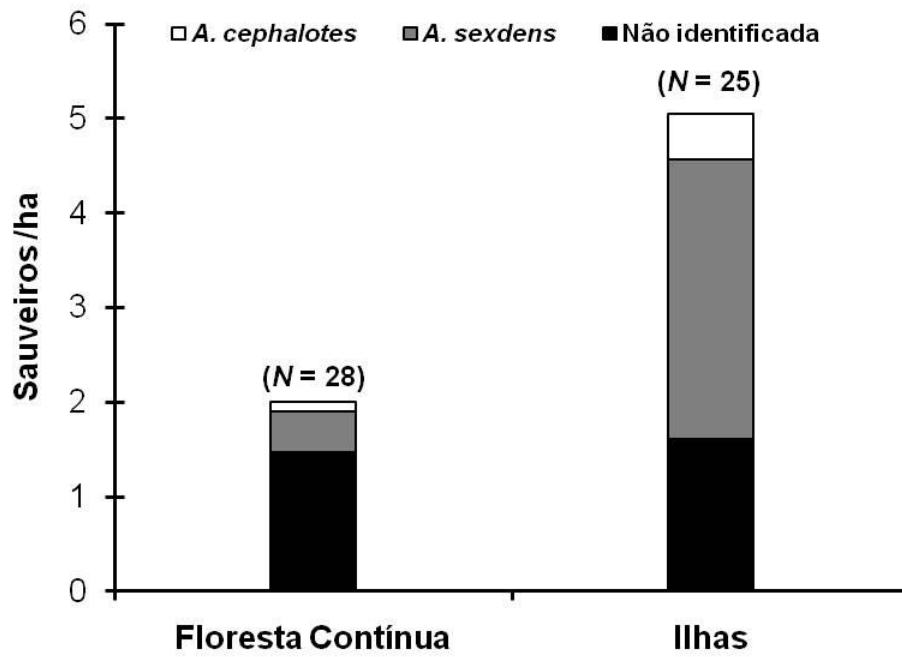


FIGURA 2. Densidade média de sauveiros (*Atta* spp.) ativos em 25 ilhas e 28 transectos em floresta contínua no Reservatório da Usina Hidrelétrica Balbina, Amazônia Central.

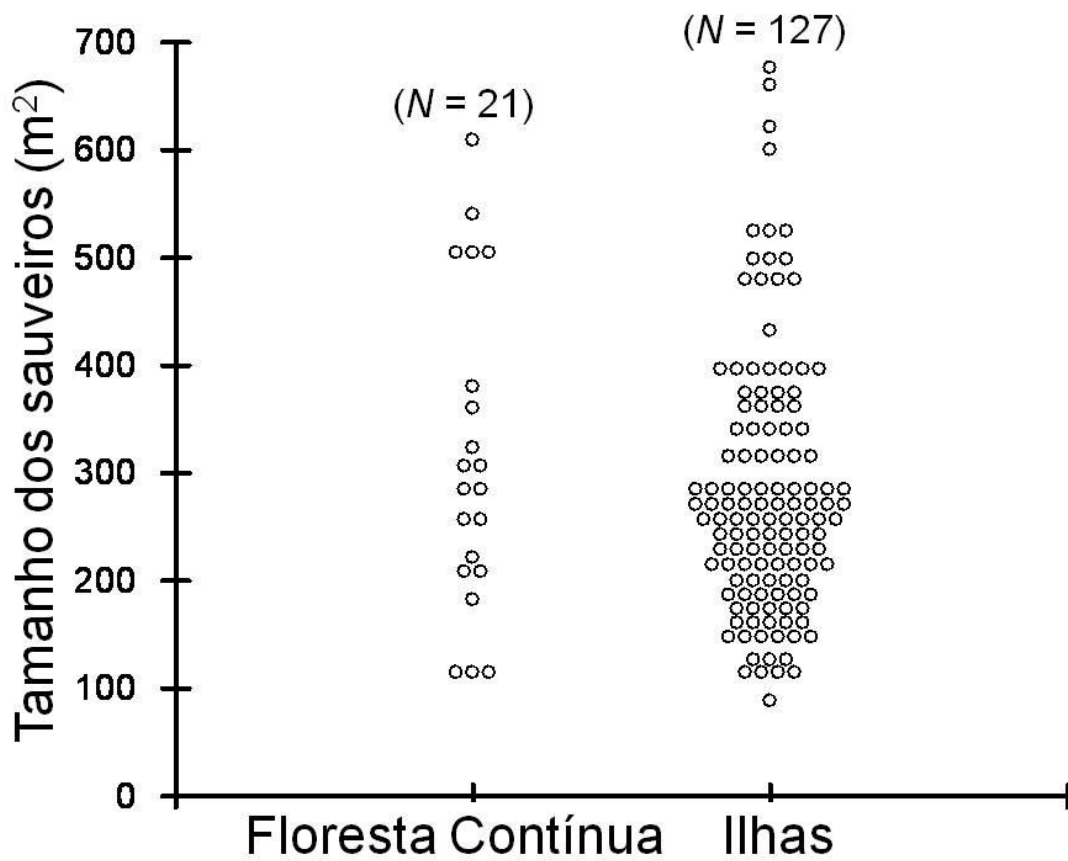


FIGURA 3. Tamanho dos sauveiros ativos em 25 ilhas e 28 transectos em floresta contínua no Reservatório da Usina Hidrelétrica Balbina, Amazônia Central.

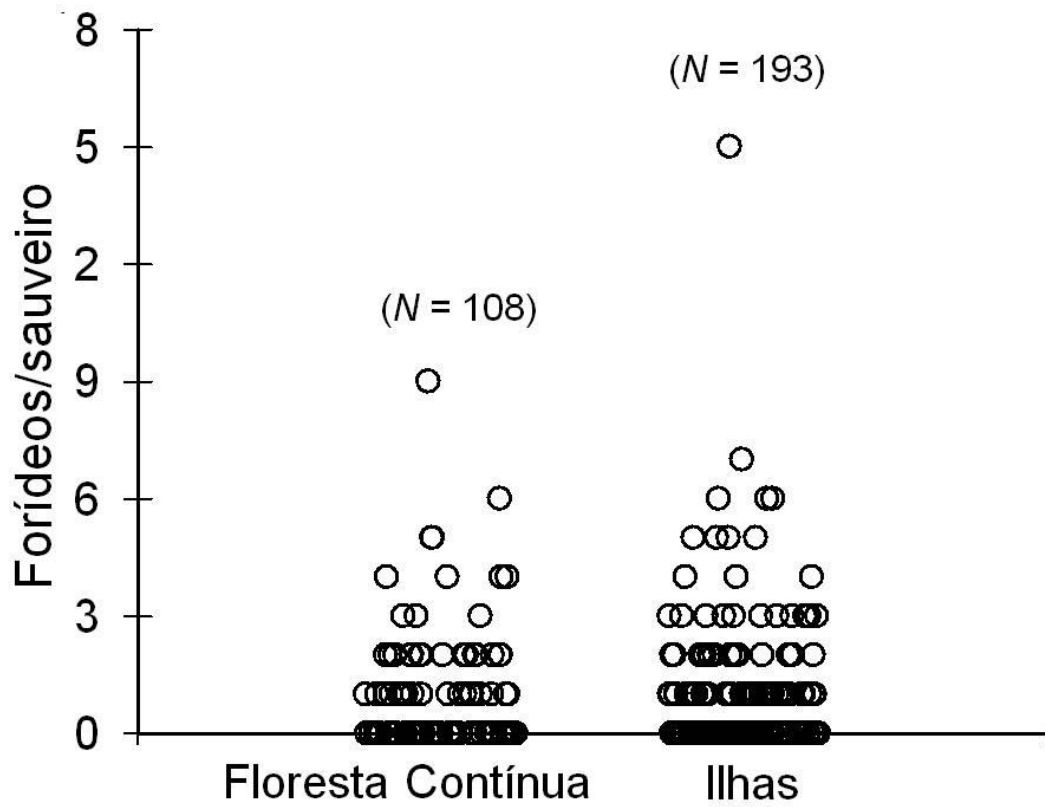


FIGURA 4. Forídeos atraídos para os saueiros de *Atta* spp. durante observações de 10 min em 25 ilhas e 28 transectos instalados em floresta contínua no Reservatório da Usina Hidrelétrica Balbina. Cada ponto representa uma amostragem de 10 min.

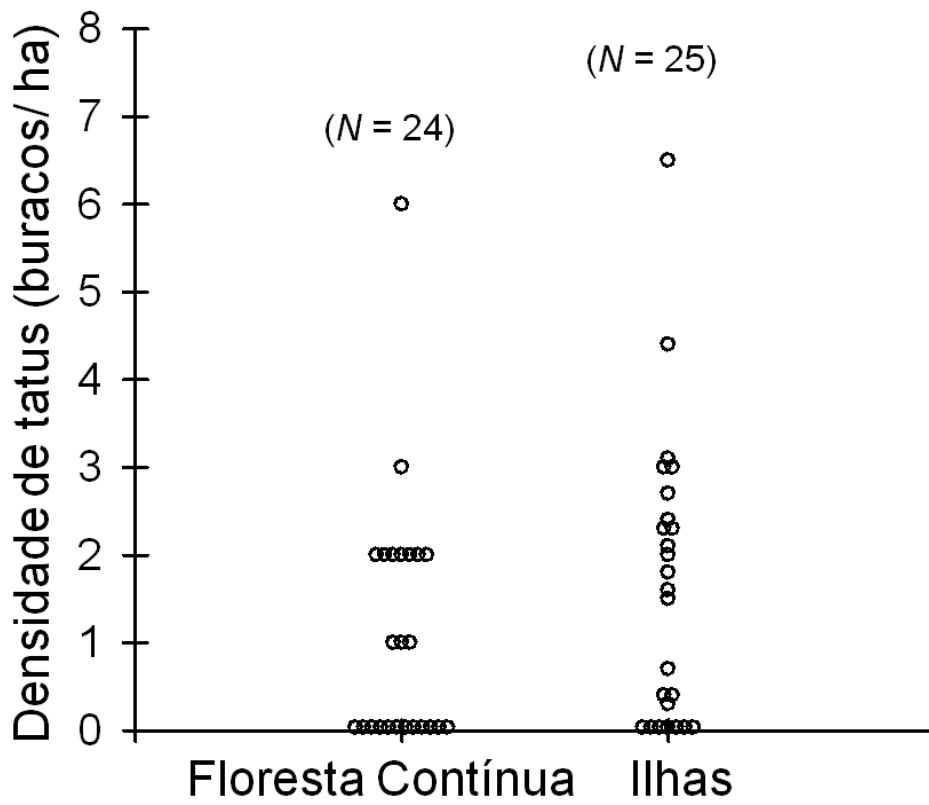


FIGURA 5. Densidade média de buracos ativos de tatu em 25 ilhas e 24 transectos em floresta contínua no Reservatório da UHE Balbina, Amazônia Central.

CONCLUSÃO

Foi registrado um aumento de 2,5 vezes na densidade de saueiros nas ilhas, mas este aumento não foi relacionado à abundância relativa de forídeos parasitóides ou tatus na escala de tempo em que o estudo foi realizado. Formigas de correição não foram encontradas nas ilhas e isto, possivelmente, pode ter contribuído com o aumento na densidade de saueiros. Os tamanhos médios dos saueiros foram similares entre os dois habitats, mas, a maior densidade encontrada nas ilhas fez com que os saueiros ocupassem em média uma área maior. Como colônias de saúvas podem viver por mais de 15 anos, a densidade encontrada neste estudo pode ser reflexo das interações que sucederam à formação das ilhas.

ANEXO A – Instruções para os autores: Biotropica

BIOTROPICA – JOURNAL OF THE ASSOCIATION FOR TROPICAL BIOLOGY AND CONSERVATION

CHECKLIST FOR PREPARATION OF MANUSCRIPTS AND ILLUSTRATIONS (updated 10 July 2008)

Online submission and review of manuscripts is mandatory effective 01 January 2005.

Please format your paper according to these instructions and then go to the following website to submit your manuscript (<http://mc.manuscriptcentral.com/bitr>). Contact the BIOTROPICA Office for assistance if you are unable to submit your manuscript via Manuscript Central (biotropica@env.ethz.ch).

Authors are requested to provide a cover letter that details the novelty, relevance and implications of their work, and a brief explanation of the suitability of the work for BIOTROPICA. The number of words in the manuscript should also be given in the cover letter.

I. General Instructions

% Publication must be in English, but second abstract in other languages (such as Spanish, French, Portuguese, Hindi, Arabic, Chinese etc.) may be published as Online Supplementary Material.

BIOTROPICA offers assistance in editing manuscripts if this is required (see English Editorial Assistance below). Second abstracts will not be copy-edited and the author(s) must take full responsibility for content and quality.

% Manuscripts may be submitted in the following categories, based on these suggested word limits:

- Paper (up to 5000 words)
- Insights (up to 2000 words)
- Review (up to 8000 words)
- Commentary (up to 2000 words)

Word counts exclude title page, abstract(s), literature cited, tables, figures, or appendices.

% Use 8.5" x 11" page size (letter size). Double space everything, including tables, figure legends, abstract, and literature cited.

% Use a 1" margin on all sides. Align left. Avoid hyphens or dashes at ends of lines; do not divide a word at the end of a line.

% Use standard 12 point type (Times New Roman).

% Indent all but the first paragraph of each section.

% Use italics instead of underline throughout. Italicize non-English words such as e.g., i.e., et al., cf., ca, n.b., post-hoc, and sensu (the exceptions being 'vs.' and 'etc.').

% Include page number in the centre of all pages. Do use line numbering starting on each page.

% Cite each figure and table in the text. Tables and figures must be numbered in the order in which they are cited in the text.

% Use these abbreviations: yr (singular & plural), mo, wk, d, h, min, sec, diam, km, cm, mm, ha, kg, g, L, g/m²

% For units, avoid use of negative numbers as superscripts: use the notation /m² rather than m⁻².

% Write out other abbreviations the first time they are used in the text; abbreviate thereafter: "El Niño Southern Oscillation (ENSO) . . ."

% Numbers: Write out one to ten unless a measurement (e.g., four trees, 6 mm, 35 sites, 7 yr, 10 × 5 m, > 7 m, ± SE) or in combination with other numbers (e.g., 5 bees and 12 wasps). Use a comma as a separator in numbers with more than four digits (i.e., 1000, but 10,000); use decimal points as in 0.13; 21°C (no spaces); use dashes to indicate a set location of a given size (e.g., 1-ha plot).

% Spell out 'percent' except when used in parentheses (20%) and for 95% CI.

% Statistical abbreviations: Use italics for P, N, t, F, R², r, G, U, N, χ^2 (italics, superscripts non-italics); but use roman for: df, SD, SE, SEM, CI, two-way ANOVA, ns

☐ Dates: 10 December 1997; Times: 0930 h, 2130 h

☐ Latitude and Longitude are expressed as: 10°34'21" N, 14°26'12" W

% Above sea level is expressed as: asl

% Regions: SE Asia, UK (no periods), but note that U.S.A. includes periods.

%o Geographical place names should use the English spelling in the text (Zurich, Florence, Brazil), but authors may use their preferred spelling when listing their affiliation (Zürich, Firenze, Brasil).

%o Lists in the text should follow the style: ... : (1)... ; (2)...; and (3)..., as in, "The aims of the study were to: (1) evaluate pollination success in *Medusagyne oppositifolia*; (2) quantify gene flow between populations; and (3) score seed set."

%o Each reference cited in text must be listed in the Literature Cited section, and vice versa.

Double check

for consistency, spelling and details of publication, including city and country of publisher.

%o For manuscripts ACCEPTED for publication but not yet published, cite as Yaz (in press) or (Yaz, in press). Materials already published online can be cited using the digital object identifier (doi)

%o Literature citations in the text are as follows:

One author: Yaz (1992) or (Yaz 1992)

Two authors: Yaz and Ramirez (1992); (Yaz & Ramirez 1992)

Three or more authors: Yaz et al. (1992), but include ALL authors in the literature cited section.

%o Cite unpublished materials or papers not in press as (J. Yaz, pers. obs.) or (J. Yaz, unpublished data).

Initials and last name must be provided. 'In prep' or 'submitted' are NOT acceptable, and we encourage authors not to use 'pers. obs.' or 'unpublished data' unless absolutely necessary.

Personal communications are cited as (K. A. Liston, pers. comm.).

%o Use commas (Yaz & Taz 1981, Ramirez 1983) to separate citations, BUT use semicolon for different types of citations (Fig. 4; Table 2) or with multiple dates per author (Yaz et al. 1982a, b; Taz 1990, 1991). Order references by year, then alphabetical (Azy 1980, Yaz 1980, Azy 1985).

%o Assemble manuscripts in this order:

Title page

Abstract (s)

Key words

Text

Acknowledgments (spelled like this)

Literature cited

Tables

Appendix (when applicable)

Figure legends (one page)

Figures

%o For the review purpose, submit the entire manuscript, with Tables, Figure legends and Figures embedded at the end of the manuscript text, as a Microsoft Word for Windows document (*.doc), or equivalent for Mac or Linux. Do NOT submit papers as pdf files.

II. Title Page

(Do not number the title page) %o Running heads two lines below top of page.

LRH: Yaz, Pirozki, and Peigh (may not exceed 50 characters or six author names; use Yaz et al.)

RRH: Seed Dispersal by Primates (use capitals; may not exceed 50 characters or six words)

%o Complete title, flush left, near middle of page, Bold Type and Initial Caps, usually no more than 12 words.

%o Where species names are given in the title it should be clear to general readers what type(s) of organism(s) are being referred to, either by using Family appellation or common name. For example: 'Invasion of African Savanna Woodlands by the Jellyfish tree *Medusagyne oppositifolia*', or 'Invasion of African Savanna Woodlands by *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae)'

%o Titles that include a geographic locality should make sure that this is clear to the general reader. For example: 'New Species of Hummingbird Discovered on Flores, Indonesia', and NOT 'New Species of Hummingbird Discovered on Flores'.

%o Below title, include author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es). Use superscript number(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multi-authored papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the corresponding author and e-mail address. Please refer to a current issue.

%o At the bottom of the title page every article must include: Received ____; revision accepted ____ . (BIOTROPICA will fill in dates.)

III. Abstract Page

(Page 1)

‰ Abstracts should be concise (maximum of 250 words for papers and reviews; 50 words for Insights; no abstract for Commentary). Include brief statements about the intent, materials and methods, results, and significance of findings. The abstract of Insights should emphasise the novelty and impact of the paper.

‰ Do not use abbreviations in the abstract.

‰ Authors are strongly encouraged to provide a second abstract in the language relevant to the country in which the research was conducted, and which will be published as Online Supplementary Materials. This second abstract should be embedded in the manuscript text following the first abstract.

‰ Provide up to eight key words after the abstract, separated by a semi-colon (;). Key words should be listed alphabetically. Include location, if not already mentioned in the title. See style below. Key words should NOT repeat words used in the title. Authors should aim to provide informative key words—avoid words that are too broad or too specific.

‰ Key words: Melastomataceae; Miconia argentea; seed dispersal; Panama; tropical wet forest.—Alphabetized and key words in English only.

IV. Text

(Page 2, etc) See General Instructions above, or recent issue of BIOTROPICA (Section I).

‰ No heading for Introduction. First line or phrase of Introduction should be SMALL CAPS.

‰ Main headings are METHODS, RESULTS, and DISCUSSION: All CAPITALS and Bold. Flush left, one line.

‰ One line space between main heading and text

‰ Second level headings: SMALL CAPS, flush left, Capitalize first letter, begin sentence with em-dash, same line (e.g., INVENTORY TECHNIQUE.—The ant inventory...).

‰ Use no more than second level headings.

‰ Do not use footnotes in this section. ‰ References to figures are in the form of 'Fig. 1', and tables as 'Table 1'. Reference to Online Supplementary Material is as 'Fig. S1' or 'Table S1'.

V. Literature Cited

(Continue page numbering and double spacing)

‰ No 'in prep.' or 'submitted' titles are acceptable; cite only articles published or 'in press'. 'In press' citations must be accepted for publication. Include journal or publisher.

‰ Verify all entries against original sources, especially journal titles, accents, diacritical marks, and spelling in languages other than English.

‰ Cite references in alphabetical order by first author's surname. References by a single author precede multi-authored works by the same senior author, regardless of date.

‰ List works by the same author chronologically, beginning with the earliest date of publication.

‰ Insert a period and space after each initial of an author's name; example: YAZ, A. B., AND B. AZY. 1980.

‰ Authors Names: use SMALL CAPS.

‰ Every reference should spell out author names as described above. BIOTROPICA no longer uses 'em-dashes' (—) to substitute previously mentioned authors.

‰ Use journal name abbreviations (see <http://www.bioscience.org/atlas/jourabbr/list.htm>). If in doubt provide full journal name.

‰ Double-space. Hanging indent of 0.5 inch.

‰ Leave a space between volume and page numbers and do not include issue numbers. 27: 3–12

‰ Article in books, use: AZY, B. 1982. Title of book chapter. In G. Yaz (Ed.). Book title, pp. 24–36. Blackwell Publications, Oxford, UK. ‰ Dissertations, use: 'PhD Dissertation' and 'MSc Dissertation'.

VI. Tables

(Continue page numbering)

‰ Each table must start on a separate page, double-spaced. The Table number should be in Arabic numerals followed by a period. Capitalize first word of title, double space the table caption. Caption should be italicized, except for words and species names that are normally in italics.

‰ Indicate footnotes by lowercase superscript letters (^{a, b, c}, etc.).

‰ Do not use vertical lines in tables.

‰ Ensure correct alignment of numbers and headings in the table (see current issues)

‰ Tables must be inserted as a Word table or copy and pasted from Excel in HTML format.

VII. Figure Legends

(Continue page numbering)

- %o Double-space legends. All legends on one page.
- %o Type figure legends in paragraph form, starting with 'FIGURE' (uppercase) and number.
- %o Do not include 'exotic symbols' (lines, dots, triangles, etc.) in figure legends; either label them in the figure or refer to them by name in the legend.
- %o Label multiple plots/images within one figure as A, B, C etc, as in 'FIGURE 1. Fitness of *Medusagyne oppositifolia* as indicated by (A) seed set and (B) seed viability', making sure to include the labels in the relevant plot.

VIII. Preparation of Illustrations or Graphs Please consult

<http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp> for detailed information on submitting electronic artwork

- %o Black-and-white or half-tone (photographs), drawings, or graphs are all referred to as 'Figures' in the text. Consult editor about color figures. Reproduction is virtually identical to what is submitted; flaws will not be corrected. Consult a recent issue of BIOTROPICA for examples.
- %o If it is not possible to submit figures embedded within the text file, then submission as *.pdf, *.tif or *.eps files is permissible.
- %o Native file formats (Excel, DeltaGraph, SigmaPlot, etc.) cannot be used in production. When your manuscript is accepted for publication, for production purposes, authors will be asked upon acceptance of their papers to submit:
 - Line artwork (vector graphics) as *.eps, with a resolution of < 300 dpi at final size
 - Bitmap files (halftones or photographs) as *.tif or *.eps, with a resolution of < 300 dpi at final size
- %o Final figures will be reduced. Be sure that all text will be legible when reduced to the appropriate size. Use large legends and font sizes. We recommend using Arial font (and NOT Bold) for labels within figures.
- %o Do not use negative exponents in figures, including axis labels.
- %o Each plot/image grouped in a figure or plate requires a label (e.g., A, B). Use upper case letters on grouped figures, and in text references.
- %o Use high contrast for bar graphs. Solid black or white is preferred.

IX. Insights (up to 2000 words)

Title page should be formatted as with Papers (see above; RRH: "Insights")

- %o No section headings.
- %o Up to two figures or tables (additional material can be published as Online Supplementary Material).

X. Appendices

- %o We do NOT encourage the use of Appendices unless absolutely necessary. Appendices will be published as Online Supplementary Material in almost all cases.
- %o Appendices are appropriate for species lists, detailed technical methods, mathematical equations and models, or additional references from which data for figures or tables have been derived (e.g., in a review paper). If in doubt, contact the editor.
- %o Appendices must be referred to in the text, as Appendix S1. Additional figures and tables may be published as OSM (as described above), but these should be referred to as Fig. S1, Table S1.
- %o Appendices should be submitted as a separate file.
- %o The editor reserves the right to move figures, tables and appendices to OSM from the printed text, but will discuss this with the corresponding author in each case.