

Communauté des fourmis de souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae)

J.H.C. Delabie¹, S. Lacau², I.C. do Nascimento^{1,3}, A B. Casimiro^{1,3} et I.M. Cazorla³

1- Laboratório de Mirmecologia, CEPEC/CEPLAC, 45600-000 Itabuna, Bahia, Brésil; 2- 3, allée des Sources, 93220 Gagny, France; 3- Universidade Estadual de Santa Cruz, 45650-000 Ilhéus, Bahia, Brésil

Résumé. *Un échantillonnage des fourmis qui nidifient et fourragent dans les souches d'arbres morts a été entrepris en juillet et août 1994 dans trois réserves de Forêt Atlantique au sud de Bahia (Una et Barrolândia) et au nord du Espírito Santo (Linhares), au Brésil, lesquelles présentent des degrés différents de dégradation. Un total de 103 espèces furent rencontrées, leur nombre variant entre 0 et 8 par souche. La sous-famille la plus diversifiée est celle des Myrmicinae, suivie par les Ponerinae. La plus grande diversité a été rencontrée dans la réserve la moins dégradée. D'éventuelles interactions entre espèces ont aussi été recherchées au niveau de l'habitat, mais ces études ont montré que la présence de telle espèce est rarement subordonnée à celle de telle autre. Enfin, quelques fourmis marquent une nette préférence pour certaines conditions de leur habitat.*

Abstract. *Ants which nest and forage in logs were collected in July and August 1994 in three Atlantic Forest reserves showing different levels of degradation: Una, Barrolândia (Southern Bahia State), and Linhares (Northern Espírito Santo) in Brazil. A total of 103 species were recorded. Species number per log ranged between 0 and 8. The most diversified sub family was Myrmicinae, followed by Ponerinae. Highest diversity was found in the reserve with lowest human influence. Possible interactions among species were investigated for each habitat, but these studies have shown that the presence of any ant species is rarely dependent upon that of any other. Furthermore, few ants showed a strong preference for particular conditions of their habitat.*

Resumen. *Entre julio y agosto de 1994, se estudió la población de hormigas que hacen nidos y se alimentan en troncos muertos en tres reservas de bosque en el Sur del estado de Bahia (Una y Barrolândia) y en el norte del Estado de Espírito Santo (Linhares), en Brasil, que mostraban diferentes niveles de degradación. En total fueron capturadas 103 especies. El número de especies por tronco varió entre 0 y 8. El número mayor de especies se observó en la reserva con menor degradación. La subfamilia más diversificada fue Myrmicinae, seguida por Ponerinae. Se buscaron posibles interacciones entre especies a nivel de hábitat, pero estos estudios mostraron que la presencia de una especie raramente depende de otra. Pocas hormigas mostraron fuerte preferencia por condiciones especiales de su hábitat.*

Introduction

La Région Néotropicale est connue comme étant l'une des parties du monde qui possède la plus riche faune de Formicidae (Hölldobler and Wilson 1990). Cependant, dans un pays comme le Brésil qui possède deux grands ensembles de forêts, la Forêt Amazonienne (Mata Amazônica) et la Forêt Atlantique (Mata Atlântica), il existe encore relativement peu d'études publiées sur les communautés forestières de fourmis, ou même sur des fractions de ces communautés. Par exemple, pour la seule Forêt Amazonienne brésilienne qui est le mieux connu des deux ensembles, on peut citer les travaux

de Kempf (1970), Adis (1982), Houston (1987), Neto (1987), Benson and Harada (1988), Vasconcelos (1988) et Majer and Delabie (1994).

La Forêt Atlantique est en fait constituée par l'aggrégation de formations forestières hétérogènes qui accompagnent plus ou moins sur toute son extension le littoral est du Brésil (Câmara 1991). Cet ensemble forestier est celui qui a le plus souffert de la colonisation et de l'occupation des sols depuis le XVI^{ème} siècle. On estime en effet qu'il ne subsiste aujourd'hui qu'environ 5 à 6% de la végétation originelle (Câmara 1991) et la dégradation continue. C'est dans la Forêt Atlantique qu'a été récemment découverte une des plus grandes biodiversités en arbres du monde (Thomas, Mauricio et Amorim, comm. pers.). Malgré la forte implantation humaine dans cette région, les communautés de Formicidae forestières et des agrosystèmes associés (cacaoyères) y ont été encore relativement peu étudiées, on peut néanmoins citer les travaux de Kempf (1978), Leston (1978), Delabie et al. (1989, 1991, 1994), Majer and Queiroz (1990), Delabie and Fowler (1993), Duarte (1993) et Majer et al. (1994).

Un échantillonnage des fourmis rencontrées dans les souches et les troncs tombés au sol d'arbres morts a été entrepris dans trois réserves de forêt tropicale humide du massif forestier Atlantique, afin d'évaluer l'importance de cet habitat pour les espèces forestières, lesquelles peuvent y nidifier et y fourrager.

Matériel et méthodes

Les fourmis ont été échantillonnées dans trois réserves couvertes par la même association végétale: une forêt tropicale pluviale, classée comme "Forêt Ombrophile Dense des Terres Basses" (IBGE 1992), qui appartient à l'ensemble Forêt Atlantique. Le climat est de type A_{wm} selon la classification de Köppen, avec des précipitations annuelles de l'ordre de 1.300 mm. Ces précipitations sont irrégulièrement distribuées aux cours de l'année et il n'y a pas de saisons sèche ou humide caractérisable dans la région où les trois réserves ont été étudiées. Ces trois réserves sont les suivantes: Station de recherches "Djalma Bahia" de l'EMBRAPA/CEPLAC à Una (Bahia) (15°13'S 39°01'W), comptant 200 hectares de forêt tropicale humide montrant quelques signaux d'utilisation par l'homme (surtout chasse); Station de recherches "Gregorio Bondar" de la CEPLAC à Barrolândia (Bahia) (16°06'S 39°17'W), à 100 km au sud de la précédente, avec aussi environ 400 hectares de forêt, et avec aussi plusieurs évidences de début de dégradation; Réserve Forestière de la Companhia Vale do Rio Doce (C.V.R.D.) à Linhares (Espírito Santo) (19°50'S 40°00'W), à 470 km au sud de Una, avec 16.000 hectares de forêt tropicale humide en excellentes conditions de conservation.

Chaque souche d'arbre mort rencontrée a été fouillée pendant au moins 20 minutes, et des individus de toutes les espèces de fourmis rencontrées furent récoltés à la main ou avec un aspirateur buccal, la plupart de celles-ci étant des espèces qui nichent dans le bois en décomposition; cependant quelques fourrageuses d'autres espèces ont aussi quelquefois été récoltées. Un total de 50 souches ont ainsi été fouillées à Una, 72 à Barrolândia et 112 à Linhares. Diverses mesures furent faites et des descripteurs des conditions de conservation de la souche furent aussi notés sous la forme d'indices, tels que: diamètre, longueur, inclinaison, nature du terrain environnant, exposition aux intempéries, présence de termites, degré de décomposition et recouvrement par des plantes.

Les fourmis récoltées ont été conservées dans l'alcool pour être postérieurement identifiées au Laboratoire de Myrmécologie du Centre de Recherches sur le Cacao (CEPEC) à Ilhéus. Des exemplaires des espèces récoltées dans les trois localités y sont conservés dans la collection de référence. Les identifications suivent en général la nomenclature de Kempf (1972) et Brandão (1991), mais tiennent compte des récents travaux de MacKay (1993) et Bolton (1994), ainsi que de la synonymisation de différents genres de Ponerini avec *Pachycondyla* (Bolton 1994).

Les caractéristiques générales des trois communautés ont été établies sur la base d'une étude de la courbe du collecteur, ou courbe de richesse cumulée, adaptée d'un modèle développé par Lauga et Joachim (1987) pour l'étude de populations d'oiseaux, considérant ici chaque souche comme un point indépendant d'échantillonnage. Le nombre estimé d'espèces dans chaque communauté est calculé par la formule:

$$S = s_1 * s_n (P_n - 1) / (S_1 * p_n) - s_n$$

où s_i est le nombre moyen d'espèces par souche, s_n est le nombre total d'espèces inventoriées à la fin de l'échantillonnage, p_n est le nombre d'échantillons. Cette équation, selon Lauga et Joachim (1987),

ne serait qu'un moyen d'estimation grossier de la richesse de la communauté; nous l'avons cependant utilisée car, en plus d'être remarquablement aisée à utiliser, elle fournit, pour l'étude des communautés de fourmis, un résultat rigoureusement identique à celui obtenu en utilisant l'autre modèle développé par ces auteurs (extrapolation calculée à partir d'une régression linéaire réalisée en échelle d'inverses). D'autres paramètres ont aussi été déterminés à partir de cette étude de la courbe de richesse cumulée, en continuant de suivre le modèle développé par les mêmes auteurs: P05 qui représente le nombre de souches nécessaires pour inventorier la moitié des espèces existantes dans la communauté et qui rend compte de l'effort de collecte nécessaire à l'obtention d'une fraction représentative des espèces; P50 (coefficient d'hétérogénéité) qui représente le nombre de souches qui devraient être étudiées afin d'échantillonner la moitié d'une communauté théorique constante de 100 espèces et qui permet de caractériser la dispersion des espèces dans le milieu; le coefficient d'exhaustivité qui évalue l'efficacité des collectes réalisées pour l'inventaire de la faune (Lauga et Joachim 1987).

Dans le but de comparer la faune présente dans les différentes réserves, le pourcentage de similarité (PS) entre deux réserves a été déterminé à partir de la formule suivante (Silveira Neto et al. 1976):

$$PS = \sum \text{minimum}(p_{1i}, p_{2i}) * 100$$

où p_{1i} et p_{2i} sont respectivement la proportion de l'espèce i dans la première et la seconde des réserves.

Une association éventuelle entre deux espèces au niveau d'une souche (cohabitation), ou son contraire (évitement ou compétition), a été testée en utilisant un test de X^2 avec la correction de Yates (Siegel 1956) d'une façon similaire à celui utilisé pour l'étude des mosaïques de fourmis arboricoles dominantes (Room 1971, Majer et al. 1994). N'ont été conservées pour cette analyse que les espèces qui ont été rencontrées dans au moins 6 souches d'arbres morts de chaque réserve, ce qui permet de considérer que les espèces fourrageuses ont ainsi été éliminées, ayant peu de chances d'avoir été récoltées avec une fréquence suffisamment élevée pour l'application du test, n'ayant ainsi été conservées que les espèces nicheuses. La dépendance des espèces les plus communes avec certains des paramètres écologiques mesurés sous la forme d'indices a été testée par un test de variance F. N'ont été mentionnées dans les résultats que les espèces pour qui une corrélation hautement significative a été établie.

Resultats

Un total de 103 espèces de fourmis (Annexe 1) appartenant à 37 genres ont été récoltées dans les 231 souches d'arbres morts qui ont été fouillées dans les trois localités: 50 espèces dans 50 souches à Una, 49 espèces dans 69 souches à Barrolândia et 66 espèces dans 112 souches à Linhares. Le nombre d'espèces rencontrées est de 0 à 8 par souche, trois étant le nombre d'espèces rencontrées simultanément dans un même échantillon le plus fréquent (Figure 1). Ces valeurs sont relativement homogènes d'une réserve à l'autre et la moyenne varie entre 2,63 à Barrolândia et 2,84 à Linhares (Tableau 1). Le nombre d'espèces rencontrées a tendance à augmenter en fonction du volume de bois de la souche ou du tronc couché (Figure 2). Pour les très grands souches ou troncs, il est probable que le nombre d'espèces observées ne représente qu'une fraction de la réalité, en raison du temps imparti pour la fouille volontairement limité, et des difficultés de manipulation des grands volumes de matière organique.

Dans tous les cas, ce sont les Myrmicinae (49 espèces) qui sont les mieux représentées, suivies par les Ponerinae (31 espèces). Le genre *Pheidole* compte le plus grand nombre d'espèces (19). Ceci est conforme à ce que l'on pouvait espérer rencontrer d'une communauté de Formicidae non arboricoles de la région Néotropicale: environ la moitié des espèces sont des Myrmicinae (49/103 espèces, soit 47,6%). Parmi les Myrmicinae, les *Solenopsis*, avec 9 espèces, arrivent au second rang après les *Pheidole*. Chez les Ponerinae, les genres *Pachycondyla* et *Hypoconera* sont aussi représentés par 9 espèces. La fréquence et la diversité des *Pachycondyla* dans l'habitat indiquent que celui-ci

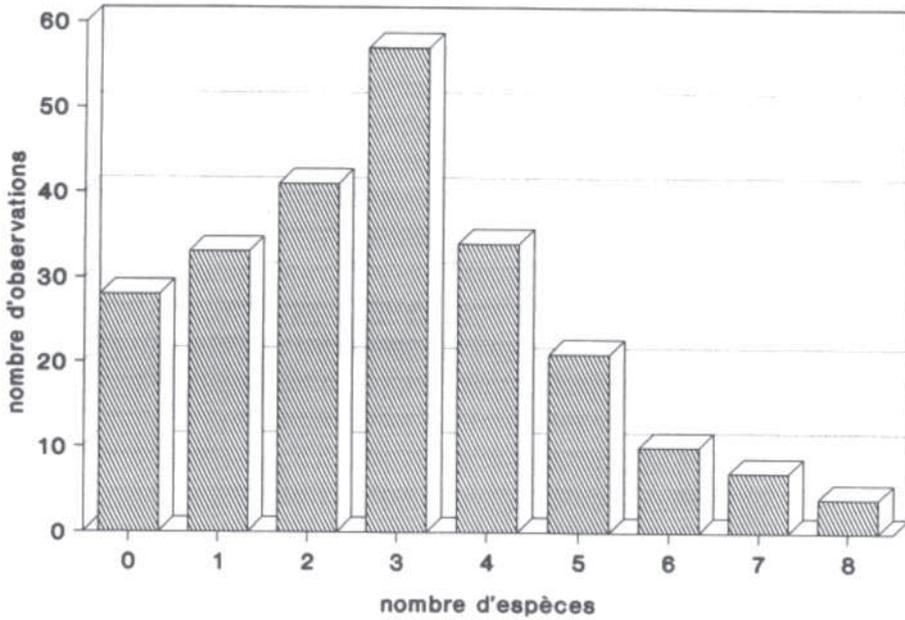


Figure 1. Fréquence d'espèces observées dans les souches.

Figure 1. Frequency of ant species found in logs.

Tableau 1. Principaux résultats des séries d'échantillonnage. * valeurs établies selon Lauga et Joachim (1987).

Table 1. Main results of the sample series. * values determined according to Lauga et Joachim (1987).

	Linhares	Barrolândia	Una
Nombre de souches échantillonnées	112	69	50
Nombre d'espèces [observé]	66	49	50
Nombre de genres	28	20	23
Nombre moyen d'espèces par souche	2.8	2.6	2.8
Nombre d'espèces [estimé] *	82.5	66.2	75.9
P05 *	28.1	24.2	25.9
P50 (coefficient d'hétérogénéité) *	34.0	36.5	34.1
Exhaustivité de l'échantillonnage (%) *	80.0	74.1	65.9

favorise la manutention des espèces de ce genre, car celles-ci n'ont jamais été rencontrées aussi abondamment dans les autres milieux déjà étudiés de la forêt Atlantique (Delabie, non publié). Les Dolichoderinae et les Pseudomyrmecinae sont rarement capturées car, étant essentiellement arboricoles, les individus récoltés au niveau des souches sont presque exclusivement des ouvrières fourrageuses. Cela est sans doute aussi vrai pour certaines Formicinae (*Camponotus*; *Dendromyrmex*), les autres genres représentés étant terricoles et vivant associés à des Pseudococcidae sur les racines de plantes qui envahissent la matière organique en décomposition (*Acropyga*) ou paraissant rencontrer dans les souches des conditions de nidification idéales (*Brachymyrmex*; *Paratrechina*).

Le nombre d'espèces récoltées dans chaque localité dépend partiellement du nombre de souches d'arbres morts qui ont été fouillées (Tableau 1). Cependant, le nombre d'espèces estimé varie d'une réserve à l'autre. La réserve de la C.V.R.D. à Linhares, qui présente les meilleures conditions de conservation, possède la richesse estimée la plus élevée (82,54 espèces), alors que celle de Barrolândia, qui est la plus perturbée des trois (et qui est probablement aussi celle qui est la plus isolée d'autres

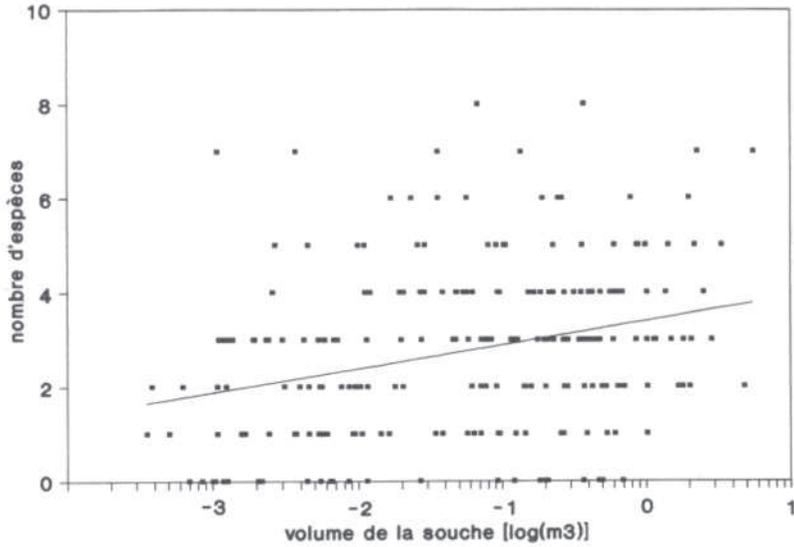


Figure 2. Variation du nombre d'espèces en fonction du volume de bois mort.

Figure 2. Variation of species number according to log volume.

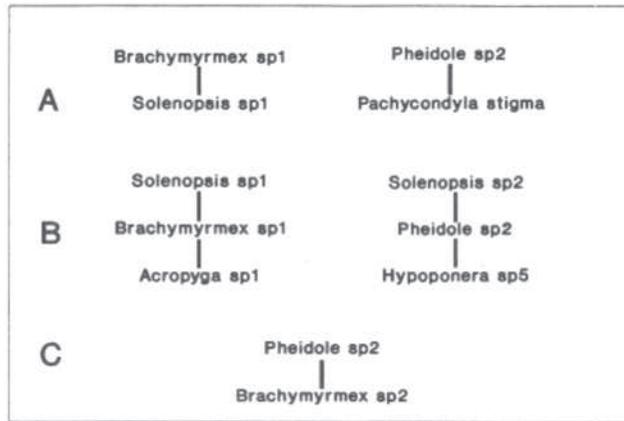


Figure 3. Interactions positives (associations) entre espèces au niveau des souches. A: Una, B: Barrolândia, C: Linhares.

Figure 3. Positive interactions (associations) between species in logs.

massifs forestiers plus importants), possède la richesse estimée la plus faible (66,15 espèces). En calculant les autres indices qui peuvent être déduits de l'étude de la courbe de richesse cumulée, toujours suivant Lauga et Joachim (1987), on a pu établir que le coefficient P05 présente aussi la valeur la plus basse à Barrolândia et la plus élevée à Linhares (Tableau 1) montrant qu'il existe une forte corrélation entre la richesse spécifique de la communauté et l'effort d'échantillonnage qui est nécessaire pour qu'une partie significative de celle-ci soit inventoriée. Cependant, le coefficient d'hétérogénéité P50 est pratiquement le même à Una et Linhares (Tableau 1), alors qu'il est légèrement plus élevé à Barrolândia, indiquant que les espèces y sont plus dispersées que dans les deux autres localités.

Le pourcentage de similarité PS a été déterminé dans le but de comparer les réserves deux à deux. Les valeurs rencontrées montrent que les réserves de Una et de Barrolândia sont les plus proches du point de vue faunistique (PS=52,5), alors que la faune de Linhares est plus individualisée (PS[Linhaires-Una] = 40,9; PS[Linhaires-Barrolândia] = 41,7). Ceci peut être expliqué par le fait que 1) les réserves de Una et de Barrolândia sont extrêmement proches géographiquement l'une de l'autre

(100 km), 2) toutes deux ont en commun d'avoir déjà été partiellement perturbées, et, enfin, 3) leur surface est plus petite que celle de la réserve de Linhares. Il existe, en effet, certaines évidences que la taille d'une aire de réserve peut influencer sa richesse en Formicidae, comme le montrent de récents travaux en Amazonie (Vasconcelos, Delabie et Casimiro, en préparation).

L'étude des relations interspécifiques a mis en évidence l'existence de peu d'associations entre espèces qui nidifient dans les souches, et d'aucune évitation. Cette remarque est cependant valable si l'on s'en tient à la preuve statistique, car l'observation montre que certaines espèces de Ponerinae de grande taille, insuffisamment échantillonnées pour apparaître dans le test, sont systématiquement rencontrées dans des souches différentes. C'est le cas des différentes espèces d'*Odontomachus* qui sont en compétition, et de *Pachycondyla obscuricornis* et *Pachycondyla apicalis*, qui occupent des niches très proches. Les quelques associations rencontrées, significatives au seuil de 5 %, sont présentées pour chaque réserve sur la Figure 3. On peut remarquer, en particulier, la fréquence avec laquelle des espèces du genre *Brachymyrmex*, de taille extrêmement petite, se retrouvent associées avec d'autres fourmis. Ces fourmis, dont la biologie est très mal connue, peuvent vivre comme inquilines de termitières (Santschi 1923) et il est possible qu'elles soient ici inquilines de l'une des espèces de fourmis (*Solenopsis* sp1, par exemple) avec lesquelles on les trouve associées, ou bien que les *Brachymyrmex* et les *Solenopsis* soient simultanément inquilines d'une même termitière. Les associations forment des chaînes courtes de deux à trois espèces, ce qui correspond en gros au nombre moyen rencontré par souche (Tableau 1). Il est probable que la majeure partie de ces associations correspondent à la superposition des niches de ces espèces qui se retrouvent associées dans certaines souches offrant certaines caractéristiques écologiques non rencontrées ailleurs.

Une analyse de variance (test F) a permis de mettre en évidence la dépendance de certaines fourmis qui nidifient dans les souches d'arbres morts face à certaines contraintes écologiques. Par exemple, certaines espèces s'établissent de préférence dans les souches où existe déjà une termitière, comme c'est le cas de *Solenopsis* sp2. ($p=0,007$) et de *Pachycondyla constricta* (Mayr) ($p<0,001$). D'autres sont très sensibles aux conditions d'humidité régnantes dans la souche: *Solenopsis* sp1. ($p=0,020$); *Pachycondyla stigma* (Fabrieus) ($p=0,045$); *Acropyga* sp1. ($p=0,002$); *Brachymyrmex* spl. ($p=0,023$); *P. constricta* ($p=0,059$). Quelques espèces recherchent les endroits abrités du soleil et de l'incidence directe de la pluie pour s'établir, comme c'est le cas de *P. stigma* ($p=0,001$), alors que c'est exactement l'inverse pour *P. constricta* ($p<0,001$). *Hypoponera* sp3. préfère les souches déjà envahies par les plantes ($p=0,035$). *Acropyga* sp1. ($p=0,002$) et *Brachymyrmex* sp1. ($p<0,001$) se rencontrent dans les endroits de la forêt dont la végétation est particulièrement dense, alors que la position inclinée de la souche est déterminante pour que *Brachymyrmex* sp1 ($p<0,001$), *Pheidole* sp2 ($p=0,057$) et *P. constricta* ($p=0,057$) s'installent.

Discussion

Les souches d'arbres morts sont traditionnellement considérées comme un excellent milieu de nidification pour certaines fourmis des forêts des régions tempérées où la nature des espèces rencontrées et leur écologie sont relativement bien connues (voir Bernard 1968, Sanders 1970, Nielsen 1986, Bull et al. 1995). Les forêts humides de la Région Néotropicale constituent un environnement encore relativement peu perturbé qui offre un très large éventail d'options de nidification. Le milieu des souches, bien que ne constituant qu'un des habitats possibles pour la majorité des espèces, a rarement reçu l'attention des myrmécologues, mais a pu être documenté dans quelques cas spécifiques, tels que *P. apicalis* (Fresneau 1994), et en dehors de la Région Néotropicale (Bolton et al. 1992). Il est clair que les fourmis qui y sont rencontrées, malgré leur fréquence, ne représentent qu'une fraction limitée de la communauté du milieu forestier, et certainement seulement une petite proportion d'entre elles peuvent être considérées comme dépendants obligatoires de cet habitat. Cela n'enlève en rien l'intérêt biologique de celui-ci, surtout si l'on considère que les fourmis qui y vivent ne constituent qu'un des nombreux facteurs biologiques qui participent, indirectement dans leur cas (surtout prédation d'autres segments de la faune, action mécanique d'incorporation de la matière organique à la matière minérale, et aménagement de galeries dans le bois), à la décomposition et au recyclage de la matière

végétale morte de la forêt tropicale. D'autres habitats spécifiques que l'on rencontre au niveau des sols de la forêt tropicale humide ont aussi reçu, ces dernières années, l'attention des myrmécologues, ce sont en particulier les petites branches creuses (Byrne 1994, Carvalho et Vasconcelos, en préparation), la litière (Belshaw et Bolton 1993, 1994, Delabie et Fowler 1995, Delabie et al. 1997) et les termitières (Bolton et al 1992, Delabie 1995, Dejean et al. 1997).

Remerciements. Les auteurs remercient l'aide apportée par Alain Dejean pour les nombreuses suggestions données lors de la préparation de ce texte, Rafael Chepote et Miguel Ruiz Moreno pour la traduction du résumé et Renato M. de Jesus pour l'accès à la réserve de la C.V.R.D. Projet financé par la Fondation Elf Pour l'Aventure Utile et le CNPq (projet 521065/94-1).

References

- Adis, J. 1982. Eco-entomological observations from the Amazon: III. How do leafcutting ants of inundation-forests survive flooding? *Acta Amazonica* 12:839-840.
- Benson, W.W. and A.Y. Harada. 1988. Local diversity of tropical and temperate ant faunas (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Amazonica*, 18:275-289.
- Belshaw, R. et Bolton, B. 1993. The effect of forest disturbance on leaf litter ant fauna in Ghana. *Biodiversity and Conservation* 2:656-666.
- Belshaw, R. et B. Bolton. 1994. A survey of the leaf litter ant fauna in Ghana, West Africa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 3:5-16.
- Bernard, F. 1968. Les fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe Occidentale et Septentrionale. Masson, Paris, pp. 411.
- Bolton, B., A. Dejean, et P.R. Ngnegueu. 1992. Les Fourmis du Sol. In: F. Hallé et O. Pascal (Eds.). *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale - II*. Fondation Elf. Lyon, France. pp. 83-86.
- Bolton, B. 1994. Identification guide to the ant genera of the World. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 222.
- Bull, E.L., T.R. Torgersen, A.K. Blumton, C.M. McKenzie and D.S. Wyland. 1995. Treatment of an old-growth stand and its effects on birds, ants, and large woody debris: a case study. USDA, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 12 pp.
- Brandão, C.R.F. 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Revta bras. Ent.* 35:319-412.
- Byrne, M.M. 1994. Ecology of Twig-dwelling Ants in a Wet Lowland Tropical Forest. *Biotropica*, 26:61-72.
- Câmara, I.G. 1991. Plano de ação para a Mata Atlântica. Fundação Mata Atlântica, São Paulo, pp. 151.
- Dejean, A., B. Bolton et J.L. Durand. 1997. *Cubitermes subarquatus* termitaries as shelters for soil fauna in African rainforests. *Journal of Natural History* 31. (in press)
- Delabie, J.H.C., M.C. Alves e I. M. Cazorla. 1989. Estudo comparativo da mirmecofauna da Mata Atlântica e de cacaiais no sul da Bahia (Hymenoptera: Formicidae). Resumos, XII Congresso Brasileiro de Entomologia, Vol. I, Belo Horizonte (MG), Brésil, 74.
- Delabie, J.H.C., F.P. Benton et M.A. de Medeiros. 1991. La polydomie chez les Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil: optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive? *Actes Coll. Insectes Sociaux* 7:173-178.
- Delabie, J.H.C. and H.G. Fowler. 1993. Physical and biotic correlates of population fluctuations of dominant soil and litter ant species (Hymenoptera: Formicidae) in Brazilian cocoa Plantations. *J. New York Entomol. Soc.*, 101:135-140.
- Delabie, J.H.C., I.C. do Nascimento, I. M. Cazorla et A.B. Casimiro. 1994. Application of a biogeographic model to evaluate the ant diversity in different unities of territory in the South American Tropics. In: *Les Insectes Sociaux* (A. Lenoir, G. Arnold, M. Lepage, eds), Paris, 336.
- Delabie, J.H.C., Agosti, D et Nascimento, I.C. 1997. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standart Methods for Ground Living Ants*, D. Agosti, J.D. Majer, L. Tennant de Alonso et T. Schultz (eds), Smithsonian Institution, Washington (in press).
- Delabie, J.H.C. 1995. Inquilinismo simultâneo de duas espécies de *Centromyrmex* (Hymenoptera; Formicidae; Ponerinae) em cupinzeiros de *Syntermes sp* (Isoptera; Termitidae; Nasutermitinae). *Rev. Bras. Entomol.* 39:605-609.
- Delabie, J.H.C. H.G. Fowler. 1995. Soil and litter cryptic ant assemblages of Bahian cocoa plantations, *Pedobiologia* 39:423-433.
- Duarte, L.C. 1993. Guildas em formigas epigeicas (Hymenoptera: Formicidae) em uma área de Mata Atlântica.

- Dissertação de Mestrado, Rio Claro, SP, Brésil, pp. 72.
- Fresneau, D. 1994. Biologie et comportement social d'une fourmi Ponerine Neotropical. Thèse de Docteur d'Etat ès-Sciences, Université Paris XIII, Villetaneuse, France. pp. 331.
- Hölldobler, B and E.O. Wilson. 1990. The ants. Springer-Verlag, Berlin, pp. 732.
- Houston, D. 1987. The effect of ant predation on carrion insect communities in a Brazilian forest. *Biotropica* 19:376.
- IBGE. 1992. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, Brésil, pp. 92.
- Kempf, W.W. 1970. Levantamento das formigas da Mata Amazônica nos arredores de Belém, Pará, Brasil. 13:321-344.
- Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical (Hym., Formicidae). *Studia Entomol.* 15:3-344.
- Kempf, W.W. 1978. A preliminary zoogeographical analysis of a regional ant fauna in Latin America. *Studia Entomol.* 20:43-62.
- Lauga, J. et L. Joachim. 1987. L'échantillonnage des populations d'oiseaux par la méthode des E.F.P.: intérêt d'une étude mathématique de la courbe de richesse cumulée. *Oecol. Getter.* 8:117-124.
- Leston, D. 1978. A Neotropical ant mosaic. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71:649-653.
- Mackay, W. 1993. A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 22:1-148.
- Majer, J.D. and J.H.C. Delabie. 1994. Comparison of the ant communities of annually inundated and terra firme forests at Trombetas in the Brazilian Amazon. *Ins. Soc.* 41:343-359.
- Majer, J.D., J.H.C. Delabie and M.R.B. Smith. 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica*, 26:73-83.
- Majer, J.D. and M.V.B. Queiroz. 1990. The composition of ant communities in Brazilian Atlantic rainforest. In: *Social Insects and the Environment* (G.K. Veeresh, B. Mallick and C.A. Viraktamath, Eds), Oxford and IBH Publishing Co, New Delhi, 704-705.
- Neto, H.G.A. 1987. Taxa de exploração de iscas por formigas em uma floresta de terra firme na Amazônia oriental. *Boletim Museu Paraense Emilio Goeldi, serie zoologia*, 3:219-234.
- Nielsen, G.R. 1986. The spatial distribution of wood-nesting ants in the Central Coast Range of Oregon. PhD Thesis, Oregon State University.
- Room, P.M. 1971. The relative distribution of ant species in Ghana's cocoa farms. *J. Anim. Ecol.* 40:735-751.
- Sanders, C.J. 1970. The distribution of carpenter ant colonies in the spruce-fir forests of Northwestern Ontario. *Ecology* 51:865-873.
- Santschi, F. 1923. Revue des fourmis du genre *Brachymyrmex* Mayr. *An. Mus. Nac. His. Nat. B. Aires* 31:650-678.
- Siegel, S. 1956. (traduction, 1975) Nonparametric statistics for behavioral sciences (Estatística não-paramétrica para as ciências do comportamento), McGrawHill, São Paulo, pp. 350.
- Silveira Neto, S., O. Nakano, D. Barbin et N.A. Villa Nova. 1976. Manual de Ecologia dos Insetos. Ceres, São Paulo, pp. 419.
- Vasconcelos, H.L. 1988. Distribution of *Atta* (Hymenoptera - Formicidae) in a terra firme rain forest of the Central Amazon: density, species composition and preliminary results on the effects of forest fragmentation. *Acta Amazônica* 18:309-315.

Recibido: Diciembre 19, 1996

Aceptado: Agosto 23, 1997

Annexe 1: Fréquence relative des espèces récoltées dans les 3 réserves - Relative frequency of the species found in the 3 reserves (L: Linhares; B: Barrolândia; U: Una).

	L.	B.	U.		L.	B.	U.
Myrmicinae				<i>Gnamptogenys horni</i>	8.93	4.35	4.00
<i>Acromyrmex subterraneus</i>	0.89	1.45	---	<i>Gnamptogenys</i> sp2	0.89	---	2.00
<i>Adelomyrmex</i> sp	---	1.45	---	<i>Gnamptogenys</i> sp3	---	---	2.00
<i>Apterostigma</i> sp1	1.79	---	---	<i>Gnamptogenys</i> sp4	1.79	---	---
<i>Apterostigma</i> sp2	3.57	---	---	<i>Hypoponera</i> sp1	---	1.45	4.00
<i>Cephalotes atratus</i>	3.57	---	4.00	<i>Hypoponera</i> sp2	---	---	4.00
<i>Crematogaster</i> sp	3.57	2.90	2.00	<i>Hypoponera</i> sp3	11.61	4.35	4.00
<i>Cyphomyrmex</i> sp1	0.89	---	---	<i>Hypoponera</i> sp4	0.89	---	2.00
<i>Cyphomyrmex</i> sp2	0.89	---	---	<i>Hypoponera</i> sp5	8.93	10.14	4.00
<i>Megalomyrmex</i> sp1	0.89	---	---	<i>Hypoponera</i> sp6	---	1.45	---
<i>Megalomyrmex</i> sp2	0.89	---	---	<i>Hypoponera</i> sp7	2.68	---	---
<i>Ochetomyrmex subpolitus</i>	---	---	4.00	<i>Hypoponera</i> sp8	7.14	---	---
<i>Oligomyrmex</i> sp	---	4.35	---	<i>Hypoponera</i> sp9	0.89	---	---
<i>Pheidole</i> sp1	0.89	---	8.00	<i>Odontomachus haematodus</i>	2.68	13.04	14.00
<i>Pheidole</i> sp2	20.54	21.74	24.00	<i>O. biumbonatus</i>	7.14	---	---
<i>Pheidole</i> sp3	---	---	4.00	<i>Odontomachus minutus</i>	---	1.45	---
<i>Pheidole</i> sp4	0.89	---	2.00	<i>Pachycondyla apicalis</i>	---	7.25	---
<i>Pheidole</i> sp6	0.89	---	2.00	<i>Pachycondyla constricta</i>	16.07	1.45	---
<i>Pheidole</i> sp7	0.89	1.45	2.00	<i>Pachycondyla harpax</i>	---	4.35	2.00
<i>Pheidole</i> sp8	---	4.35	2.00	<i>Pachycondyla metanotalis</i>	2.68	4.35	2.00
<i>Pheidole</i> sp9	---	1.45	---	<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	---	14.49	---
<i>Pheidole</i> sp10	0.89	4.35	---	<i>Pachycondyla stigma</i>	25.00	---	16.00
<i>Pheidole</i> sp11	0.89	2.90	---	<i>Pachycondyla unidentata</i>	---	---	2.00
<i>Pheidole</i> sp12	0.89	---	---	<i>Pachycondyla venusta</i>	0.89	2.90	2.00
<i>Pheidole</i> sp13	0.89	---	---	<i>Pachycondyla villosa</i>	---	---	---
<i>Pheidole</i> sp14	6.25	---	---	<i>Prionopelta</i> sp	1.79	2.90	12.00
<i>Pheidole</i> sp15	1.79	---	---	<i>Typhlomyrmex</i> sp	---	---	2.00
<i>Pheidole</i> sp16	0.89	---	---	Formicinae			
<i>Pheidole</i> sp17	0.89	---	---	<i>Acropyga</i> sp1	0.89	18.84	20.00
<i>Pheidole (Macroph.)</i> sp	---	10.14	2.00	<i>Acropyga</i> sp2	---	2.90	2.00
<i>Pheidole (Trachyph.)</i> sp	---	1.45	---	<i>Acropyga</i> sp3	---	---	2.00
<i>Procryptocerus</i> sp	---	---	2.00	<i>Brachyomyrmex</i> sp1	15.18	11.59	26.00
<i>Rogeria micromma</i>	2.68	---	---	<i>Brachyomyrmex</i> sp2	5.36	7.25	---
<i>Sericomyrmex bondari</i>	0.89	---	---	<i>Brachyomyrmex</i> sp3	5.36	---	---
<i>Solenopsis</i> sp1	13.39	27.54	20.00	<i>Camponotus cingulatus</i>	---	2.90	---
<i>Solenopsis</i> sp2	27.62	11.59	2.00	<i>C. latangulus</i>	---	---	2.00
<i>Solenopsis</i> sp3	---	1.45	2.00	<i>Camponotus (M.)</i> sp1	1.79	1.45	---
<i>Solenopsis</i> sp4	3.57	1.45	---	<i>Camponotus (M.)</i> sp2	---	2.90	---
<i>Solenopsis</i> sp5	1.79	---	---	<i>Camponotus</i> sp3	---	---	4.00
<i>Solenopsis</i> sp6	0.89	---	---	<i>Dendromyrmex nidulans</i>	---	1.45	---
<i>Solenopsis</i> sp7	0.89	---	---	<i>Paratrechina</i> sp1	2.68	1.45	4.00
<i>Solenopsis virulens</i>	8.04	1.45	---	<i>Paratrechina</i> sp2	0.89	4.35	4.00
<i>Solenopsis saevissima</i>	---	---	2.00	<i>Paratrechina</i> sp3	3.57	4.35	6.00
<i>Smithistruma</i> sp1	---	---	6.00	Dolichoderinae			
<i>Smithistruma</i> sp2	---	---	2.00	<i>Azteca</i> sp1	0.89	---	4.00
<i>Strumigenys</i> sp1	---	1.45	4.00	<i>Azteca</i> sp2	0.89	---	---
<i>Strumigenys trinidadensis</i>	---	1.45	4.00	<i>Dolichoderus imitator</i>	---	4.35	4.00
<i>Strumigenys</i> sp3	1.79	2.90	---	<i>Dolichoderus bidens</i>	---	---	6.00
<i>Strumigenys</i> sp4	0.89	---	---	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	0.89	---	---
<i>Wasmannia auropunctata</i>	11.61	2.90	8.00	Pseudomyrmecinae			
Ponerinae				<i>Pseudomyrmex</i> sp1	0.89	---	---
<i>Anochetus mayri</i>	1.79	---	---	<i>Pseudomyrmex</i> sp2	0.89	---	---
<i>Anochetus bispinosus</i>	---	---	2.00	Ecitoninae			
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	---	5.80	---	<i>Neivamyrmex</i> sp	0.89	---	---
<i>Ectatomma edentatum</i>	---	1.45	---				