

Jardins de formigas na Amazônia Central: um experimento de campo utilizando cupins vivos como iscas

Joana D'Arc de PAULA¹ e Aline LOPES²

RESUMO

Jardins de formigas são um tipo especial de associação entre formigas e epífitas, em que duas ou mais espécies de formigas podem compartilhar o mesmo ninho por parabiose. Essa associação que ocorre em florestas tropicais ainda foi pouco estudada. O objetivo deste trabalho foi avaliar jardins de formigas na Amazônia Central determinando se as formigas identificam e removem potenciais herbívoros que estejam visitando as árvores hospedeiras de jardins de formigas ocupados pelas espécies *Camponotus femoratus* e *Crematogaster levior*. No estudo foram observadas 42 árvores contendo jardins de formigas. Em cada árvore foi colocado um cupim, como isca, a diferentes distâncias do ninho, contabilizado o tempo para sua remoção e observado se havia recrutamento de outras formigas para realizar a remoção da isca. Os resultados evidenciaram que ambas as espécies examinam as árvores hospedeiras para forragear. Durante a captura da isca, *C. levior* foi mais eficiente para detectar o cupim, não tendo sido observado recrutamento para carregá-lo ao ninho. Em alguns casos, indivíduos de *C. femoratus* identificaram a isca e indivíduos de *C. levior* a carregaram ao ninho. A relação entre árvore hospedeira e formigas beneficiam ambas, pois a árvore recebe proteção indireta contra cupins e fornece apoio para o ninho das formigas.

PALAVRAS-CHAVE: *Camponotus femoratus*, *Crematogaster levior*, parabiose, mutualismo.

Ants gardens in the Central Amazon: a field experiment using live termites as bait

ABSTRACT

Ant gardens are a special association type between ants and epiphytes, in which two or more ant species can share the same nest in a parabiotic relationship. This association that occurs in tropical forests is still poorly understood. The aim of this study was to evaluate ants gardens in the Central Amazon and to determine if ants identify and remove potential herbivores that are visiting the host tree of ants gardens occupied by the species *Camponotus femoratus* and *Crematogaster levior*. In this study, it was observed 42 trees occupied by ants gardens. In each tree it was inserted a termite as bait at different distances from the nest, the time of the termites' removal was recorded and it was observed if there was the need of assistance from other ants to perform the removal of the bait. The results revealed that both species examined the tree host to forage. During the capture of the bait, *C. levior* was more efficient to detect the termite, and it was not observed the need of recruits to carry it to the nest. In some cases, individuals of *C. femoratus* identified the bait and individuals of *C. levior* carried to the nest. The relationship between the host tree and ants is beneficial to both of them, since the tree receives indirect protection against termites and gives support to the ants nest.

KEYWORDS: *Camponotus femoratus*, *Crematogaster levior*, parabiosis, mutualism.

¹ Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Programa de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia - LBA, CP 478, CEP 69011-970, Manaus - AM, Brasil, fone 36433634, fax 36421503, jddpaula@gmail.com.

² Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Grupo de Pesquisa em Ecologia, Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas - MAUA. CP 478, CEP 69011-970, Manaus - AM, Brasil, fone 36433456, fax 36421503, alopesmga@gmail.com.

INTRODUÇÃO

A associação entre plantas epífitas e ninhos de formigas arbóreas tropicais foi primeiramente relatada por Ule (1901). A ocorrência desses ninhos de formigas em plantas hospedeiras é um exemplo de cooperação interespecífica (Raine *et al.* 2004) que auxilia na defesa das plantas e promove o aumento de alimento, sobrevivência e reprodução das formigas (Heil e McKey 2003; Pacini *et al.* 2008).

As associações entre formigas dos gêneros *Camponotus* e *Crematogaster* são encontradas em muitas partes do mundo (Menzel *et al.* 2008). Na América tropical e no sudeste da Ásia algumas formigas arborícolas constroem ninhos aos quais incorporam sementes de epífitas que neles germinam. Essas plantas aumentam a estabilidade do ninho propiciando um eficiente sistema de ancoragem, devido a seus robustos sistemas radiculares (Hölldobler e Wilson 1990; Yu 1994). Essas epífitas fornecem também polpa de frutos, elaiossomas das sementes e secreções dos nectários extraflorais para o consumo das formigas (Hölldobler e Wilson 1990). Em contrapartida, as epífitas parecem ser favorecidas pela alta concentração de nutrientes nos ninhos e pela defesa contra herbívoros proporcionada por esses insetos (Hölldobler e Wilson 1990; Yu 1994; Santos 1999). Essa associação mutualística planta-formiga, que consiste em uma assembleia de epífitas agregadas por formigas, é denominada jardim de formiga (Ule 1901, Orivel *et al.* 1997; Corbara *et al.* 1999).

As formigas *Crematogaster levior* Longino (Myrmicinae) são arborícolas dominantes, generalistas, altamente agressivas e competitivas, onívoras, nidificam e forrageiam em plantas, eventualmente ou temporariamente, e na serrapilheira (Hölldobler e Wilson 1990). *C. levior* está comumente relacionada por parabiose com as formigas *Camponotus femoratus* Fabricius (Formicinae), e utilizam os ninhos destas (Hölldobler e Wilson, 1990; Davidson, 1988; Delabie *et al.* 2000) enquanto *C. femoratus* tende a utilizar as trilhas químicas de *C. levior*. Parabiose é definida como uma forma particular de simbiose facultativa ou obrigatória em que duas ou mais espécies utilizam o mesmo ninho e, por vezes, as mesmas trilhas químicas, no entanto, mantêm suas ninhadas separadas (Hölldobler e Wilson 1990). A espécie *C. femoratus*, também é generalista, forrageia no solo, na serrapilheira ou na vegetação e, se beneficia desta relação com a proteção que recebe no ninho (Hölldobler e Wilson 1990; Davidson 1988; Delabie *et al.* 2000). Segundo Weber (1943), as duas espécies protegem o ninho quando perturbadas, atacando em árvores vizinhas a uma distância de até 60 cm.

O período de atividade das formigas pode ser influenciado por alterações sazonais e diárias (Talbot 1946; Fellers 1989; Vantaux *et al.* 2007), por alterações no microclima (Kaspari 1993) e pelo tipo de alimento (Albrecht e Gotelli 2001). As diferenças temporais geralmente ocorrem quando há partição

de presa ou de micro-habitat, sendo mais comum onde ocorre alta predação e pode ser vantajosa quando envolve intensas interações de interferência (Fellers 1989).

Experimentos sobre o sistema mutualista formiga-planta devem ser conduzidos e interpretados de forma a fornecer informações sobre as estratégias das plantas para a alocação de recursos na defesa anti-herbivoria, seu crescimento e reprodução (Trager *et al.* 2010). Além disso, deve-se considerar que as interações formiga-planta envolvem ainda uma terceira parte, os herbívoros (Chamberlain e Holland, 2009).

O efeito das formigas nas plantas são geralmente positivos e raramente neutros, reduzindo a herbivoria e aumentando o crescimento e reprodução da planta hospedeira (Chamberlain e Holland 2009; Rosumek *et al.* 2009; Zhang *et al.* 2012). Porém, alguns estudos não encontraram efeitos defensivos das formigas para as plantas (Freitas *et al.* 2000) ou mostraram que a presença de formigas causava efeitos negativos para a planta hospedeira (Ruhren 2003; Renault *et al.* 2005; Frederickson e Gordon 2007). Klimes *et al.* (2012) relataram que a diversidade de formigas em florestas tropicais aumenta com o diâmetro a altura do peito (DAP) das árvores; porém, a influência do DAP da árvore na efetividade da defesa das formigas ainda é desconhecida.

Outro fator ainda pouco investigado nos jardins de formigas é se a presença do ninho de formigas promove a defesa da planta hospedeira onde o jardim está fixado (árvore) contra eventuais herbívoros. O objetivo deste trabalho foi determinar se as formigas detectam e removem cupins que estejam visitando as árvores hospedeiras de jardins de formigas ocupados pelas espécies *Camponotus femoratus* e *Crematogaster levior*. Foram avaliadas as seguintes perguntas: (1) Cupins situados em diferentes distâncias do ninho têm a mesma probabilidade de serem identificados e removidos pelas formigas? (2) Cupins têm a mesma probabilidade de serem identificados e removidos por formigas independente do horário? (3) O volume do ninho das formigas não influencia na probabilidade e no tempo para identificação e remoção dos cupins? (4) Cupins têm a mesma probabilidade de serem identificados e removidos por formigas independentemente do DAP da árvore? Além disso, a relação entre parâmetros do ninho e a árvore hospedeira foram descritos visando contribuir para o entendimento destas relações.

MATERIAL E MÉTODOS

Esse estudo foi realizado em maio de 2005 (estação chuvosa), em uma área de Floresta Tropical Úmida, de terra-firme, localizada no interflúvio Purus-Madeira, próximo à Rodovia 319, Km 83, na Amazônia Central, Amazonas-Brasil (05° 16' 43.59" S, 61° 55' 37.74" W).

Foram amostradas 42 árvores da família Violaceae que possuíam jardins de formigas afixados no caule das árvores em alturas entre 1,50 m e 15,0 m, formados pelas espécies *Crematogaster levior* e *Camponotus femoratus*. Com auxílio de trepa foram medidos a altura do ninho em relação ao solo, a distância da isca até o ninho e o DAP da árvore (diâmetro a altura do peito; 1,30 m), e estimados valores para o volume do ninho. O DAP foi utilizado como medida de tamanho das árvores. Seguindo a metodologia sugerida por Oliveira *et al.* (1987) foram utilizados como isca cupins vivos da casta dos soldados (*Nasutitermes* sp.) como modelo de herbívoro, os quais foram coletados na área de estudo. Em cada árvore foi colocado um cupim a 1,60 m do solo e a uma distância do ninho de 0,15 m a 8,55 m. Em seguida foi observado se as formigas encontravam e removiam a isca, e anotado o tempo para cada uma destas ações. Cada isca foi monitorada por cinco minutos para observar se era encontrada pela formiga e, caso esta ocorresse, por mais 15 minutos para verificar se seria feita a remoção da isca. A isca foi considerada identificada quando a formiga encostava-se ao cupim e, removida, quando a formiga derrubava o cupim do caule ou o carregava para o ninho. As observações foram realizadas entre 8:00 e 16:00 horas.

As análises de probabilidade das formigas identificarem e removerem o cupim em função da distância do ninho, horário, volume do ninho e DAP da árvore foram calculadas por meio de regressão logística. A relação entre o tempo para identificação e remoção do cupim e as variáveis supracitadas foram analisadas por meio de regressão linear. Correlação de Pearson foi utilizada para analisar a relação das variáveis entre si. A diferença entre o horário de identificação das formigas foi analisada com Teste *t*. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa Systat 10.2.

RESULTADOS

As formigas identificaram 23 das 42 iscas colocadas nas árvores hospedeiras e removeram 18 destas, sendo que em 14 casos apenas uma formiga foi suficiente para remover a isca, sugerindo que o hábito de forrageamento destas espécies é individual, não havendo recrutamento de companheiras para capturar o invasor, sendo capazes de capturar e matar a isca em poucos minutos. Dos 23 ninhos observados onde houve identificação do cupim pelas formigas, a espécie *C. femoratus* identificou a isca em sete casos e a removeu em seis destes, e *C. levior* identificou em 16 casos, e em 12 houve remoção. Em seis casos foi observado que *C. femoratus* identificou e matou o cupim e *C. levior* o carregou para o ninho.

As operárias das duas espécies de formigas encontraram rapidamente o cupim, necessitando em média 1,84 minutos ($\pm 1,55$) para *C. femoratus* e 0,86 minutos ($\pm 1,04$) para *C. levior*, não havendo diferença significativa no tempo de identificação e de remoção entre as espécies (Teste *t*; $p > 0,05$).

Houve uma grande variação de tamanho dos ninhos, os quais tiveram em média um volume de $282,5 \pm 290,7$ cm³. O volume do ninho foi correlacionado com o DAP da árvore ($r = 0,42$, $p = 0,005$; Figura 1A). A altura do ninho também foi correlacionada com o DAP da árvore hospedeira ($r = 0,66$, $p > 0,001$), mostrando que em árvores maiores os ninhos são colocados em uma posição mais elevada (Figura 1B). A altura do ninho esteve fortemente correlacionada com a distância que a isca foi colocada do ninho ($r = 0,98$, $p > 0,001$; Figura 1C), por isso optamos por apresentar os resultados de probabilidade de identificação para distância do ninho.

O volume do ninho influenciou significativamente a probabilidade de identificação das iscas pelas formigas ($p = 0,049$; Figura 2A) e influenciou a probabilidade de remoção

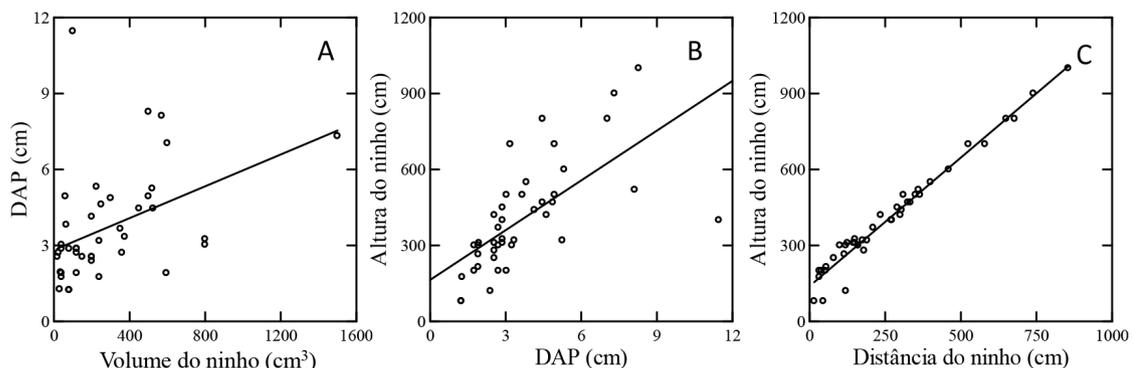


Figura 1 - Correlação entre: A) Volume do ninho (cm³) e o diâmetro a altura do peito/DAP (cm) da árvore hospedeira do jardim de formiga; B) altura do ninho (cm) e o DAP (cm) da árvore hospedeira; C) altura do ninho (cm) e a distância que a isca foi colocada do ninho (cm).

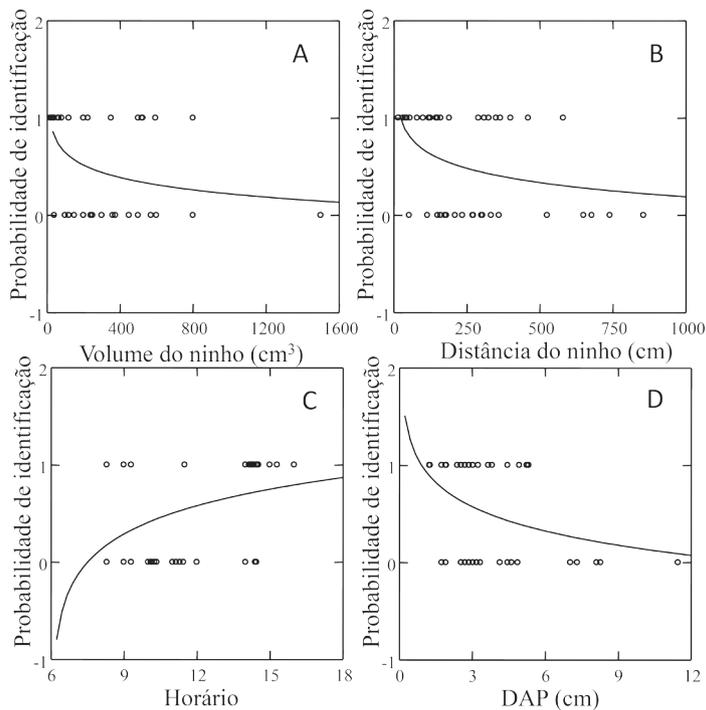


Figura 2 - Probabilidade de identificação do cupim pelas formigas (0 = não identifica, 1 = identifica) de acordo com: A) volume do ninho (cm³); B) distância do ninho (cm); C) horário da observação (horas); D) DAP (diâmetro a altura do peito) da árvore hospedeira (cm).

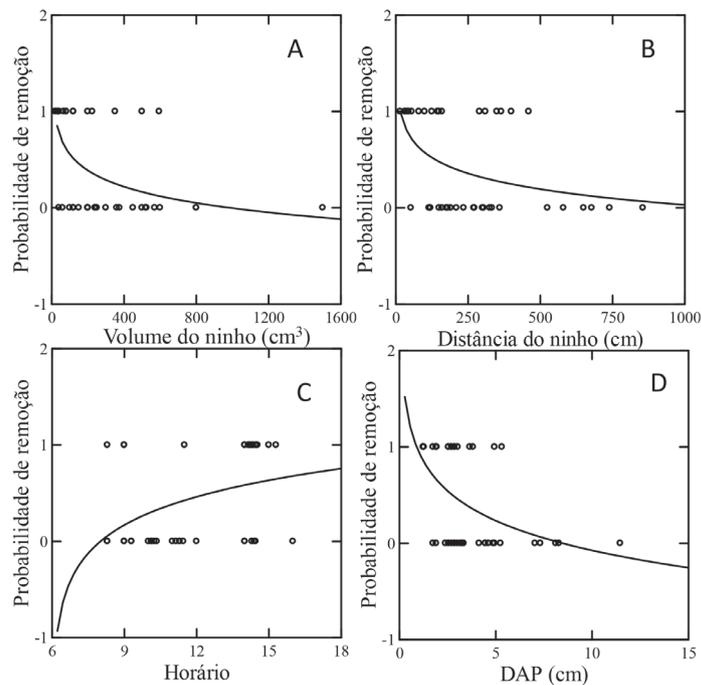


Figura 3 - Probabilidade de remoção do cupim pelas formigas (0 = não identifica, 1 = identifica) de acordo com: A) volume do ninho (cm³); B) distância do ninho (cm); C) horário da observação (horas); D) DAP (diâmetro a altura do peito) da árvore hospedeira (cm)

das iscas ($p = 0,002$; Figura 3A), mas não houve relação entre o volume do ninho e o tempo para identificação do cupim ($r^2 = 0,028$, $p = 0,444$) e volume do ninho e o tempo de remoção do cupim ($r^2 = 0,063$, $p = 0,313$).

A probabilidade das formigas identificarem o cupim variou com a distância que este foi colocado do ninho ($p = 0,014$), ou seja, quanto mais próxima a isca do ninho, maior a probabilidade da formiga encontrá-la (Figura 2B). O tempo para identificação da isca não esteve relacionado com a distância do ninho ($r^2 = 0,063$; $p = 0,248$). Embora a distância tenha influenciado a probabilidade de remoção ($p = 0,009$; Figura 3B) não apresentou relação com o tempo para remoção ($r^2 = 0,063$; $p = 0,313$).

A probabilidade das formigas identificarem os cupins variou com o horário de observação ($p = 0,002$), ocorrendo o maior número de identificações, 16 das 23 identificações, entre às 14:00 e 15:00 horas (Figura 2C). As duas espécies não apresentaram diferenças nos horários que identificaram as iscas (Teste t; $p = 0,62$) e não houve relação entre o tempo para identificação e o horário ($r^2 = 0,02$; $p = 0,5$). O horário influenciou ainda a probabilidade das formigas removerem o cupim ($p = 0,004$; Figura 3C), não havendo relação com o tempo para remoção ($r^2 = 0,14$; $p = 0,13$).

O tamanho da árvore, avaliado por meio do DAP, influenciou a probabilidade das formigas identificarem o cupim ($p = 0,03$), sendo a probabilidade maior em árvores menores (Figura 2D). Já o tempo para identificação não foi relacionado ao DAP ($r^2 = 0,02$; $p = 0,47$). A probabilidade de remoção do cupim foi influenciada pelo DAP ($p = 0,01$; Figura 3D), sendo que o tempo de remoção não foi relacionado com o DAP ($r^2 = 0,01$; $p = 0,88$).

DISCUSSÃO

As observações do comportamento das formigas na presença do cupim indicam que *C. levior* foi a espécie que se mostrou mais eficiente na identificação do cupim, assim como observado por Vantaux *et al.* (2007) em jardins de formigas na Guiana Francesa, verificando que de um total de 51 observações realizadas, *C. levior*, na maioria das vezes (35), descobre a isca antes de *C. femoratus* (16 vezes). Ambas as espécies parecem se beneficiar da interação, pois enquanto as colônias de *C. levior* são abrigadas em ninhos construídos por *C. femoratus*, *C. levior* tem uma maior capacidade de descobrir espécies invasoras. Além disso, essas formigas quando associadas descobrem mais iscas (terrestres e arbóricolas) do que outras espécies de formigas combinadas (Davidson 1988), explicando porque elas raramente são encontradas sozinhas (Dejean *et al.* 2000).

O hábito de forrageamento observado no presente estudo sugere que as espécies tem comportamento individual, não

havendo recrutamento de companheiras para capturar o invasor, e são capazes de capturar e matar a isca em poucos minutos, diferentemente do encontrado por Vantaux *et al.* (2007) que observaram que *C. levior* descobre a isca e recruta outras operárias para levá-la ao ninho, já que diversas vezes *C. femoratus* segue a trilha química de *C. levior* e captura a presa. Em somente seis casos foram observadas disputas das formigas pela isca, após *C. femoratus* tê-la identificado. Como *C. femoratus* tem um tamanho corpóreo maior, acreditamos que possivelmente não seja necessário o recrutamento de outras formigas para a disputa e remoção da presa.

As espécies *C. femoratus* e *C. levior* podem se alimentar conjuntamente sem competir por recursos à base de açúcar (Swain 1980). Entretanto, quando se trata de recursos ricos em proteínas, geralmente as espécies entram em competição com comportamentos agonísticos. No presente estudo o baixo número de remoção das iscas talvez se deva à chegada de *C. femoratus* em iscas previamente descobertas por *C. levior*, o que provocaria o ataque de *C. levior* pela *C. femoratus*, que consequentemente abandonaria a presa, como foi mencionado por Vantaux *et al.* (2007).

O tamanho do ninho pode ser visto como uma medida integrada de longo prazo do crescimento do ninho (McGlynn *et al.* 2009). Apesar do tamanho do ninho ser um bom estimador do tamanho populacional de formigas (Pereira e Della Lucia 1998), no presente estudo quanto maior o tamanho do ninho, menor foi a probabilidade de identificação da isca. Por se tratar de uma interação parabiótica provavelmente outros fatores influenciam o tamanho populacional de ambas as espécies de formigas. Além disso, parece haver uma relação entre o tamanho do ninho e a quantidade de epífitas, de forma que ninhos com maior quantidade de epífitas seriam maiores devido ao acúmulo de solo (Janzen 1974; Kleinfeldt 1978).

A relação entre a biometria das árvores e o comportamento de defesa das formigas ainda não foi esclarecida. O fato da diversidade de formigas em florestas tropicais aumentar com o DAP das árvores (Klimes *et al.* 2012) poderia indicar uma disputa maior por presa em árvores maiores. Entretanto, o presente estudo indica que, como não houveram outras espécies de formigas forrageando próximo à isca, a probabilidade das formigas identificarem o cupim foi maior em árvores com DAP menor provavelmente devido ao menor território de forrageamento facilitar a identificação da isca. Nossos resultados indicam que trabalhos sobre mutualismo devem incluir variáveis de tamanho, como DAP e altura das árvores, para que se possa compreender melhor seu efeito.

A probabilidade das formigas identificarem o cupim dependeu da distância do ninho, ou seja, quanto mais próxima do ninho esteve à isca, maior foi a probabilidade da formiga encontrá-la, diferentemente do comportamento de *Gnamptogenys menadensis* (Subfamília Ponerinae) em ninhos

arbóreos na Malásia, onde a identificação da isca ocorreu independentemente da distância que esta foi colocada do ninho (Johnson *et al.* 2003). No presente trabalho, apesar da probabilidade das formigas encontrarem o cupim ser maior próximo do ninho, elas o identificaram em diversas distâncias. Desta forma, a defesa do ninho proporciona indiretamente a defesa da planta hospedeira, a qual é, portanto, beneficiada ao hospedar o jardim de formiga.

De acordo com Kaspari e Weiser (2000) as formigas respondem a gradientes de umidade e sazonalidade diária, desta forma, a eficiência da defesa do ninho e consequentemente da planta hospedeira é limitada pelas condições climáticas que variam ao longo do dia. Dessa forma, a identificação da isca pelas formigas no presente estudo pode estar relacionada com o período de forrageamento, o que no caso das espécies estudadas ainda não é bem esclarecido. Avaliando atividades diárias de algumas espécies de formigas, dentre elas uma do gênero *Camponotus*, Fellers (1989) observou que espécies agressivas coocorriam com espécies subordinadas, mas pouco se sabe sobre espécies em parabiose, que são altamente agressivas (Hölldobler e Wilson 1990), provavelmente *C. levior* e *C. femoratus* utilizam outros mecanismos que não a separação temporal para adquirirem suas presas, como por exemplo, diferenças nas áreas de forrageamento como mencionado por Delabie *et al.* (2000), apesar de ter sido observado, no presente trabalho, ambas as espécies forrageando no tronco das árvores.

Não há nenhum registro de que as formigas exploradoras recrutam companheiras após a descoberta de feridas nas folhas das árvores hospedeiras (Vantaux *et al.* 2007). Esta falta de resposta induzida reflete, provavelmente, a ausência de especificidade das formigas com as árvores hospedeiras do ninho. No entanto, como outras espécies de formigas arbóricolas dominantes, formigas que formam jardins de formiga defendem seu território, incluindo as árvores hospedeiras, de invasores, principalmente de outras formigas (Corbara *et al.* 1999). Além disso, formigas são os predadores mais importantes de artrópodes (Floren *et al.* 2002, Hölldobler e Wilson 1999), atuando desta forma, indiretamente na defesa das plantas.

CONCLUSÃO

Apesar das formigas identificarem e removerem o cupim, seu comportamento depende de diversos fatores, tais como distância que este foi colocado do ninho, volume do ninho, DAP da árvore. Dessa forma, a árvore hospedeira do ninho tem um benefício limitado de proteção contra os cupins. Mais trabalhos sobre parabiose são necessários para uma melhor compreensão dos mecanismos que direcionam essa interação.

AGRADECIMENTOS:

Este estudo foi financiado pelo Projeto Estudo da diversidade beta de uma comunidade vegetal ao longo do interflúvio Purus-Madeira para determinar áreas prioritárias para conservação, Processo: 542/2004 (CAPES, CNPq). Agradecemos ao parataxonomista José. M. S. Vilhena pela identificação das formigas, à Dra. Flávia Costa pela identificação das plantas; ao Dr. Thiago Izzo pela identificação do cupim e auxílio nas análises estatísticas e pelos comentários ao manuscrito. À Dra. Albertina Lima e Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade agradecemos pelas preciosas sugestões ao manuscrito, ao Dr. Florian Wittmann e à Mariana M. de Paula pela correção do abstract.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Albrecht, M.; Gotelli, N.J. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 126: 134–141.
- Chamberlain, S.C.; Holland, J.N. 2009. Quantitative synthesis of context dependency in ant-plant protection mutualisms. *Ecology*, 90: 2384–2392.
- Corbara, B.; Dejean, A.; Orivel, J., 1999. Les “jardins de fourmis”, une association plantes-fourmis originale. *Annals of Biology*, 38: 73–89.
- Davidson, D.W. 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology*, 69: 1138–1152.
- Delabie, J.H.C.; Fisher, B.L.; Majer, J.D.; Wright, I.W. 2000. Sampling effort and choice of methods. In: Agosti, D.; Majer, J.; Alonso, L.E.; Schultz, T.R. (Ed.). *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity. biological diversity handbook series*. Smithsonian Institution Press, Washington, p.145–154.
- Dejean, A.; Corbara, B.; Orivel, J.; Snelling, R.R.; Delabie, J.H.C.; Belin-Depoux, M. 2000. The importance of ant gardens in the pioneer vegetal formations of French Guiana. *Sociobiology*, 35: 425–439.
- Fellers, J.H. 1989. Daily and seasonal activity in woodland ants. *Oecologia*, 78:69–76.
- Floren, A.; Biun, A.; Linsenmair, K.E. 2002. Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia*, 131: 137–44.
- Frederickson, M.E; Gordon, D.M. 2007. The devil to pay: a cost of mutualism with *Myrmelachista schumanni* ants in ‘devil’s gardens’ is increased herbivory on *Duroia hirsuta* trees. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 1117–1123.
- Freitas, L.; Galetto, L.; Bernardello, G.; Paoli, A.A.S. 2000. Ant exclusion and reproduction of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Flora*, 195: 398–402.
- Heil, M.; Mckey, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 425–453.

- Hölldobler, B.; Wilson, E.O. 1990. The ants. Belknap Press, Cambridge, 1990, 732p.
- Janzen, D.H. 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica*, 6: 237-259.
- Johnson, C.A.; Lommelen, E.; Allard, D.; Gobin, B. 2003. The emergence of collective foraging in the arboreal *Gnamptogenys menadensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften*, 90: 332-336.
- Kaspari, M. 1993. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia*, 96: 500-507.
- Kaspari, M.; Weiser, M.D. 2000. Ant activity along moisture gradients in a tropical forest. *Biotropica*, 32: 703-711.
- Kleinfeldt, S.E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology*, 59: 449-456.
- Klimes, P.; Idigel, C.; Rimandai, M.; Fayle, T.M.; Janda, M.; Weiblen, G.D.; Novotny, V. 2012. Why are there more arboreal ant species in primary than secondary forests? *Journal of Animal Ecology*, 81: 1103-1112.
- McGlynn, T.P.; Fawcett, R.M.; Clark, D.A. 2009. Litter biomass and nutrient determinants of ant density, nest size, and growth in a Costa Rican tropical wet forest. *Biotropica*, 41: 234-240.
- Menzel, F.; Linsenmair, K.E.; Blüthgen, N. 2008. Selective interspecific tolerance in tropical *Crematogaster*-*Camponotus* associations. *Animal Behaviour*, 75: 837-846.
- Oliveira, P.S.; Oliveira-Filho, A.T.; Cintra, R. 1987. Ant foraging on ant-inhabited *Triplaris* (Polygonaceae) in western Brazil: a field experiment using live termite-baits. *Journal of Tropical Ecology*, 3: 193-200.
- Orivel, J.; Errard, C.; Dejean, A. 1997. Ant gardens: interspecific recognition in parabiocic ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40: 87-93.
- Pacini, E.; Viegi, L.; Franchi, G.G. 2008. Types, evolution and significance of plant – animal interactions. *Rendiconti Lincei*, 19: 75-101.
- Pereira, R.C.; Della Lucia, T.M.C.. 1998. Estimativa populacional em ninhos de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel, 1893 (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Ceres*, 45: 573-578.
- Raine, N.E.; Gammans, N.; Macfadyen, I.J.; Scriviner, G.K.; Stone, G.N. 2004. Guards and thieves: antagonistic interactions between two ant species coexisting on the same ant-plant. *Ecological Entomology*, 29: 345-352.
- Renault, C.K.; Buffa, L.M.; Delfino, M.A. 2005. An aphid-ant interaction: effects on different trophic levels. *Ecological Research*, 20: 71-74.
- Rosumek, F.; Silveira, F.A.O.; Neves, F.S.; Barbosa, N.P.U.; Diniz, L.; Oki, Y.; Pezzini, F.; Fernandes, G.W.; Cornelissen, T. 2009. Ants on plants: A meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia*, 160: 537-549.
- Ruhren, S. 2003. Seed predators are undeterred by nectar-feeding ants on *Chamaecrista nictitans* (Caesalpineaceae). *Plant Ecology*, 166: 189-198.
- Santos, A.J. 1999. Defesa contra herbivoria por formigas em *Philodendron megalophyllum* (Araceae), uma epífita de jardins de formiga. In: Venticinque, E.; Zuanon, J. (Ed.). *Ecologia da Floresta Amazônica*. INPA/PDBFF Manaus, p.119-134.
- Swain R.B. 1980. Trophic competition among parabiocic ants. *Insectes Sociaux*, 27: 377-390.
- Talbot, M. 1946. Daily fluctuations in aboveground activity of three species of ants. *Ecology*, 27: 65-70.
- Trager, M.D.; Bhotika, S.; Hostetler, J.A.; Andrade, G.V.; Rodriguez-Cabal, M.A.; McKeon, C.S.; Osenberg, C.W.; Bolker, B.M. 2010. Benefits for plants in ant-plant protective mutualisms: a meta-analysis. *PLoS ONE*, 5: e14308.
- Ule, E. 1901. Ameisengarten im Amazonasgebiet. *Botanische Jahrbucher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographien*, 30: 45-51.
- Vantaux, A.; Dejean, A.; Dor, A.; Orivel, J. 2007. Parasitism versus mutualism in the ant-garden parabiosis between *Camponotus* and *Crematogaster levior*. *Insectes Sociaux*, 54: 95-99.
- Weber, N.A. 1943. Parabiosis in neotropical “ant gardens”. *Ecology*, 24: 400-404.
- Yu, D.W. 1994. The structural role of epiphytes in ant gardens. *Biotropica*, 26: 222-226.
- Zhang, S.; Zhang, Y.; Ma, K. 2012. The ecological effects of the ant-hemipteran mutualism: A meta-analysis. *Basic and Applied Ecology*, 13: 116-124.

Recebido em: 07/05/2012

Aceito em: 28/01/2013

