



ECOLOGIA DA INTERAÇÃO ENTRE FORMIGAS E *Guayaquila xiphias*
(HOMOPTERA: MEMBRACIDAE) EM *Didymopanax vinosum* (ARALIACEAE)

KLEBER DEL-CLARO

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas,
como requisito parcial para obtenção do
título de Doutor em Ciências Biológicas
(área de Ecologia).

Orientador:

Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Kleber Del-Claro
e aprovada pela Comissão Julgadora.

19/01/95 *Paulo Sérgio Oliveira*

C562e

23882/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Para os

quatro corações que batem
dentro do meu peito,
minha vida.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira. Uma das coisas mais difíceis para um orientador, especialmente quando ele é uma pessoa jovem, é não deixar confundir seus sentimentos pessoais em relação ao orientado, com seus deveres de orientador. Agradeço ao Paulinho por não ser somente mais um amigo de profissão, mas por efetivamente estar contribuindo para meu crescimento como cientista e educador.

Aos amigos que me acompanharam no campo em diferentes fases deste estudo, em especial a Sirayama, ao meu irmão Alexandre, ao Luciano, Marco Aurélio, minha esposa Helena Maura, Christine Strüssman, minhas cunhadas Cristina Andréa e Patrícia, ao Clécio, Eduardo, Marcos, Inara, André Vitor, meus alunos Hudson, Daniela, Kalassa e Noêmia. Sem a companhia de vocês as noites teriam sido mais escuras e tudo teria sido muito mais difícil e demorado.

Agradeço aos meus Chefes de Departamento na UFU, Ivan e Oswaldo, à Coordenadora do curso de Ciências Biológicas da UFU, Ana Coelho e a secretária Dulce Schineder e ao técnico Péricles, pelo apoio para que pudesse realizar meu doutoramento em afastamento parcial. Agradeço também a Coordenadora da SCPG-Ecologia, Profa. Fosca e a secretária Srta. Rejane, pela compreensão, colaboração e ajuda na remoção das pedras que apareceram no caminho.

Agradeço aos colegas da Universidade Federal de Uberlândia, Paulo Eugênio, Cecília e Miguel, assim como a Fred, Nena e Monique da UERJ e a Arício Linhares, Gérson e Aquiles Piedrabuena da Unicamp, pelo apoio na solução de problemas estatísticos. Aos Professores, Benedito C. Lopes, A. Sakakibara, D. Urban, M. Moura, R. Gavichioli, E. Monteiro, P. S. Oliveira, I. Leal, E. Ramirez e L. A. Mound pelo auxílio na identificação de insetos e aranhas. A Paulo E. Oliveira por ter colocado seu Mac à disposição, a Eduardo Ramirez pelo empréstimo de lentes macro para as fotografias. A Vivette A. Cabral por gentilmente ter desenhado as plantas.

Agradeço também a Paulo S. Oliveira, José R. Trigo, Ary de Oliveira-Filho, Paulo E. Oliveira, Evaldo F. Vilela, Arício C. Linhares, Clécio Klitzke, Helena M. T. Silingardi, David Nash, H. Dreisig, M. Elgar, M. R. Orr e a Peter Price, pessoas que fizeram a leitura prévia de algum dos capítulos ou da tese como um todo, todas dando sugestões que contribuíram muito para a forma final desta tese.

Ao Instituto de Botânica e Florestal de São Paulo, assim como aos funcionários da Fazenda Campininha, em especial ao Sr. Marcos Mecca, Sr. Eduardo, Dna. Vilma e Dna. Maura, por terem permitido e facilitado o trabalho de campo.

Ao Vô Edye e a Naninha por terem me dado apoio nos dois anos e meio de viagens semanais (1.370 Km semanais), cuidando de minha esposa e filho nas minhas ausências. A Maurinha e ao Dido por terem aguentado firmes fazendo crescer nosso amor.

Esta tese teve apoio financeiro da **FAEP-UNICAMP** (634/91) e **CNPq** (140390/91-0).

ÍNDICE

INTRODUÇÃO GERAL	1
CAPITULO 1. Variação temporal na fauna de formigas associadas a <i>Guayaquila xiphias</i> (Membracidae) em <i>Didymopanax vinosum</i> (Araliaceae), e suas implicações para a ecologia desta associação homóptero-formiga....	6
Introdução.....	6
Materiais e Métodos.....	9
Resultados.....	11
Discussão.....	27
CAPITULO 2. A interação entre formigas e <i>Guayaquila xiphias</i> (Homoptera: Membracidae) no cerrado: proteção e variação temporal nos benefícios aos homópteros....	35
Introdução.....	35
Materiais e Métodos.....	38
Resultados.....	40
Discussão.....	55

CAPITULO 3. Interações entre homópteros e formigas: pode uma fonte alternativa de açúcar distrair as formigas atendentes?.....	65
Introdução.....	65
Materiais e Métodos.....	67
Resultados.....	70
Discussão.....	73
CAPITULO 4. As exsudações dos membracídeos e seu papel na atração de formigas atendentes.....	79
Introdução.....	79
Materiais e Métodos.....	81
Resultados.....	82
Discussão.....	85
CONSIDERAÇÕES FINAIS	89
RESUMO	91
ABSTRACT	93
BIBLIOGRAFIA	94

INTRODUÇÃO GERAL

Homópteros, principalmente afídeos, coccídeos e membracídeos, são comumente atendidos por formigas que se alimentam de suas exsudações ricamente energéticas (Auclair 1963, Way 1963, veja a prancha 1a). A proteção contra predadores e parasitas parece ser o principal benefício que as formigas podem oferecer aos homópteros, embora outros tipos de vantagem possam estar envolvidos nestas relações (e.g. Bristow 1983, Beattie 1985, Buckley 1987 a, b, Hölldobler & Wilson 1990).

O exsudato dos homópteros ("honeydew") é constituído por uma grande variedade de compostos químicos (lipídeos, aminoácidos, vitaminas, minerais, água), mas principalmente por açúcares (Auclair 1963, Hölldobler & Wilson 1990). Embora este exsudato seja um componente importante na dieta de muitas espécies de formigas, a dependência exclusiva das formigas deste recurso alimentar nunca foi relatada (Buckley 1982, Beattie 1985, Hölldobler & Wilson 1990). Apesar dos homópteros aumentarem significativamente sua aptidão quando atendidos por formigas (e.g. Bristow 1983, Buckley 1990), estes também podem sobreviver sem a associação (e.g. Hill & Blackmore 1980). Assim sendo, as relações entre homópteros e formigas podem ser consideradas mutualísticas, mas de natureza facultativa (Buckley 1987 a, b).

Apesar de abundante, tendo crescido muito a partir da década de 80, a literatura sobre as interações entre plantas,

formigas e homópteros apresenta ainda poucos estudos nas regiões tropicais e em especial na América do Sul (e.g. Lopes 1984, Sudd 1987 a, Dansa & Rocha 1992, Rico-Gray 1993, Del-Claro & Oliveira 1993). No presente estudo foi investigada a ecologia da associação entre formigas e o membracídeo *Guayaquila xiphias* Fabr. em arbustos de *Didymopanax vinosum* March. (Araliaceae) em vegetação de cerrado (prancha 1 a - d).

Como não é conhecido nenhum estudo que analise de forma contínua a ocorrência, ou não, de variação temporal na fauna de formigas associadas a uma mesma espécie de homóptero, este assunto será abordado no capítulo 1 desta tese. Este capítulo procurará responder principalmente quais são as espécies de formigas associadas a *G. xiphias* de dia e à noite, e qual a dinâmica destas associações ao longo do ano.

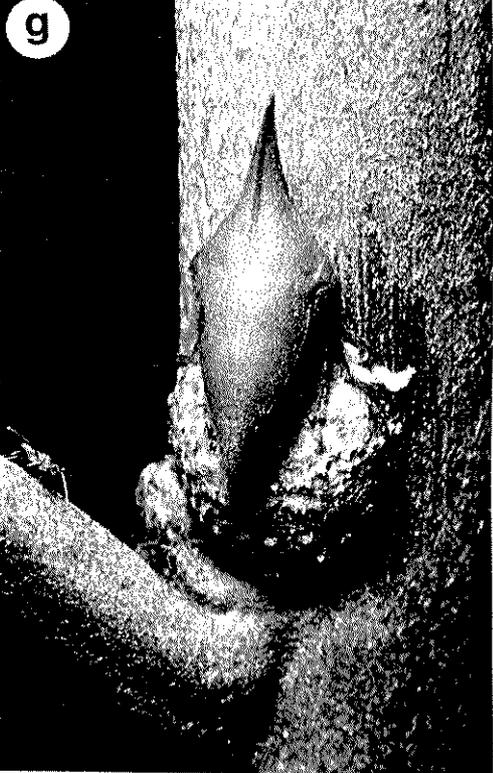
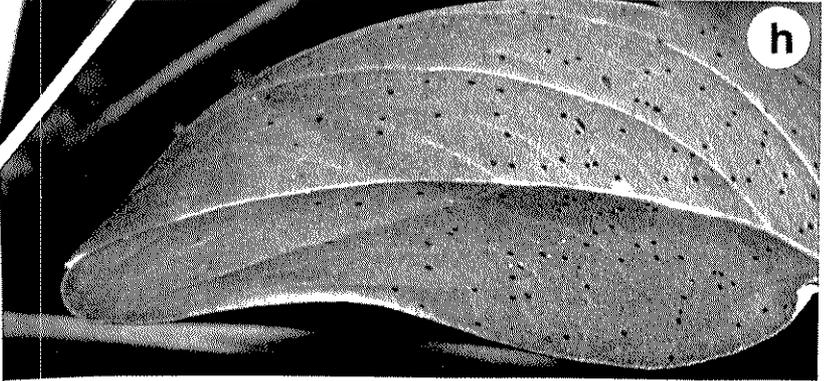
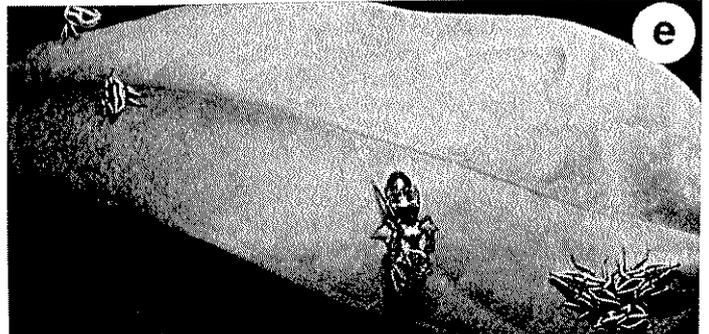
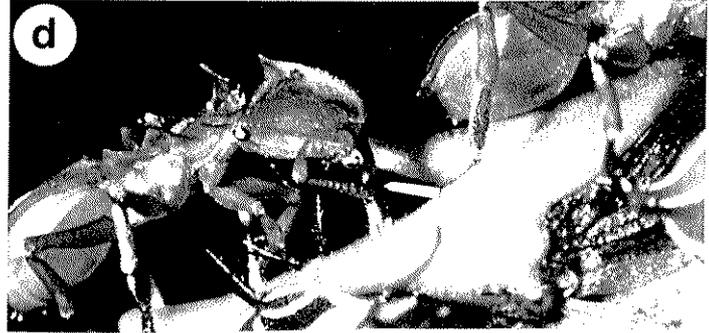
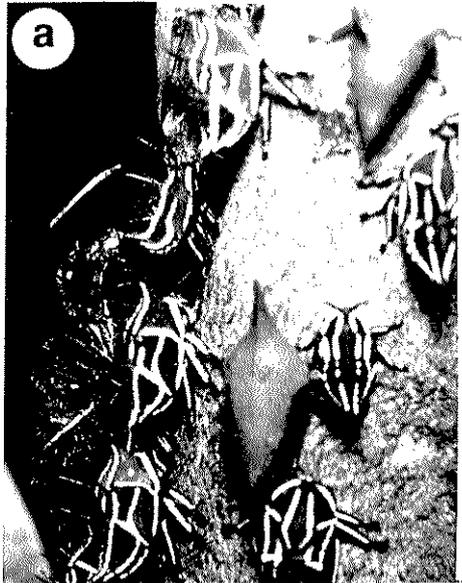
Homópteros podem servir de alimento para vários animais, sendo que aranhas têm sido apontadas como um dos principais predadores destes insetos (Buckley 1990, prancha 1e). O capítulo 2 irá identificar quais são os principais predadores e parasitas de *G. xiphias* no cerrado e responder se as formigas associadas a estes membracídeos efetivamente os protegem contra a ação destes inimigos naturais (prancha 1 e - g). Como veremos no capítulo 2, os benefícios resultantes da associação entre homópteros e formigas também podem variar ao longo do tempo. Dependendo da qualidade dos serviços oferecidos por diferentes espécies de formigas e de mudanças físicas e biológicas do meio, pode haver variação de um ano para o outro na proteção dada pelas formigas aos homópteros (Cushman & Addicott 1991). O

capítulo 2 também irá discutir esta questão com relação a associação entre *G. xiphias* e formigas.

Embora os homópteros sejam as maiores pragas de muitas espécies de plantas, em alguns casos as associações entre estes e formigas podem indiretamente beneficiar a planta hospedeira através da ação das formigas contra herbívoros (e.g. Messina 1981, Floate & Whitham 1994). Este aspecto tem gerado analogia entre estas associações e a de plantas com nectários extraflorais e formigas. Muitos estudos experimentais de campo tem mostrado que formigas visitantes de nectários extraflorais podem defender a planta contra herbívoros (e.g. Bentley 1977). Recentemente, Becerra & Venable (1989) propuseram que nectários extraflorais teriam evoluído para defender as plantas contra o estabelecimento de mutualismos entre formigas e homópteros, o que gerou controvérsia. O capítulo 3 entra nesta controvérsia. Através de experimentos de campo este capítulo irá responder se uma fonte alternativa de açúcar (simulando nectários extraflorais) é capaz ou não de afastar as formigas de *G. xiphias*, deixando os homópteros vulneráveis a ação de predadores e parasitas.

Está bem documentado que em homópteros não atendidos por formigas, gotas de exsudação caem no substrato (folhagem e solo, prancha 1h) abaixo dos agrupamentos destes insetos (Beattie 1985, Buckley 1987 a, b, Hölldobler & Wilson 1990). Entretanto, as consequências ecológicas deste fato para os organismos envolvidos não são ainda claras. Kiss (1980) sugeriu que a melezitose (um trissacarídeo encontrado somente no exsudato dos

homópteros), estaria envolvida com a atração das formigas atendentes. Como a capacidade para atrair formigas pode ser crucial para a sobrevivência de homópteros que se associam a formigas (Cushman & Addicott 1989), no capítulo 4 será discutido se as gotas de exsudato lançadas por *G. xiphias* no substrato (prancha 11), podem ou não servir como pistas para que as formigas os encontrem mais facilmente.



CAPITULO 1

" VARIACÃO TEMPORAL NA FAUNA DE FORMIGAS ASSOCIADAS A *Guayaquila xiphias* (MEMBRACIDAE) EM *Didymopanax vinosum* (ARALIACEAE), E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A ECOLOGIA DESTA ASSOCIAÇÃO HOMÓPTERO-FORMIGA. "

INTRODUÇÃO

Interações entre homópteros e formigas têm sido freqüentemente apontadas como mutualísticas (Way 1963, Boucher et al. 1982, Addicott 1985), sendo que a proteção contra predadores e parasitas parece ser o principal benefício que as formigas podem fornecer aos homópteros (Way 1954, Bristow 1984, Buckley 1987 a, b). A exsudação dos homópteros pode ser um importante componente na dieta de muitas formigas (Kiss 1981, Beattie 1985, Hölldobler & Wilson 1990), sendo constituída por uma grande variedade de compostos químicos, principalmente por açúcares (Auclair 1963). A maior parte das proteínas e lipídeos obtidos pelas formigas vem de outras fontes, como animais predados (Carrol & Janzen 1973). Embora Hocking (1975) aponte o "honeydew" (exsudato dos homópteros) como uma das fontes

energéticas mais importantes para as formigas, a dependência exclusiva das mesmas deste recurso alimentar nunca foi relatada (veja Buckley 1982, Hölldobler & Wilson 1990). Quantificando a utilização por formigas de recursos alimentares líquidos, provenientes direta ou indiretamente de plantas, Rico-Gray (1993) verificou que o exsudato dos homópteros representa uma porção significativa da dieta de muitas formigas nos trópicos.

Apesar dos homópteros aumentarem significativamente sua aptidão quando atendidos por formigas (e.g. Bristow 1983, Buckley 1990), estes também podem sobreviver independentes da associação, neste caso ainda não está claro se perdem ou não em valor adaptativo (veja Hill & Blackmore 1980). Outro aspecto importante nas relações formiga-homóptero é que muitas espécies de formigas podem se associar a mais de uma espécie de homóptero e vice-versa (veja exemplos em Wood 1984). Além disso o benefício aos homópteros pode variar dependendo da espécie de formiga associada (Bristow 1984, Cushman & Addicott 1991). Do mesmo modo, o benefício fornecido pelos homópteros às formigas depende principalmente da qualidade da planta hospedeira do fitófago (Bristow 1991, Cushman 1991, Cushman & Addicott 1991). Assim sendo, relações mutualísticas entre homópteros e formigas são basicamente de natureza facultativa (Buckley 1987a,b).

Apesar das interações entre plantas, formigas e homópteros terem sido muito estudadas a partir dos anos 80 (veja Beattie 1985, Buckley 1982, 1987a,b, Sudd 1987 a, Keeler 1989, Bristow 1991, Cushman & Addicott 1991), há poucos estudos sobre a fauna de formigas associadas a homópteros, bem como sobre a natureza

destas associações nos trópicos e em especial na América do Sul (veja Lopes 1984, Sudd 1987, Dansa & Rocha 1992, Rico-Gray 1993). Recentemente alguns trabalhos têm analisado interações entre diferentes espécies de formigas atendendo a uma mesma espécie de homóptero (Cushman & Addicott 1989, Buckley & Gullan 1991, Dansa & Rocha 1992). Entretanto, não se conhece nenhum estudo que analise de forma contínua, a ocorrência ou não de variação temporal na fauna de formigas associadas a uma mesma espécie de homóptero. Este trabalho investiga a fauna de formigas associadas ao inseto neotropical *Guayaquila xiphias* Fabr. (Homoptera: Membracidae; = *Aconophora teligera*, veja Dietrich & Deitz 1991), que usa como planta hospedeira, quase que exclusivamente, arbustos de *Didymopanax vinosum* March. (Araliaceae), em vegetação de cerrado no estado de São Paulo. O estudo focaliza especialmente a alternância diurna e noturna entre as espécies de formigas que atendem ao homóptero, bem como a dinâmica desta associação ao longo do ano.

Uma vez que a relação formiga-homóptero pode ser influenciada pelo habitat e pela qualidade da planta hospedeira (Bristow 1991, Cushman 1991, Cushman & Addicott 1991), a interação entre *G. xiphias* e formigas foi investigada tanto na região periférica do cerrado (ensolarada, seca e com menor deposição de foliço), quanto no seu interior (sombreado, úmido e com maior deposição de foliço).

MATERIAIS E MÉTODOS

O trabalho foi desenvolvido na reserva de cerrado *sensu stricto* (Goodland 1971) da Estação Ecológica Experimental de Moji-Guaçu (Fazenda Campininha, 22° 11-18'S e 47° 7-10'W, veja o mapa da área em Lopes, 1984). Foram demarcados dois transectos de 500m de comprimento por 4m de largura. O primeiro transecto (Área Aberta) foi marcado ao longo de uma trilha já existente (com 6m de largura), numa área de aspecto semelhante à borda da vegetação ou a grandes clareiras dentro do cerrado. O segundo transecto foi marcado no interior do cerrado, iniciando a 50 metros da periferia da vegetação (Área Fechada).

Em cada área foram marcadas 130 plantas de *Didymopanax vinosum* (0.5 a 2m de altura). Mensalmente, de novembro de 1991 a outubro de 1992, o transecto de cada área foi percorrido no início da manhã (07:00h às 11:00hs), quando eram registradas todas as plantas que possuíam *G. xiphias* associado a formigas. A partir das 14:00hs, de duas em duas horas até o meio-dia do dia seguinte, eram anotadas a espécie e número de formigas atendendo agrupamento de *G. xiphias* em cada planta.

Para cada planta com os membracídeos foi registrada também a localização do agrupamento na planta ("meristema apical", inflorescência ou caule). Foi denominado "meristema apical" a região apical da planta onde surgiam folhas novas e inflorescências. Se os membracídeos estivessem no caule, era

tomada também a distância destes em relação ao meristema apical. O número de indivíduos do homóptero (adultos e ninfas) presentes na planta foi também anotado. Foram tomados dados fenológicos mensais para 60 indivíduos de *D. vinosum* escolhidos ao acaso em cada área.

O número de plantas com a interação variou mês a mês, assim como o número de homópteros em cada planta e também o número de formigas atendendo aos membracídeos em cada horário do dia. Assim sendo, foi calculado um "Índice da Atividade de Formigas" (IAF) com a finalidade de estabelecer uma proporção entre o número de formigas, por homópteros, por plantas infestadas. Uma média simples do número de formigas nas plantas em cada horário não levaria em conta as variações no número de homópteros atendidos por planta, o que age diretamente sobre o número de formigas atendentes, dada a maior ou menor oferta de exsudato. Portanto, este índice representa o somatório anual do número de formigas registradas nas plantas em cada horário de observação (nf), dividido pela razão entre o somatório anual do número de homópteros (adultos e ninfas) presentes nas plantas (nh) e o número total de plantas infestadas (np). Assim sendo, $IAF = nf / (nh / np)$. O somatório anual representa a soma de todas as observações mensais (n = 12) feitas ao longo deste estudo, para cada horário do dia, das 14:00hs de um dia às 12:00hs do dia seguinte, em cada planta com *G. xiphias*.

RESULTADOS

Na Área Fechada foi observada a presença de indivíduos de *G. xiphias* em *D. vinosum* somente duas vezes: em dezembro de 1991 na planta 28, sendo atendidos por *Camponotus rufipes* (veja prancha 1 a e c) em setembro de 1992 na planta 61 atendidos por *C. crassus* durante o dia e *C. renggeri* à noite. Todas as outras 220 observações dos homópteros ocorreram na Área Aberta, o que indica a preferência do membracídeo por plantas situadas nas bordas, clareiras ou regiões de cerrado aberto.

A figura 1 apresenta a fenologia das plantas da Área Aberta (prancha 1b). Aproximadamente 50% das plantas (26/60) floresceram entre março e maio, sendo que foram encontradas inflorescências em algumas plantas até o mês de outubro. Frutos foram observados a partir de abril, sendo que em alguns indivíduos estes persistiram até o início do ano seguinte. Na Área Fechada, somente seis plantas (10%) floresceram e frutificaram. O período de florescimento e frutificação de *D. vinosum* coincidiu com o final das chuvas e início da seca na região (figura 2).

Adultos, ninfas e oviposições de *G. xiphias* em *D. vinosum* foram observados durante todo o período de estudo (prancha 1 a, c, f, g e i). Os homópteros estavam sempre sendo atendidos, durante o dia ou à noite, por alguma espécie de formiga. Por duas vezes foi observada a presença de *C. crassus* cuidando de

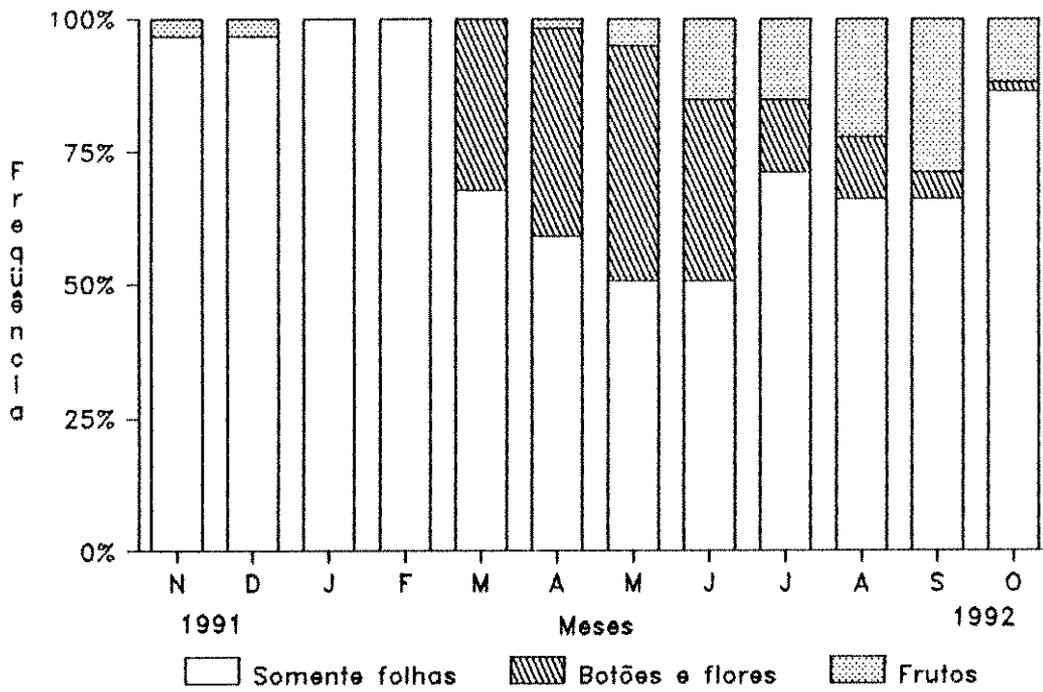


Figura 1 - Fenologia de *Didymopanax vinosum* (Araliaceae) no cerrado da Fazenda Campininha (n = 60 plantas, Área Aberta).

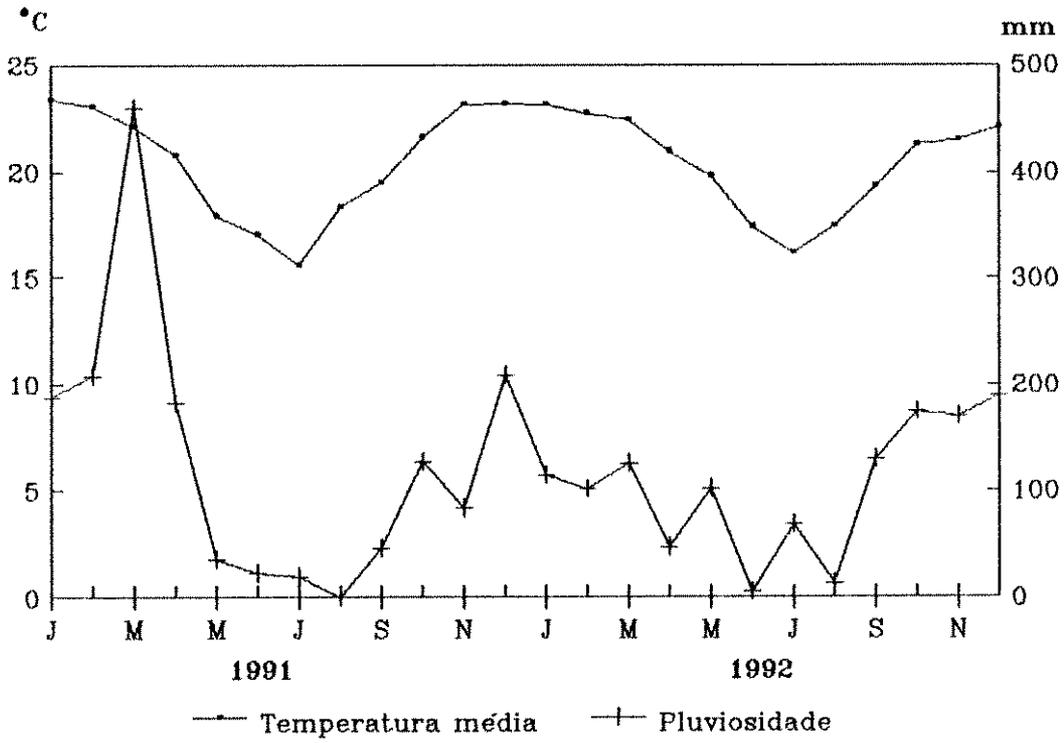
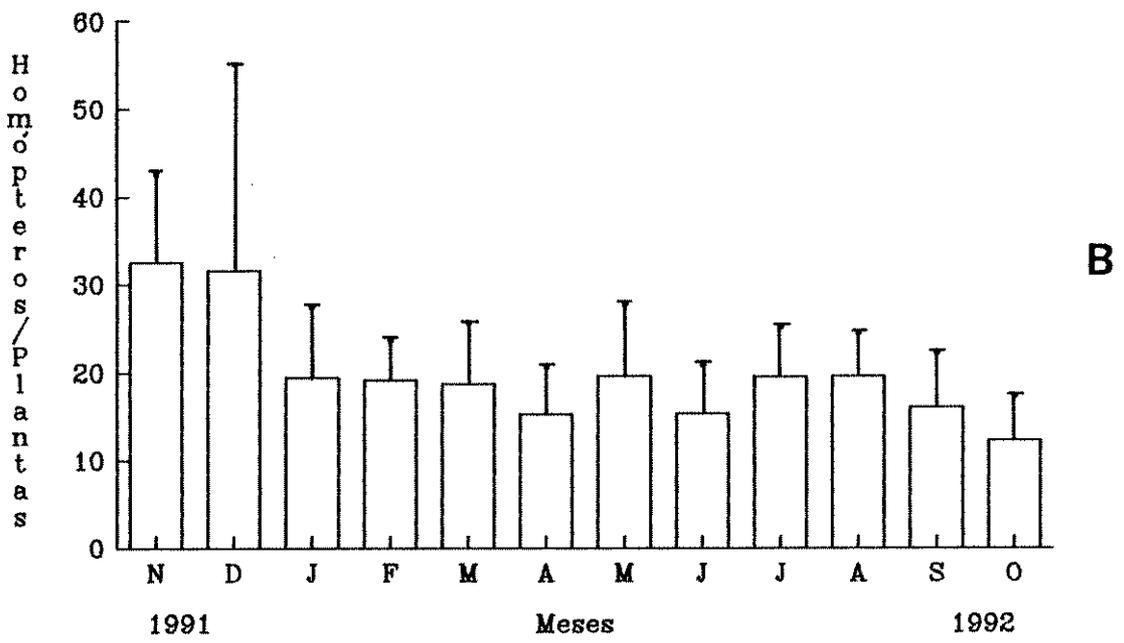
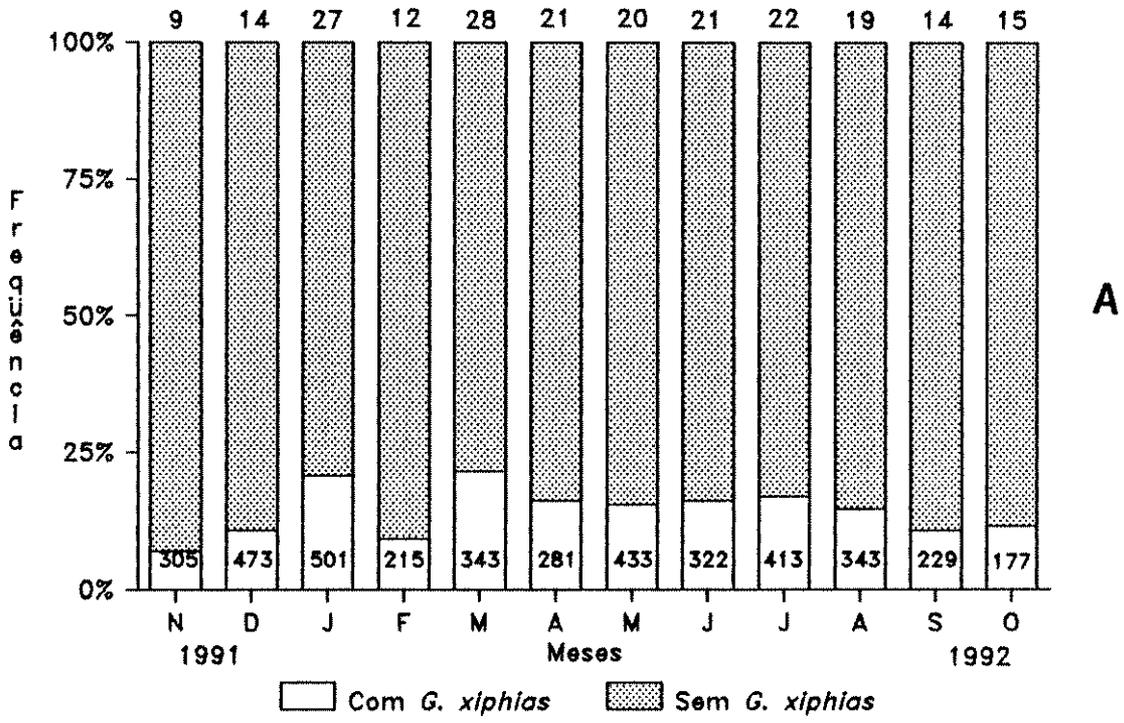


Figura 2 - Dados climáticos colhidos pelo Instituto Florestal de São Paulo para a região da Faz. Campininha durante os anos de 1991 e 1992.

oviposições de *G. xiphias* em plantas onde não havia ninfas ou adultos do membracídeo. A média de plantas marcadas na Área Aberta (N = 130) que apresentaram a relação formiga-homóptero foi de 18 ± 6 (N = 12) plantas por mês, o que representou 14.16% das plantas acompanhadas durante 12 meses. O número de indivíduos do membracídeo nas plantas foi maior em dezembro e janeiro, sofrendo uma queda acentuada em fevereiro e outubro (figura 3a), quando as chuvas foram mais fortes na região. Não foi verificada diferença significativa entre os meses no número médio de homópteros por plantas (figura 3b). O número médio de *G. xiphias* em *D. vinosum* foi de 19 ± 24 indivíduos por planta (n = 222, somatório do total de plantas observadas com homópteros em cada mês), variando entre o mínimo de 1 (em geral uma fêmea com oviposição) e o máximo de 212 indivíduos (planta 60 da Área Aberta, dezembro de 1991, atendidos por *C. rufipes*).

Foi observado que *G. xiphias* suga principalmente as regiões de crescimento da planta, sendo comumente encontrado no meristema apical, ou próximo a este ($\bar{x} = 7.94 \pm 5.89$ cm, distância em relação ao meristema apical quando no caule da planta, n = 71). Não foram observados agrupamentos de *G. xiphias* se alimentando em folhas ou pecíolos. Quando observados nestes locais das plantas, geralmente os homópteros tinham sido perturbados pelo ataque de algum predador ou por um balanço na planta, reagrupando-se em seguida próximo ao meristema apical ou nas inflorescências. Durante a floração e frutificação de *D. vinosum* os membracídeos migram para as inflorescências, permanecendo nos eixos da panícula, entre os botões florais ou



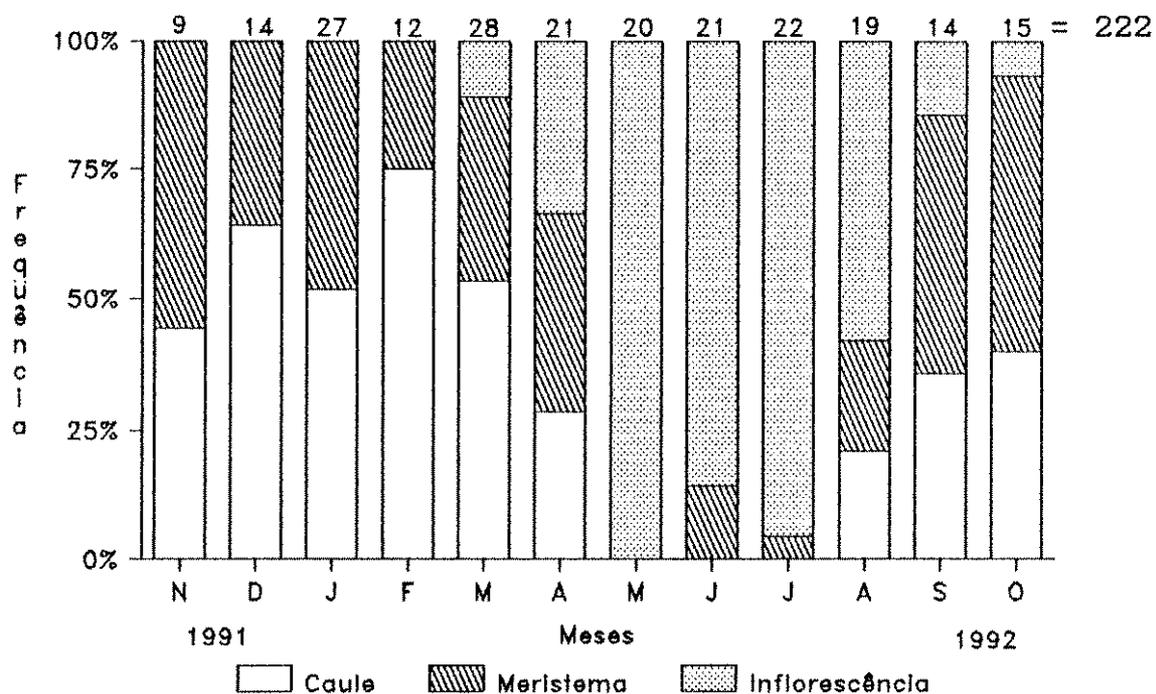


Figura 4 - Variação na preferência de agrupamentos de *Guayaquila xiphias* por lugar de sugar em *Didymopanax vinosum* ($\bar{x} = 19 \pm 6$ plantas com homópteros em cada mês). Os números acima das barras indicam a quantidade de plantas com membracídeos em cada mês ($n = 222$, somatório dos meses).

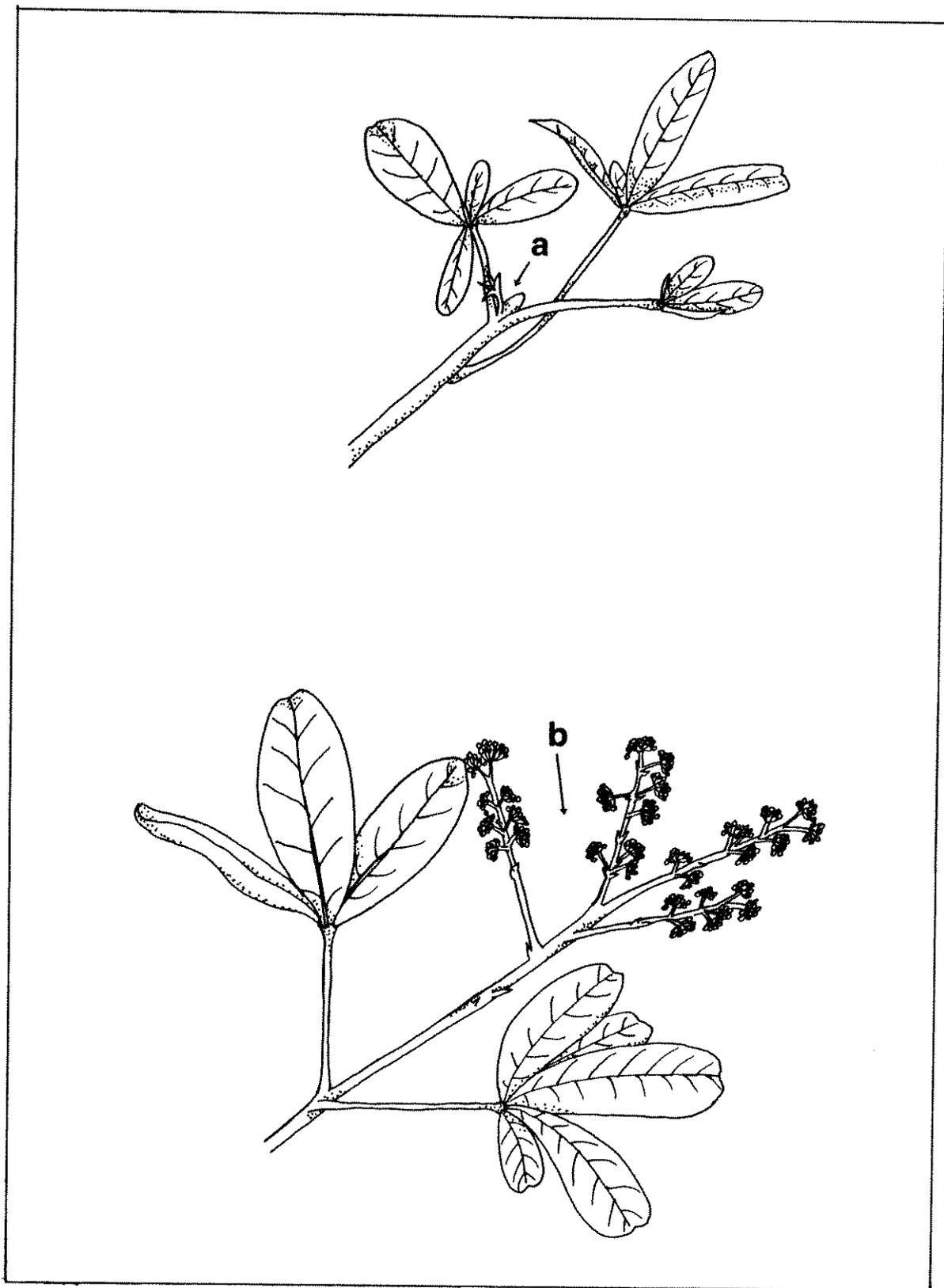


Figura 5 - *Didymopanax vinosum* March. (Araliaceae). As setas indicam o meristema apical (a), de onde as inflorescências (b) se desenvolvem.

frutos, ou na base destes. De maio a julho estes insetos foram encontrados quase que exclusivamente nestas regiões da planta (figura 4). As inflorescências de *D. vinosum* surgem a partir do meristema apical da planta (figura 5).

Foram observadas 21 espécies de formigas atendendo a *G. xiphias* em *D. vinosum*. A frequência das espécies, assim como o período do dia em que foram observadas atendendo aos membracídeos nos diferentes meses de estudo, estão na tabela 1. Dez das 21 espécies registradas atendendo a *G. xiphias* tiveram um padrão de atividade caracteristicamente diurno, seis espécies apresentaram padrão de atividade noturno, quatro espécies estiveram ativas dia e noite, e uma espécie (*C. lespesi*) foi observada cuidando dos homópteros principalmente ao amanhecer e entardecer. A figura 6 apresenta a distribuição ao longo do ano das quatro espécies mais comumente encontradas atendendo a *G. xiphias* (*Camponotus rufipes*, *C. crassus*, *C. renggeri* e *E. edentatum*) e em bloco das 17 outras espécies observadas (veja também a tabela 1). Em número de indivíduos, houve um atendimento maior aos homópteros à noite do que durante o dia, sendo que o pico de atividade das formigas ocorreu por volta das 22 horas (figura 7a).

Das quatro espécies de formigas mais comumente encontradas nas associações com *G. xiphias*, *E. edentatum* foi a espécie com maior número de indivíduos atendendo aos homópteros em todos os horários (figura 7c). As 22:00hs o número de indivíduos de *E. edentatum* observados nas plantas com *G. xiphias* foi aproximadamente o dobro do observado nos horários mais

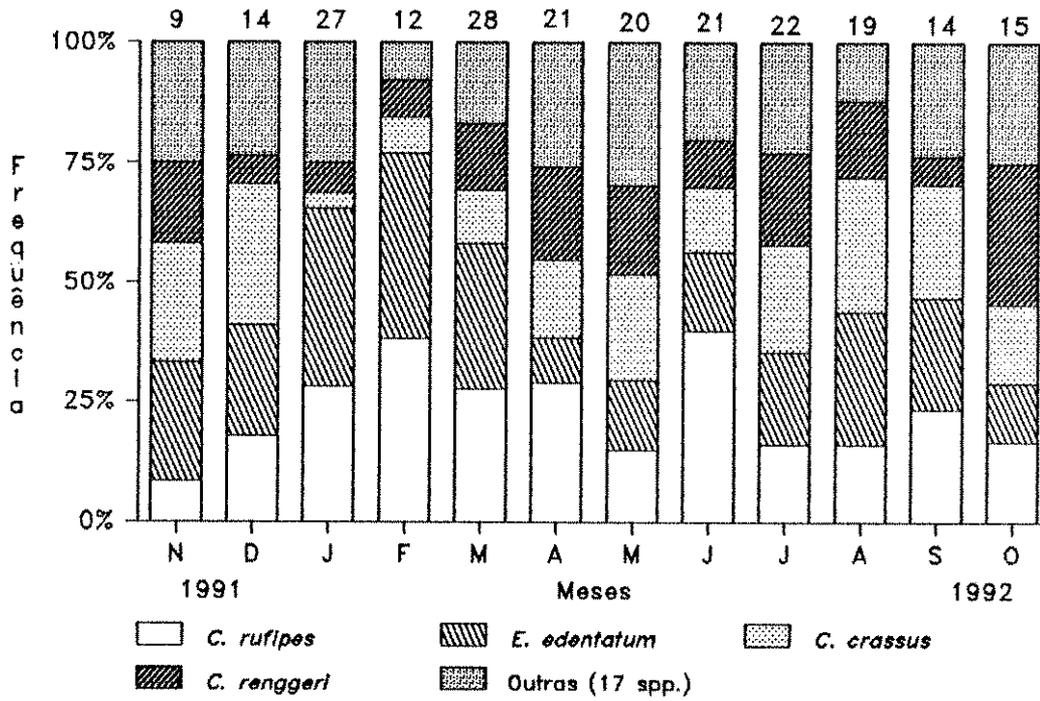


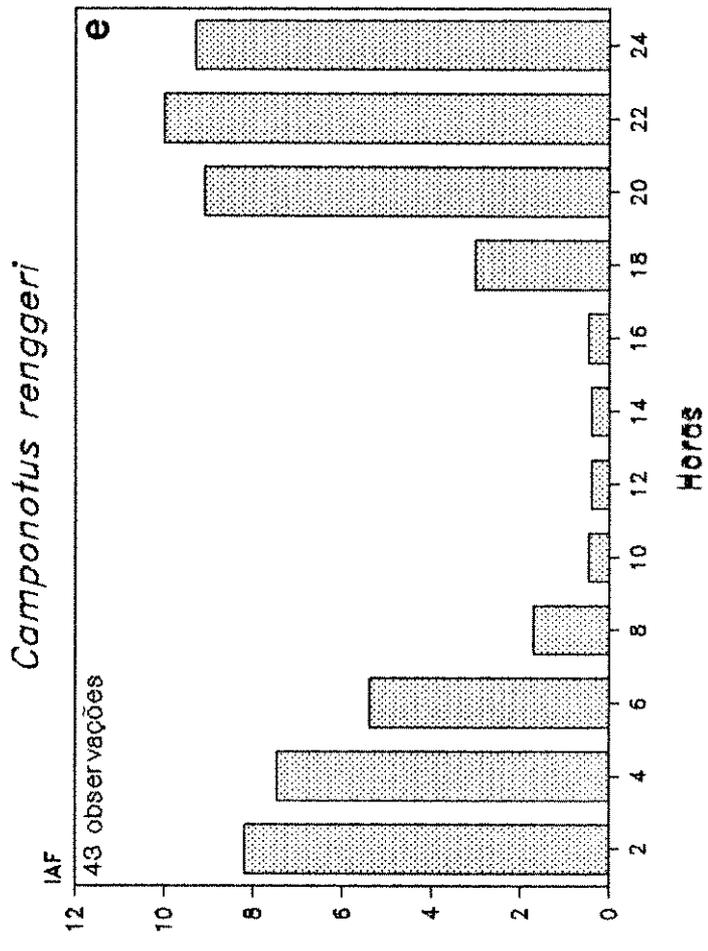
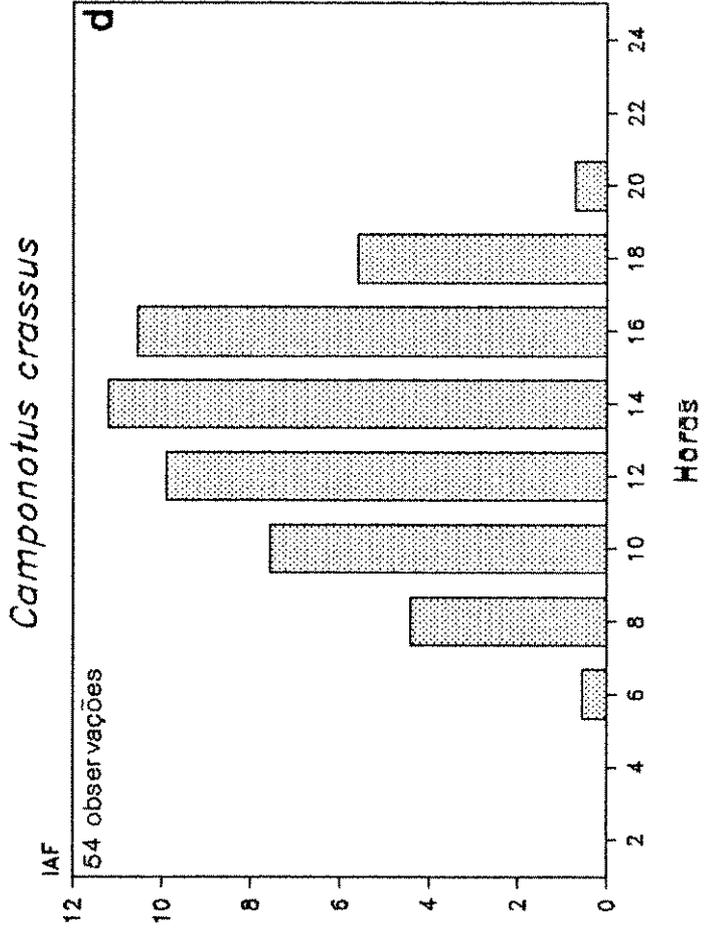
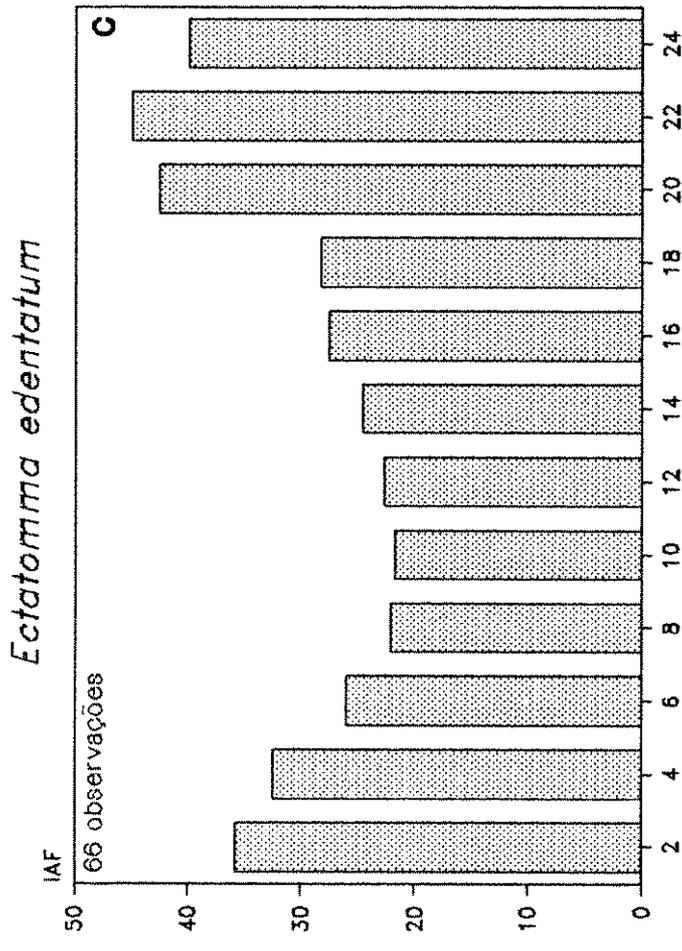
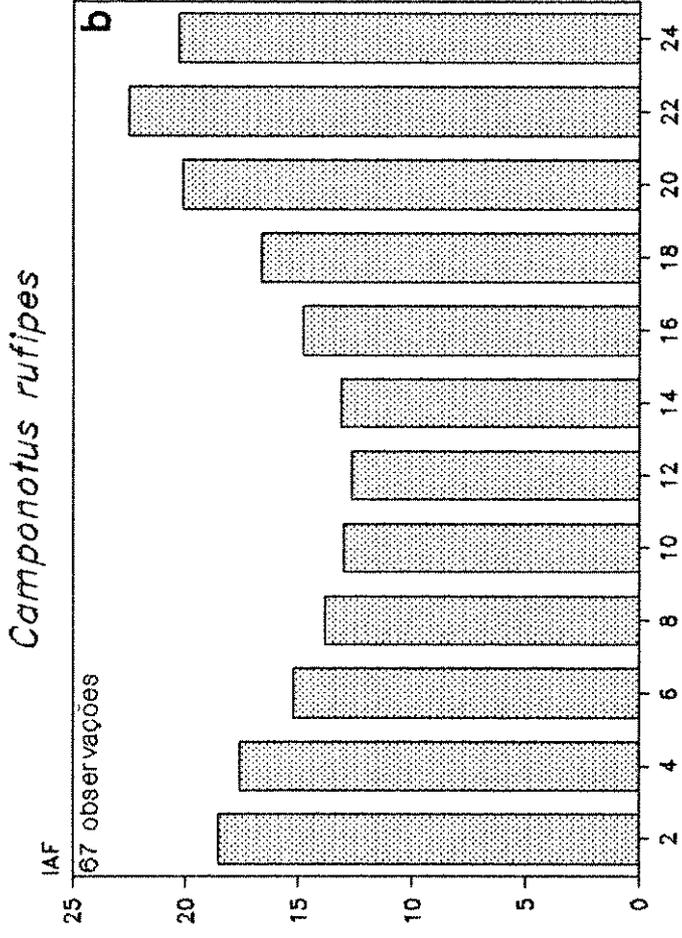
Figura 6 - Frequência das espécies de formigas observadas atendendo a *Guayaquila xiphias* em *Didymopanax vinosum* no cerrado da Faz. Campininha. Os números acima das barras indicam o total de plantas com formigas e homópteros em cada mês.

Tabela 1 - Espécies de formigas que atendem a *Guayaquila xiphias* em *Didymopanax vinosum* (N = 222 plantas) na Fazenda Campininha.

Espécies	1991			1992					N.Obs(%)*				
	N	D	J	F	M	A	M	J		J	A	S	O
Formicinae													
<i>Camponotus crassus</i> Mayr	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	54 (18.6)
<i>Camponotus renggeri</i> Emery	+	+	+	+	+	=	+	+	+	+	+	+	43 (15.0)
<i>Camponotus rufipes</i> Fabr.	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	67 (23.0)
<i>Camponotus abdominalis</i> Fabr.			+				+	+	+		+	+	10 (3.4)
<i>Camponotus lespesi</i> Forel	+	=					+					-	4 (1.4)
<i>Camponotus pallescens</i> Mayr	+						+	+	+	+			8 (2.8)
<i>Camponotus sericeiventris</i> Guérin							-	-				-	5 (1.7)
<i>Camponotus</i> aff. <i>blandus</i> Fr.Smith	-			-							-	-	5 (1.7)
<i>Camponotus</i> sp. 1		=	-				-	-					3 (1.0)
<i>Camponotus</i> sp. 2	+						+					+	1 (0.3)
<i>Camponotus</i> sp. 3												+	1 (0.3)
<i>Camponotus</i> sp. 4									+	+	+		3 (1.0)
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	=	=	=	=	=								6 (2.1)
<i>Brachymyrmex</i> sp. 2		-											1 (0.3)
													211 (72.6)#
Ponerinae													
<i>Ectatomma edentatum</i> Roger	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	66 (22.7)
<i>Ectatomma planidens</i> Borgmeier							-						1 (0.3)
													67 (23.0)#
Myrmicinae													
<i>Zacryptocerus clypeatus</i> Fabr.							-	-	-	-	=	-	7 (2.4)
<i>Zacryptocerus pusillus</i> Klug											-	-	2 (0.7)
<i>Cephalotes atratus</i> L.							=	=					2 (0.7)
<i>Pheidole</i> sp.													1 (0.3)
<i>Crematogaster</i> sp.							-						1 (0.3)
													13 (4.4)#

Foram anotadas como ocorrências: diurnas (das 8 às 17 hs " - "),
noturnas (das 18 às 6 hs " + "), diurnas e noturnas (" = ").

* Número de vezes em que a espécie foi observada e percentual (%)
sobre o total de observações (n = 291), em um ano de amostragens
mensais (n = 12). # Totais das subfamílias.



quentes do dia (das 08:00hs às 14:00hs). *C. crassus* e *C. renggeri*, apresentaram padrões opostos na sua atividade. *C. crassus* (figura 7d) teve atividade exclusivamente diurna, sendo mais abundante entre 12:00hs e 16:00hs. Em dias mais quentes, principalmente nos meses de verão, esta formiga podia permanecer nas plantas até as 20:00hs. *C. renggeri* apresentou um padrão noturno e pico de atividade às 22:00hs (figura 7e), somente em duas ocasiões foi observada atendendo aos homópteros durante o dia. Em ambas as ocasiões, as plantas estavam em locais sombreados e a temperatura máxima do dia foi inferior a 23°C.

Pelas figuras 8 e 9, pode-se perceber que algumas espécies de formigas permanecem no atendimento a *G. xiphias*, tanto de dia como à noite. As espécies tipicamente diurnas abandonam as plantas entre 17:00h e 19:00hs, quando são substituídas por espécies noturnas. Estas permanecem nas plantas até as 06:00hs do dia seguinte, quando as espécies diurnas novamente retornam às plantas. A tabela 2 apresenta a lista das espécies que se alternaram entre o dia e a noite no cuidado a *G. xiphias* em *D. vinosum*. Das 222 plantas observadas com formigas e homópteros, em 69 (31%) ocorreu esta substituição entre espécies de formigas diurnas e noturnas. *E. edentatum*, *C. rufipes*, *Brachymyrmex* sp. 1 e *Cephalotes atratus* (veja tabela 1 e figura 9) foram as espécies que permaneceram dia e noite no cuidado aos homópteros. *C. rufipes* foi observada por duas vezes sendo substituída no período da noite por *C. abdominalis* (figura 9c); nenhuma outra espécie de formiga foi observada substituindo *C. rufipes*. *C.*

rufipes e *C. sp. 2* foram observadas atendendo *G. xiphias* simultaneamente com *Zacryptocerus clypeatus* (figura 9d, prancha 1d). Não foi registrada interação agonística entre estas espécies, mas foi observada a divisão de gotas de exsudato entre *C. rufipes* e *Z. clypeatus*. Sempre que uma operária de *C. rufipes* aproximava-se de uma de *Z. clypeatus* que estava se alimentando de exsudato (diretamente no membracídeo, ou tinha uma gota do líquido nas mandíbulas), *C. rufipes* antenava *Z. clypeatus* e passava a beber exsudato simultaneamente com *Z. clypeatus*.

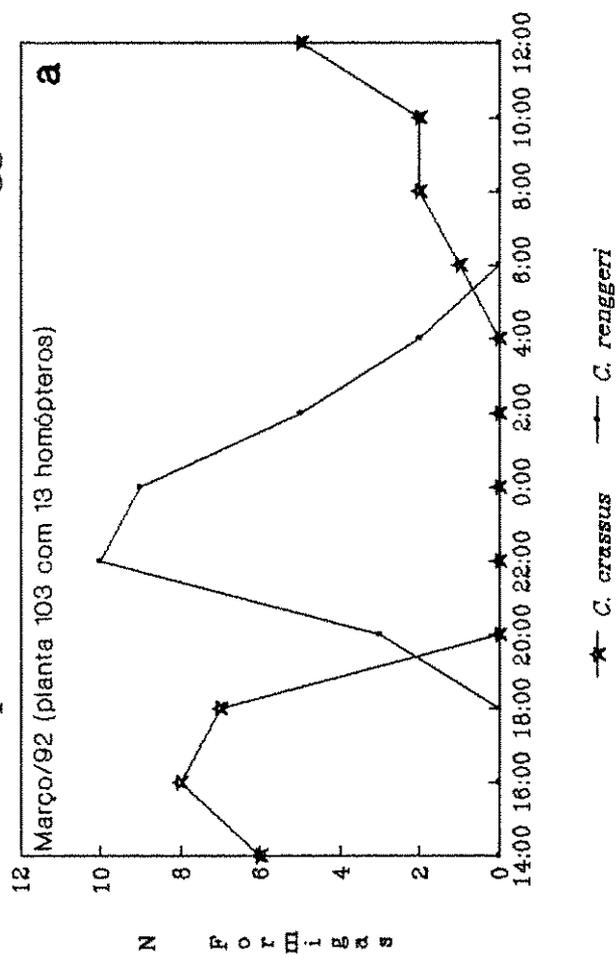
Tabela 2 - Espécies de formigas que se alternaram entre o dia e a noite no atendimento a uma mesma colônia de *Guayaquila xiphias* em *Didymopanax vinosum* no cerrado da Faz. Campininha entre 1991 e 1992.

Diurnas	Noturnas	N (%)
<i>Camponotus crassus</i>	<i>Camponotus renggeri</i>	26 (37.7)
<i>Camponotus crassus</i>	<i>Camponotus abdominalis</i>	8 (11.6)
<i>Camponotus crassus</i>	<i>Camponotus pallescens</i>	6 (8.7)
<i>Camponotus crassus</i>	<i>Camponotus lespesi</i>	3 (4.4)
<i>Camponotus crassus</i>	<i>Camponotus sp.3</i>	2 (2.9)
<i>Camponotus sericeiventris</i>	<i>Camponotus renggeri</i>	4 (5.8)
<i>Camponotus aff. blandus</i>	<i>Camponotus renggeri</i>	3 (4.4)
<i>Camponotus lespesi</i>	<i>Camponotus renggeri</i>	1 (1.4)
<i>Camponotus sp.1</i>	<i>Camponotus renggeri</i>	2 (2.9)
<i>Pheidole sp.</i>	<i>Camponotus renggeri</i>	1 (1.4)
<i>Ectatomma planidens</i>	<i>Camponotus renggeri</i>	1 (1.4)
<i>Brachymyrmex sp.2</i>	<i>Camponotus renggeri</i>	1 (1.4)
<i>Zacryptocerus pussilus</i>	<i>Camponotus renggeri</i>	1 (1.4)
<i>Zacryptocerus pusillus</i>	<i>Camponotus abdominalis</i>	2 (2.9)
<i>Camponotus rufipes</i>	<i>Camponotus abdominalis</i>	2 (2.9)
<i>Camponotus aff. blandus</i>	<i>Camponotus sp.4</i>	1 (1.4)
<i>Camponotus rufipes</i> e <i>Zacryptocerus clypeatus</i> *		4 (5.8)
<i>Camponotus sp.2</i> e <i>Zacryptocerus clypeatus</i> *		1 (1.4)

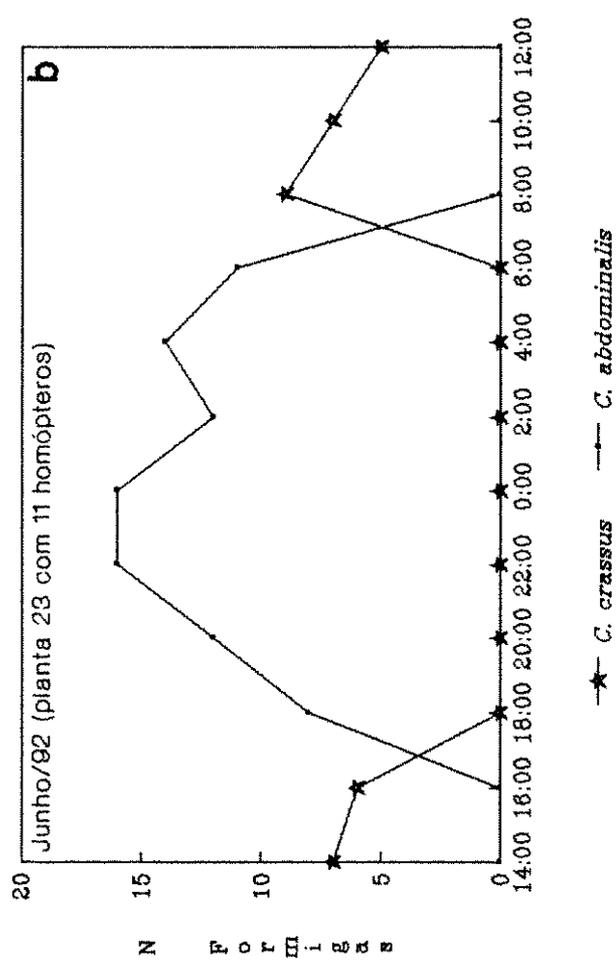
* Ocorrem conjuntamente durante o dia e a noite.

N (%) = número de colônias observadas e percentual sobre o total de 69 plantas observadas com as interações em um ano de amostragens mensais (n = 12).

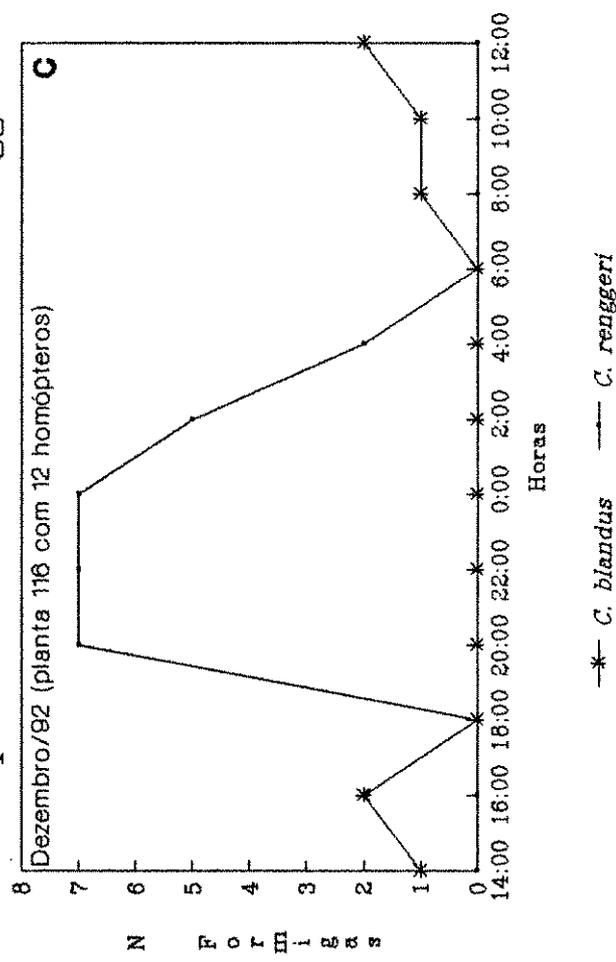
Camponotus crassus X *C. renggeri*



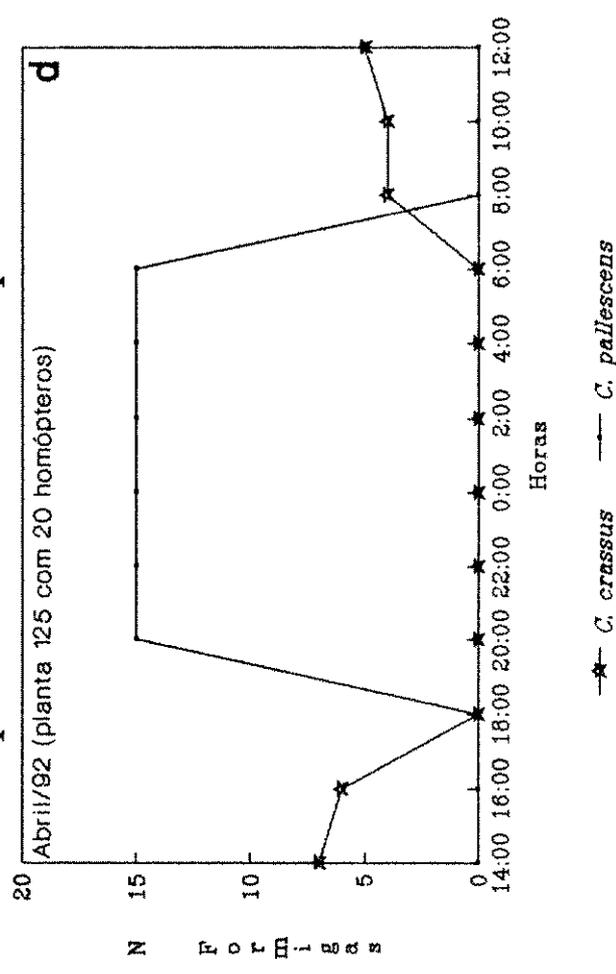
C. crassus X *C. abdominalis*



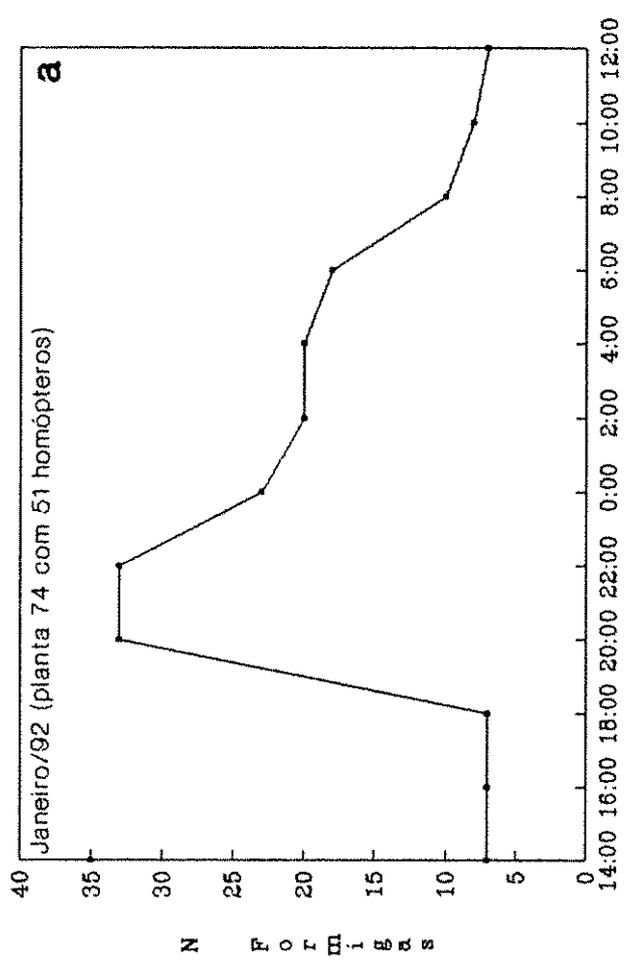
Camponotus aff. *blandus* X *C. renggeri*



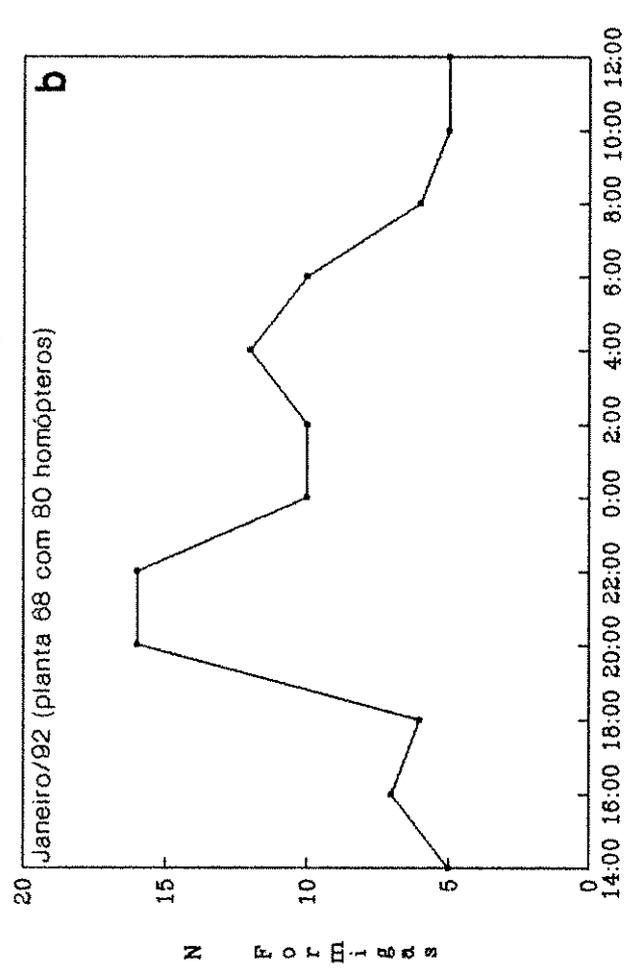
Camponotus crassus X *C. pallelescens*



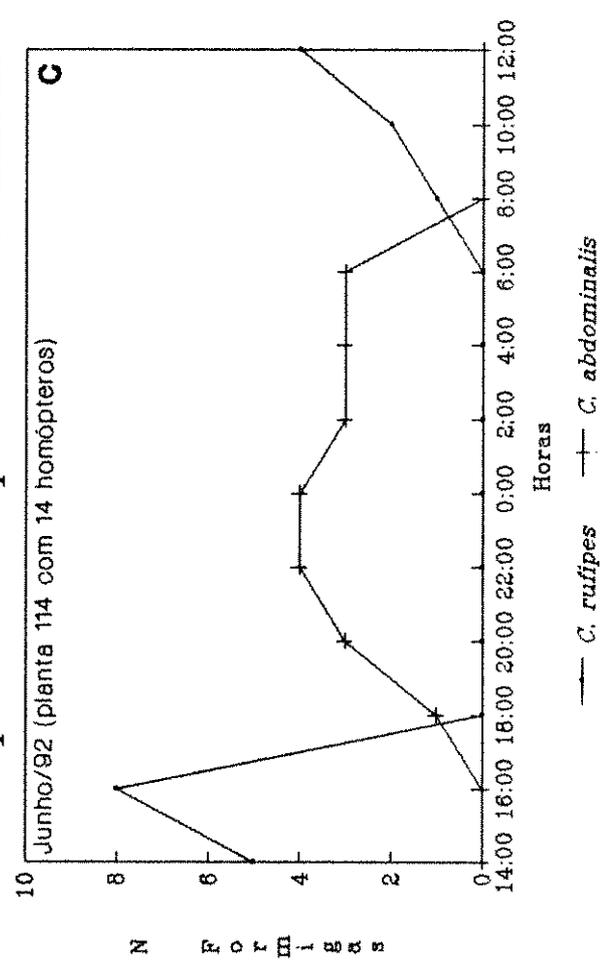
Ectatomma edentatum



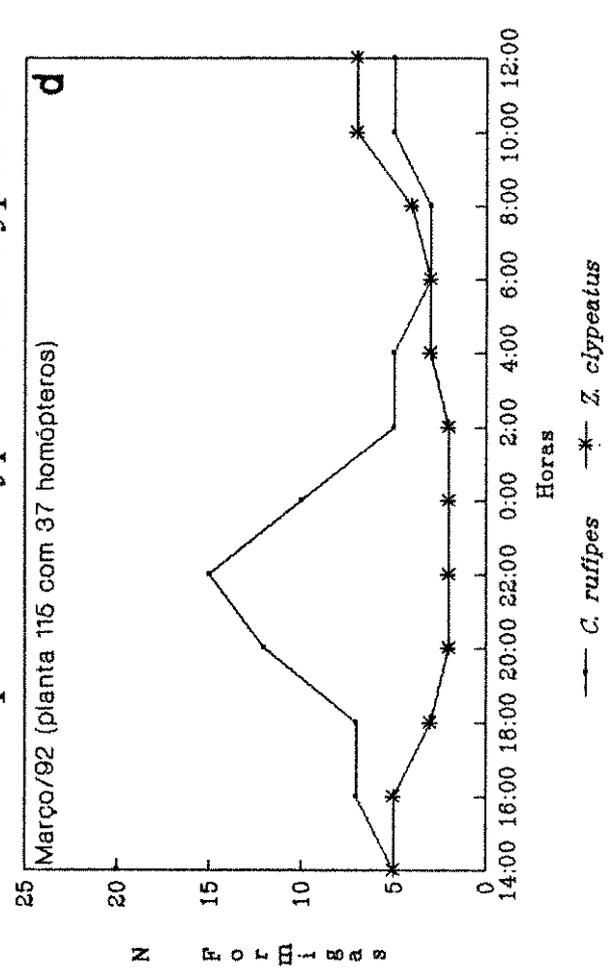
Camponotus rufipes



Camponotus rufipes X C. abdominalis



C. rufipes X Zacryptocerus clypeatus



DISCUSSÃO

Membracídeos são insetos que vivem em locais mais abertos e ensolarados (Havilland 1925, Funkhouser 1950, Ekkens 1972), o que poderia explicar a ocorrência quase que exclusiva de *G. xiphias* em plantas situadas na vegetação periférica do cerrado (veja também Lopes 1984). Entretanto, Risebrow & Dixon (1987) discutem que o valor nutritivo das plantas pode variar de acordo com a espécie da planta, estágio de crescimento e condições edáficas, podendo então uma planta ser mais atrativa do que outra para os fitófagos. Assim sendo, as plantas da Área Aberta podem ter sido preferidas por *G. xiphias* por terem uma qualidade nutricional superior às da Área Fechada, embora testes específicos sejam necessários para se comprovar esta hipótese.

O habitat pode influir nas relações entre formigas e plantas por meio de variações ecológicas que atuem na quantidade de recursos fornecidos para as formigas (Davidson & McKey 1993). Este pode ter sido outro fator importante na escolha das plantas hospedeiras por *G. xiphias*, pois a qualidade da planta hospedeira pode afetar também a qualidade e produção do honeydew, tornando os homópteros mais ou menos atrativos para as formigas (veja Auclair 1963, Bristow 1991, Cushman & Addicott 1991), o que reflete diretamente em uma maior ou menor proteção contra predadores e parasitas (veja Beattie 1985, Buckley 1987 a, b, Bristow 1991). Estes mesmos aspectos têm sido observados também para associações entre larvas de borboletas

(Lycaenidae e Riodinidae) e formigas (Baylis & Pierce 1991, Pierce et al. 1991).

Homópteros podem se utilizar de pistas visuais, táteis e químicas na seleção de plantas hospedeiras, ou de folhas nas plantas, ou ainda de locais de alimentação nas folhas (Buckley 1987 a, b e referências incluídas). As partes de uma mesma planta não são igualmente atrativas para sugadores de seiva, podendo haver por exemplo variações na concentração de nitrogênio solúvel na forma de aminoácidos livres (Risebrow & Dixon 1987). Larvas de borboletas Lycaenidae preferem se alimentar de flores, botões florais, vagens e regiões de crescimento vegetativo, onde a concentração de nitrogênio é maior (Mattson 1980, Pierce et al. 1991). Assim sendo, a presença de *G. xiphias* nos meristemas apicais de *D. vinosum* na maior parte do ano, deslocando-se para as inflorescências e cachos de frutos após o início da floração, talvez se deva à maior qualidade nutricional da seiva nestas partes da planta, onde os tecidos são mais tenros e mais fáceis de perfurar. Wood (1984) observou que a preferência de membracídeos por estas partes das plantas é comum.

Nectários extraflorais são mais comumente encontrados nas partes vegetativas das plantas (Oliveira & Leitão-Filho 1987, Koptur 1992). Entretanto, a maior parte das demonstrações de defesa proporcionada pelas formigas contra a ação de herbívoros envolve nectários associados a flores e frutos, por representar uma relação mais direta com a aptidão medida através da produção de sementes (Keeler 1989). A presença de *G. xiphias* nas

regiões de crescimento e reprodução de *D. vinosum* pode ser vantajosa também para a planta, como discutido por Dansa & Rocha (1992). Semelhante às relações entre formigas e nectários extraflorais, formigas atendendo a homópteros também podem defender a planta hospedeira contra a ação de herbívoros (Messina 1981, Buckley 1987 a, b). Um fator que pode ressaltar esta possibilidade na associação entre *G. xiphias*, *D. vinosum* e formigas é o número médio de indivíduos do homóptero em cada planta (19 ± 24). Enquanto que para afídeos o número de indivíduos em uma só inflorescência pode variar de 400 a 10.000, a densidade de membracídeos é bem menor, geralmente menos de 400 indivíduos por planta, o que reflete em um dano menor causado às plantas hospedeiras e um melhor balanço na relação custo/benefício (Cushman & Whitham 1989, Cushman & Addicott 1991). Messina (1981), demonstrou que o membracídeo *Publilia concava* em *Solidago altissima* atrai as formigas *Formica fusca* e *F. rubicunda*, as quais defendem a planta contra besouros herbívoros. Embora trabalhos como os de Nickerson et al. (1977) e Messina (1981) demonstrem que a interação membracídeo-planta-formiga possa ser vantajosa para a planta, em alguns contextos as plantas podem perder em termos de crescimento e produção de sementes (Buckley 1983).

A arquitetura das plantas (caracterizada pela forma e disposição de galhos, folhas, flores e etc) pode interferir no número e na diversidade de herbívoros associados a elas (Lawton 1983). Apesar do maior número de indivíduos de *G. xiphias* em *D. vinosum* ter sido encontrado em um período de menor diversidade

na arquitetura das plantas (dezembro a janeiro), na época de floração (principalmente entre maio e julho), os membracídeos praticamente só foram encontrados em plantas com inflorescências, de arquitetura mais complexa. Investigando a riqueza e composição da fauna de formigas que se alimentam nos nectários extraflorais de *Costus* (Zingiberaceae) no Panamá, Schemske (1982) descobriu que a riqueza de espécies não variava em função da distribuição das plantas, volume, duração do fluxo ou composição do néctar. O número de espécies estava correlacionado positivamente com o tamanho das inflorescências (Schemske 1982).

O clima parece ter exercido uma ação mais direta sobre a população de *G. xiphias* na área de estudo. As fortes chuvas do mês de fevereiro, e entre o final de setembro e início de outubro, marcando respectivamente o pico do verão e o final do período seco na região, podem ter sido as principais responsáveis pela queda do número populacional dos homópteros nestes períodos, pois derrubavam ninfas das plantas que acabavam morrendo. Como a exsudação dos homópteros é um recurso muito similar em valor nutricional ao néctar floral e extrafloral (Carrol & Janzen 1973, Bentley & Elias 1983, Buckley 1987 a, b), nestes períodos chuvosos as formigas podem se manter na mesma área utilizando estes recursos alternativos até que novos agrupamentos dos membracídeos se estabeleçam (veja Rico-Gray 1993).

O cerrado é rico em espécies de formigas que se utilizam de substâncias açucaradas para complementar sua dieta, como

néctar extrafloral, por exemplo (Morais 1980, Oliveira & Brandão 1991, Oliveira et al. 1994). A diversidade de formigas associadas a *G. xiphias* parece refletir a diversidade das formigas neste habitat. O acompanhamento da relação *G. xiphias*-*D. vinosum* ao longo de um ano e em diferentes períodos do dia, foi o principal fator que permitiu registrar um número maior de espécies de formigas associadas ao membracídeo (21 espécies) do que o observado por outros autores (cinco espécies, Lopes 1984; seis espécies, Dansa & Rocha 1992). Nenhuma das espécies de homópteros estudadas na vegetação de cerrado (Lopes 1984), ou das 126 espécies de membracídeo investigadas por Wood (1984) na América Central, apresentam uma diversidade taxonômica de formigas associadas tão grande quanto a registrada para *G. xiphias* neste trabalho. A atividade de forrageamento das formigas é muito influenciada por condições ambientais físicas (luz, temperatura e umidade), sendo que algumas espécies forrageiam durante o dia e outras à noite, e esta preferência pode mudar também ao longo do ano (Buckley 1982, Hölldobler & Wilson 1990 e referências incluídas).

O hábito de atender afídeos é muito generalizado entre formigas, sendo mais desenvolvido em Dolichoderinae e Formicinae (Sudd 1987 a, b). O predomínio observado dos Formicinae, em especial do gênero *Camponotus* no atendimento a *G. xiphias*, parece ser resultado da maior abundância destas formigas na vegetação de cerrado e da maior amplitude de itens alimentares que estas espécies podem consumir (Morais 1980, Hölldobler & Wilson 1990). A intensidade do forrageamento das formigas está

obviamente relacionada com a distância do recurso em relação ao ninho (exemplos em Whittaker 1991). Dansa & Rocha (1992) mostraram que os ninhos de *C. rufipes* situam-se próximos de plantas que hospedam *G. xiphias*, embora não demonstrem se isto é ou não apenas reflexo da abundância da formiga e do homóptero na região.

Formigas do gênero *Camponotus* usualmente superam em número de indivíduos os outros gêneros de formigas em nectários de plantas de climas tropicais e temperados (Oliveira & Brandão 1991 e referências incluídas). Mas o predomínio do gênero *Camponotus* pode também ser resultado da superioridade competitiva destas formigas. Muitas formigas arborícolas, como as *Camponotus* do Novo Mundo, são forrageadoras generalistas de plantas, exsudações de homópteros e de cadáveres, podendo competir intensamente por estes recursos (Davidson & McKey 1993, Rico-Gray 1993). Addicott (1979) e Bristow (1984) demonstram que diferentes espécies de formigas apresentam variação na qualidade dos benefícios que podem oferecer aos homópteros. Também em função disto homópteros podem competir intra e interespecificamente pelos serviços das formigas (Addicott 1978, Cushman & Addicott 1979). Dejean & Turillazzi (1992) apresentam um caso interessante onde operárias de *Myrmicaria* (Myrmicinae) e vespas competem pelo exsudato de coccídeos. A utilização exclusiva de agrupamentos de *G. xiphias* por uma única espécie de formiga, em uma mesma planta, pode também ser resultado da competição e defesa deste recurso pelas formigas. Diferentes espécies de formigas que utilizam nectários extraflorais em um

mesmo arbusto de *Urena lobata* (Malvaceae), podem competir pelo uso deste recurso estabelecendo hierarquias de dominância entre elas (Del-Claro et al. 1994).

A maior abundância de formigas no cuidado a *G. xiphias* durante a noite se deu principalmente em função da biologia e horário de pico de atividade (22:00hs) das cinco espécies mais comumente encontradas no atendimento a estes membracídeos (*C. rufipes*, *E. edentatum*, *C. renggeri*, *C. abdominalis* e *C. pallescens* respectivamente, veja também Dansa & Rocha 1992). O exsudato dos homópteros pode ser uma das fontes energéticas mais importantes na dieta das formigas (Carrol & Janzen 1973, Beattie 1985, Buckley 1987 a, b, Rico-Gray 1993). Isto parece ser especialmente verdadeiro para *G. xiphias*, visto que estes homópteros estavam sempre sendo atendidos por alguma espécie de formiga. Outro fator que ressalta a importância nutricional das exsudações dos membracídeos é o fato deste recurso ser utilizado durante o dia por espécies preferencialmente noturnas, como *C. rufipes* e *E. edentatum*. O exsudato de *G. xiphias* pode ser utilizado pelas formigas também como pista para encontrar estes membracídeos (Del-Claro & Oliveira 1993, Kiss 1981).

A substituição entre espécies diurnas e noturnas, não envolvendo interações agonísticas, sugere que esta possa ser uma estratégia para reduzir a competição na utilização do recurso (Davidson & MacKey 1993). A segregação temporal entre as espécies de formigas que se utilizam de um recurso rapidamente renovável (como néctar extrafloral ou exsudação de homópteros), provavelmente reduz as interações agressivas entre

as espécies competidoras e permite sua coexistência (Oliveira 1988, Oliveira & Brandão 1991). A alternância entre as espécies noturnas *C. rufipes* e *C. abdominalis* (figura 9c), é provavelmente resultado de uma superioridade competitiva de *C. abdominalis*. O fato da maior frequência de casos de alternância dia-noite em uma mesma planta com membracídeos envolver *C. crassus* e *C. renggeri*, é possivelmente resultado da maior abundância destas espécies na área de estudo (veja Morais 1980).

Os resultados aqui apresentados mostram que nos neotrópicos a composição das espécies de formigas que visitam nectários extraflorais, homópteros ou lagartas de borboletas pode mudar em um período de 24hs (DeVries 1991, Oliveira & Brandão 1991, Dansa & Rocha 1992). O efeito aditivo resultante da ação de diferentes espécies de formigas atendendo a *G. xiphias* em diferentes horários, pode estar garantindo uma maior proteção a este homóptero (veja capítulo 2).

CAPITULO 2

" A INTERAÇÃO ENTRE FORMIGAS E *Guayaquila xiphias* (HOMOPTERA: MEMBRACIDAE) NO CERRADO: PROTEÇÃO E VARIAÇÃO TEMPORAL NOS BENEFÍCIOS FORNECIDOS AOS HOMÓPTEROS. "

INTRODUÇÃO

O estudo das relações mutualísticas entre homópteros e formigas desenvolveu-se muito a partir da década de sessenta (e.g. Way 1954, 1963, Addicott 1985, Beattie 1985, Buckley 1987 a, b, Keeler 1989, Hölldobler & Wilson 1990). No entanto, nossa compreensão sobre estas relações é ainda limitada, sendo que os fatores que predispõe algumas espécies de homópteros a se associarem a formigas (enquanto outras espécies não o fazem) são quase desconhecidos (veja Bristow 1991). Nestas relações, os homópteros geralmente se beneficiam por ganharem proteção contra predadores e parasitóides (e.g. Cushman & Whitham 1989, Buckley 1990), enquanto que as formigas encontram no exsudato açucarado dos homópteros um recurso energeticamente rico e ao mesmo tempo estacionário e renovável (Carrol & Janzen 1973). Gotas de exsudato que caem no substrato podem também servir como pistas para que as formigas encontrem mais facilmente os homópteros (Kiss 1981, Del-Claro & Oliveira 1993, veja também o

capítulo 3). Além da proteção contra inimigos naturais, as formigas podem fornecer outros tipos de serviços aos homópteros, como a remoção de exsudato que pode se acumular sobre os agrupamentos destes animais favorecendo o desenvolvimento de fungos (Way 1954, Majer 1982).

Outro aspecto importante nestas relações é que, apesar dos homópteros aumentarem significativamente sua aptidão quando atendidos por formigas (e.g. Bristow 1983, Buckley 1990), podendo haver competição intra e interespecífica pelos serviços destas (Addicott 1978, Cushman & Addicott 1989), este mutualismo é facultativo, pois tanto os homópteros quanto as formigas podem viver independentemente (veja Hill & Blackmore 1990, Buckley 1982, Holldobler & Wilson 1990). Addicott (1978) sugere que a preferência das formigas por uma ou outra espécie de afídeo seja resultado de diferenças entre parâmetros como a qualidade do exsudato, sua taxa de produção, o tamanho da colônia de afídeos e sua atividade sazonal, bem como a distância dos homópteros em relação ao ninho da formiga associada. Cabe ressaltar que a planta hospedeira pode ter uma influência direta na qualidade do exsudato dos fitófagos, o que reflete diretamente na atração das formigas e conseqüentemente na maior ou menor proteção contra predadores e parasitas (Beattie 1985, Buckley 1987 a, b, Bristow 1991, Cushman 1991, Cushman & Addicott 1991, Pierce et al. 1991).

Os benefícios resultantes das associações entre homópteros e formigas também podem variar ao longo do tempo. Nas relações entre membracídeos e formigas, há períodos em que os homópteros

se beneficiam da associação, enquanto que em outros isto pode não ocorrer (Cushman & Addicott 1989, Cushman & Whitham 1991). Investigando o impacto da formiga *Formica altipetens*, sobre a dinâmica de populações do membracídeo *Publilia modesta*, Cushman & Whitham (1989) demonstraram que este mutualismo pode ser condicional. Dependendo da qualidade dos serviços oferecidos pelas diferentes espécies de formigas, e de mudanças físicas e biológicas do meio, pode haver variação anual na proteção dada pelas formigas aos homópteros (veja também Cushman & Addicott 1991). No entanto a literatura carece de mais dados a este respeito para que conclusões gerais mais seguras possam ser elaboradas.

No presente estudo foi investigada a relação entre o membracídeo tropical *Guayaquila xiphias* Fabr. e as formigas associadas. Este inseto utiliza quase que exclusivamente *Didymopanax vinosum* March como planta hospedeira, uma Araliaceae comum da vegetação de cerrado (Lopes 1984 e capítulo 1). *G. xiphias* pode infestar as plantas durante todos os meses do ano, sendo mais abundante entre Janeiro e Maio. Foram registradas 21 espécies de formigas associadas a este membracídeo na área de estudo (capítulo 1). Através de dois anos de testes com manipulação experimental no campo, procurou-se responder principalmente se formigas efetivamente protegem *G. xiphias* contra seus predadores e parasitóides e se há variação temporal nos benefícios conferidos a estes homópteros pelas formigas.

MÉTODOS

Os dados de campo foram coletados em vegetação de cerrado (veja a descrição da área de estudo no capítulo 1). No mês de março de 1992 e 1993 foram selecionados, em cada ano, 22 pares do arbusto *D. vinosum*. As plantas de cada par tinham aproximadamente a mesma altura (1-2m), número de folhas e fenologia. Cada planta de um mesmo par possuía agrupamentos do membracídeo *G. xiphias* atendidos por formigas, sendo o número de homópteros (adultos e ninfas) e oviposições semelhantes. Após selecionados os pares de plantas, eram anotados a espécie de formiga associada, o número de homópteros e oviposições presentes em cada planta. Com o auxílio de uma moeda, as plantas de cada par foram sorteadas em tratamento e controle. As plantas controle foram mantidas em seu estado natural e em ambos os anos a composição das espécies de formigas associadas aos membracídeos foi semelhante. Das 22 plantas controle de 1992, em 13 plantas as formigas associadas pertenciam ao gênero *Camponotus* (seis plantas com *C. rufipes*, cinco com *C. crassus*, duas com *C. sp.*) e nas outras nove a espécie *Ectatomma edentatum*. Em 1993, em 13 plantas as formigas associadas também pertenciam ao gênero *Camponotus* (seis plantas com *C. rufipes*, quatro com *C. blandus*, três com *C. crassus*) e nas outras nove ao gênero *Ectatomma* (oito plantas com *E. edentatum*, uma com *E. planidens*).

As plantas tratamento receberam na sua base, a 25 cm do solo, aplicação de uma resina atóxica e inócua às plantas (Tanglefoot[®], Grands Rapids, Michigan, USA) em uma faixa de 5cm de largura ao redor do caule. Ramos de outras plantas, folhas e galhos secos, que pudessem permitir o acesso de formigas às plantas tratamento foram removidos, assim como as formigas presentes nas plantas no momento da aplicação da resina.

A partir deste dia, denominado "dia 1", de dois em dois dias, até o "dia 16", as plantas de cada par experimental foram monitoradas, sempre no intervalo das 08:00hs às 16:00hs. Cada planta foi observada uma única vez ao dia, mas, no nono dia do experimento, foi feito um intervalo de três dias até a observação seguinte (dia 12). No monitoramento e observação de cada planta anotou-se o número de ninfas, adultos e oviposições dos homópteros, assim como o número e a espécie de predadores e parasitóides presentes. Para estes inimigos naturais dos membracídeos, anotou-se também a sua posição na planta e o comportamento no momento da observação. No primeiro dia do experimento os dados de predadores e parasitóides foram tomados no final da tarde em que os pares de plantas foram estabelecidos (6hs após). Em plantas que não pertenciam aos pares experimentais foram coletados exemplares destes insetos para posterior identificação.

Para se obter dados complementares sobre a possível proteção das formigas aos homópteros, principalmente com relação a predadores artrópodos, foram feitos testes de remoção de iscas vivas pelas formigas ao longo do ano (de março de 1992 a

março de 1993). Para estes testes foram usadas plantas de *D. vinosum* que não pertenciam aos pares experimentais previamente estabelecidos. Em cada teste, um operário do cupim *Armitermes euamignathus* Silvestri foi colado (pelo dorso do tórax, ficando com as pernas para cima) no ápice do meristema apical, ou na base adaxial de uma folha de *D. vinosum* com a associação entre *G. xiphias* e formigas (n = 103 cupins colados no meristema apical e 99 nas folhas, plantas tratamento). O mesmo procedimento foi seguido para as plantas sem a associação (n = 43 cupins colados no meristema apical e 43 nas folhas, plantas controle). Para a colagem dos cupins foi utilizada cola branca atóxica (PVAc - 3 M do Brasil Ltda), sem efeito de atração ou repulsão sobre as formigas. A folha escolhida em cada planta para a colagem do cupim era sempre a primeira que estivesse a 7cm abaixo do meristema apical. Cada teste durou 20 minutos, sendo que a predação dos cupins pelas formigas foi verificada de cinco em cinco minutos. Nas plantas tratamento foi sempre registrada a espécie de formiga associada aos homópteros. Cabe destacar que uma mesma planta só foi utilizada por duas vezes, e não foi feito mais de um teste no mesmo dia, ou seja, ou o cupim era colado na folha ou no meristema. A mesma planta só foi utilizada para o segundo teste após pelo menos uma semana de intervalo.

RESULTADOS

Formigas efetivamente protegem ninfas e adultos de *G. xiphias* de seus inimigos naturais e esta proteção pode se manter ao longo do tempo (figuras 1 e 2). Os resultados dos experimentos de 1992 e 1993 (figura 1), mostraram que houve redução significativa na densidade dos homópteros nas plantas sem formigas quando comparadas com as plantas onde a relação foi mantida. Também a densidade de membracídeos nas plantas com formigas não variou significativamente entre o primeiro e último dia do experimento em ambos os anos ($p > 0.05$, Teste U de Mann-Whitney), mas houve redução significativa nas plantas sem formigas ($p < 0.001$, Teste U de Mann-Whitney). Em 1992, a redução no número de homópteros se manifestou após o décimo segundo dia do experimento, enquanto que em 1993 a diferença entre plantas controle e tratamento apareceu no quinto dia do experimento, o que sugere que possa haver variação entre um ano e outro no benefício conferido pelas formigas a *G. xiphias*.

Para três espécies de formigas foi possível analisar isoladamente sua ação sobre a densidade dos homópteros associados. Embora plantas com *G. xiphias* associados a *C. crassus* não tenham sido numerosas na amostra de 1993 ($n = 3$), o que impede uma comparação entre anos para esta espécie, a soma das observações mostrou que esta formiga é ineficiente na proteção aos membracídeos. A densidade dos homópteros nas

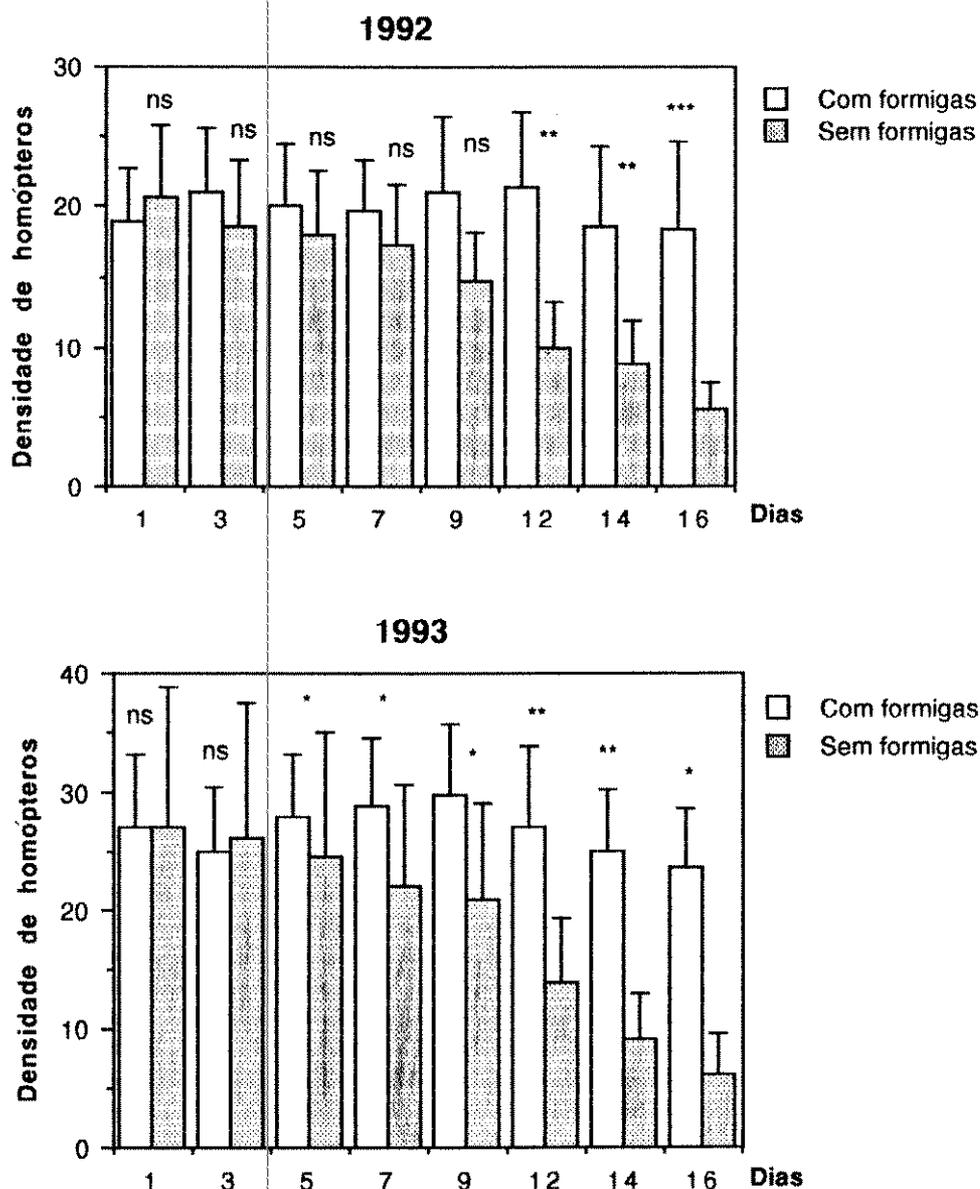


Figura 1 - Variação temporal na densidade de *Guayaquila xiphias* em plantas de *Didymopanax vinosum*, com e sem formigas associadas, em experimentos feitos no campo em 1992 e 1993. A densidade dos homópteros está representada pela média dos 22 pares de plantas utilizados + 1 EP. Os símbolos, "ns" (não significativo), "*" ($p < 0.05$), "**" ($p < 0.01$) e "***" ($p < 0.005$) indicam o nível de significância do teste "U" (Mann-Whitney).

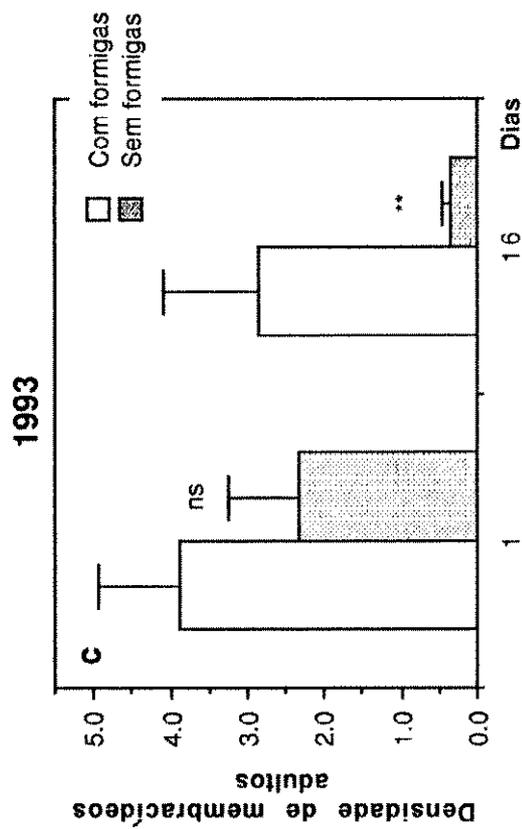
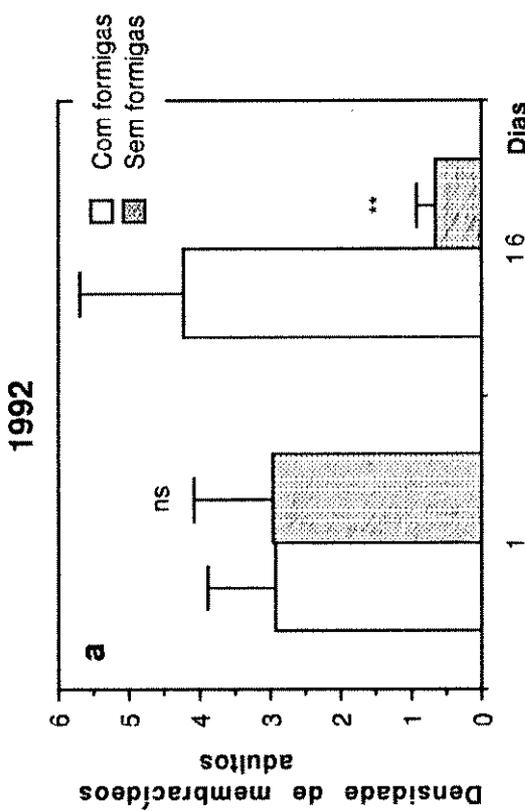
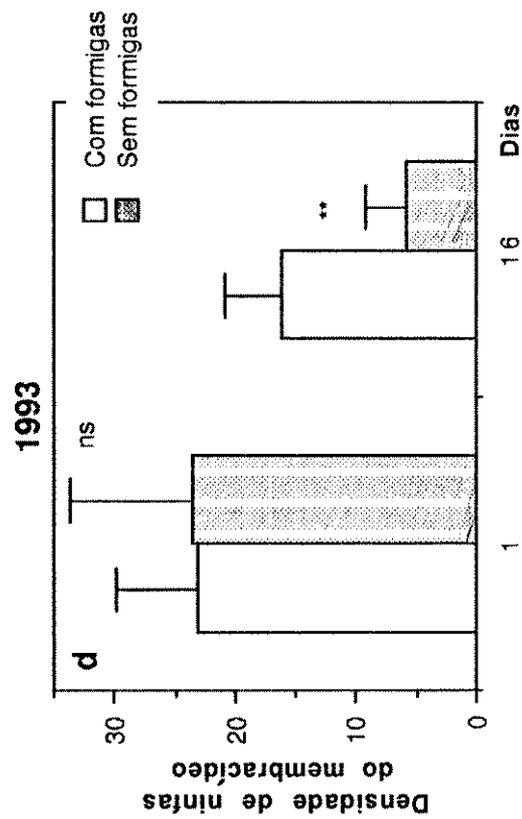
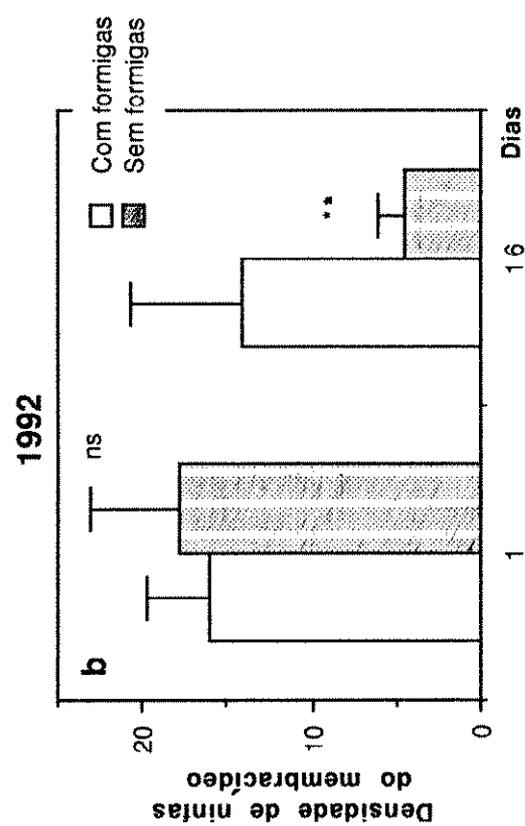


Tabela 1. Variação na densidade de *Guayaquila xiphias* atendido por formigas em plantas de *Didymopanax vinosum* na Fazenda Campininha. Os dados representam a média do número de indivíduos observados + 1 DP.

Espécies	Dia	1992	1993	Total
<i>Camponotus crassus</i>	1	-----	-----	14.50 + 14.04
	16	-----	-----	1.13 + 2.79 (***) n = 8
<i>Camponotus rufipes</i>	1	8.67 + 9.35	5.33 + 6.08	7.00 + 7.72
	16	11.50 + 11.07 (ns) n = 6	25.17 + 28.32 (**) n = 6	18.33 + 21.71 (ns) n = 12
<i>Ectatomma edentatum</i>	1	16.11 + 11.62	36.63 + 37.70	25.76 + 28.30
	16	16.22 + 15.02 (ns) n = 9	18.50 + 22.20 (ns) n = 8	17.29 + 18.16 (ns) n = 17

Os símbolos: "ns" (não significativo), "*" ($p < 0.05$), "***" ($p < 0.005$), "****" ($p < 0.001$), indicam o nível de significância para o teste "U" de Mann-Whitney, comparando a média de indivíduos nos dias 1 e 16. O "n" indica o número de plantas acompanhadas com a interação para cada espécie de formiga.

associações com *C. crassus* se reduziu a zero em seis dos oito grupos marcados (tabela 1). *G. xiphias* associados a *E. edentatum* e *C. rufipes* (prancha 1 a e c), não apresentaram variação significativa em sua densidade quando a soma dos dados de 1992 e 1993 foi analisada (tabela 1). Para *E. edentatum*, embora tenha havido uma diminuição no número de homópteros nas plantas em 1993, também não foi constatada diferença significativa na densidade dos membracídeos entre os anos de estudo, quando analisados separadamente (tabela 1). Nas associações com *C. rufipes* houve aumento na densidade dos membracídeos nas plantas em ambos os anos, embora este aumento só tenha sido significativo em 1993 (tabela 1). Cabe ressaltar que *E. edentatum* e *C. rufipes* são espécies que atendem *G. xiphias* continuamente, durante todo o dia e à noite. *C. crassus* é uma espécie exclusivamente diurna sendo, nos casos estudados, substituída à noite por *C. renggeri* (veja o capítulo 1 para a discussão destes aspectos).

Em ambos os anos os inimigos naturais do homóptero foram mais abundantes nas plantas sem formigas (figura 3), sendo provavelmente os maiores responsáveis pela redução no número de indivíduos do membracídeo nestas plantas.

Aranhas, principalmente da família Salticidae (89,9% das aranhas observadas, n = 107, prancha 1e), larvas de *Ocyptamus phaeoptera* (Diptera: Syrphidae, prancha 1f) e o microhimenóptero parasita de ovos *Gonatocerus* sp. (Hymenoptera: Mymaridae, prancha 1g) foram identificados como os principais inimigos naturais de *G. xiphias* em *D. vinosum* na área de estudo. Quase todos os eventos

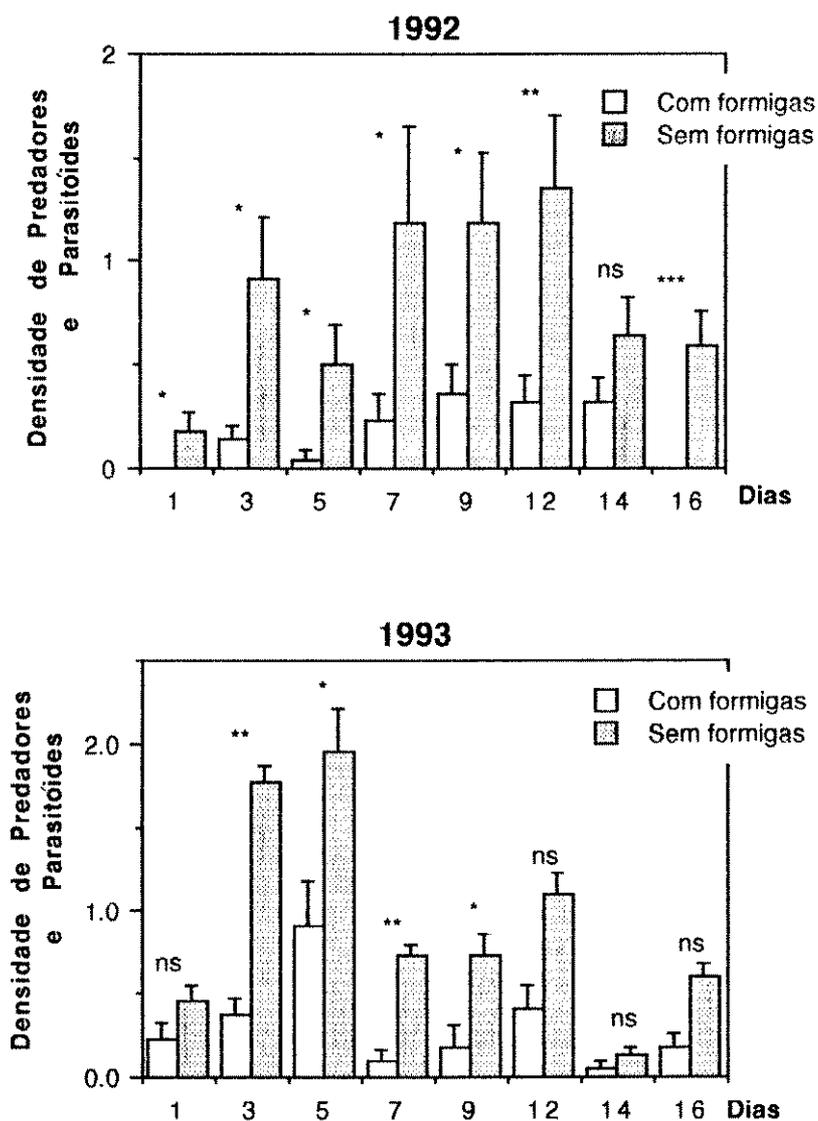


Figura 3 - Variação temporal na densidade de predadores (aranhas e larvas de Syrphidae) e parasitóides (microhimenópteros), observados em plantas de *Didymopanax vinosum* com grupos de *Guayaquilla xiphias* com e sem formigas associadas. Experimentos feitos no campo em 1992 e 1993. A densidade dos homópteros está representada pela média dos 22 pares de plantas utilizados + 1 EP. Os símbolos, "ns" (não significativo), "*" ($p < 0.05$), "**" ($p < 0.01$) e "***" ($p < 0.001$), indicam a significância do teste "U" (Mann-Whitney).

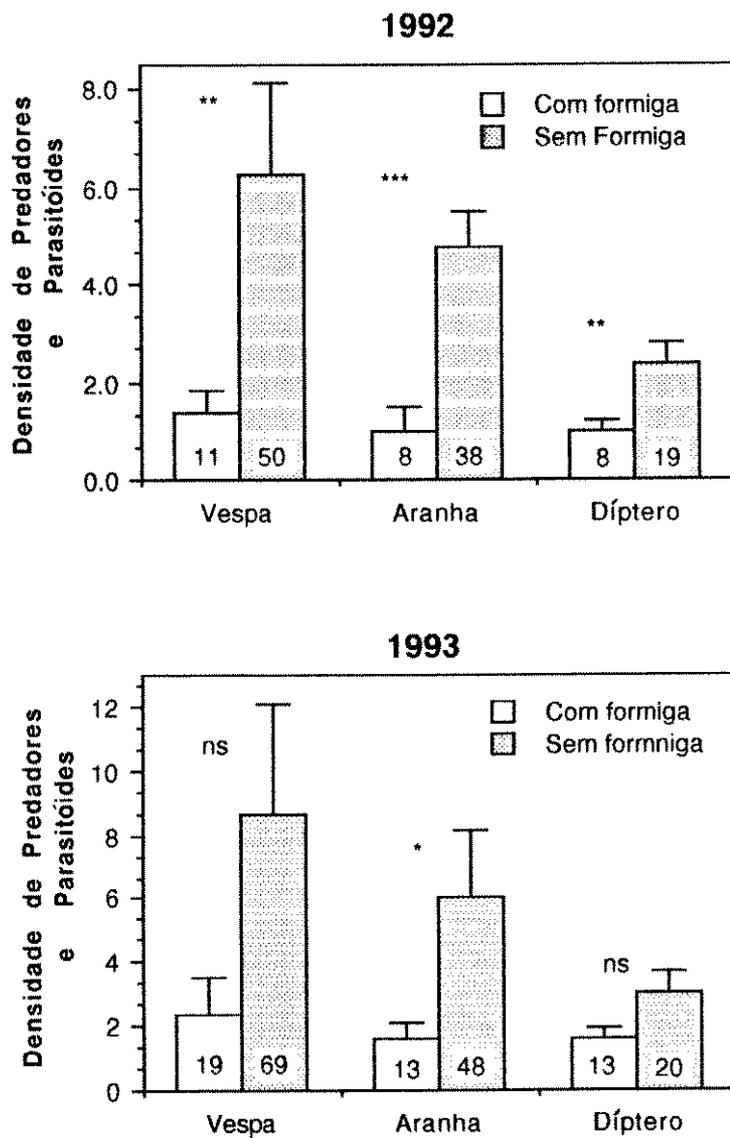


Figura 4 - Número médio de predadores (aranhas Salticidae e larvas do díptero *Ocyptamus phaeoptera*) e parasitóides (vespas do gênero *Gonatocerus*), observados em plantas de *Didymopanax vinosum* com e sem formigas associadas a *Guayaquila xiphias*. Resultados de experimentos feitos no campo em 1992 e 1993. A densidade dos homópteros está representada pela média dos 22 pares de plantas utilizados + 1 EP. Os números no interior das barras indicam o total de indivíduos observados. Os símbolos, "ns" (não significativo), "*" ($p < 0.05$), "**" ($p < 0.01$) e "***" ($p < 0.001$) indicam o nível de significância do teste "U" (Mann-Whitney).

de predação de *G. xiphias* observados diretamente no campo (n = 29) envolveram Salticídeos (n = 9) ou larvas do Syrphidae (n = 18). Somente em duas ocasiões foram observados outros predadores se alimentando de ninfas do membracídeo, um louva-a-deus (*Stagmatoptera* sp., Mantidae) e um hemíptero (*Apiomerus* sp., Reduvidae). Não houve predomínio de nenhuma espécie de aranha. Foram registradas 15 morfo-espécies de Salticidae, sendo que na maioria das vezes (em oito das nove observações) a predação ocorreu sobre ninfas do membracídeo. Os Salticídeos foram observados tanto à noite (n = 58) quanto durante o dia (n = 49) nas plantas, entretanto sete das nove predações observadas ocorreram durante o dia. Tanto em 1992, quanto em 1993, os salticídeos foram significativamente mais abundantes em plantas sem formigas do que em plantas com formigas, demonstrando a efetividade da proteção das formigas aos homópteros quanto a este tipo de predador (figura 4).

As larvas do sirfídeo predaram tanto ninfas, quanto adultos do membracídeo. Geralmente estas larvas aproximam-se por baixo do corpo da presa, mas quando seu tamanho é maior que o da vítima aproximam-se lateralmente. A larva de *O. phaeoptera* insere seu aparelho bucal na base das peças bucais do membracídeo, por onde o suga, até que reste apenas o exoesqueleto. Os homópteros permaneceram imóveis durante a aproximação e ataque da larva (n = 4 observações). Por duas vezes foram observadas larvas se alimentando de oviposições de *G. xiphias* em plantas onde não haviam mais membracídeos. Estas larvas têm atividade diurna, sendo que à noite ficam imóveis na

face inferior de folhas apicais onde também empupam. Não foram observadas agressões ou predação de nenhuma espécie de formiga às larvas ou ovos de *O. phaeoptera*. No entanto, quando tentam ovipor, os adultos podem ser atacados pelas formigas (n = 5 observações, três ataques por *Ectatomma edentatum* e dois ataques por *Camponotus rufipes*). Em 1992, as plantas controle apresentaram uma incidência menor de larvas do sirfídeo do que as plantas tratamento (figura 4), embora em 1993 esta diferença não tenha sido significativa.

O microhimenóptero *Gonatocerus* sp. foi a única espécie de parasitóide identificada durante o estudo como inimiga natural de *G. xiphias*, atacando os ovos do homóptero (prancha 1g). Na ausência das formigas, as fêmeas adultas do membracídeo permanecem sobre as oviposições e tentam, com movimentos do corpo, impedir que a vespa parasite as oviposições. O membracídeo cobre com seu corpo a parte da massa de ovos para a qual a vespa está direcionando seu ataque naquele instante. Geralmente nestas ocasiões o homóptero flexiona e distende a perna do terceiro par do lado do corpo em que a vespa tenta se aproximar, em um movimento que lembra um chute, sempre direcionado para a vespa. Na presença das formigas, os homópteros permanecem imóveis sobre as oviposições durante as investidas dos microhimenópteros, que só ocorrem quando as formigas se afastam. Geralmente estas vespas não conseguem se aproximar das oviposições em plantas com formigas, permanecendo a maior parte do tempo em ramos laterais, onde não há homópteros ou oviposições, e onde o transito de formigas é

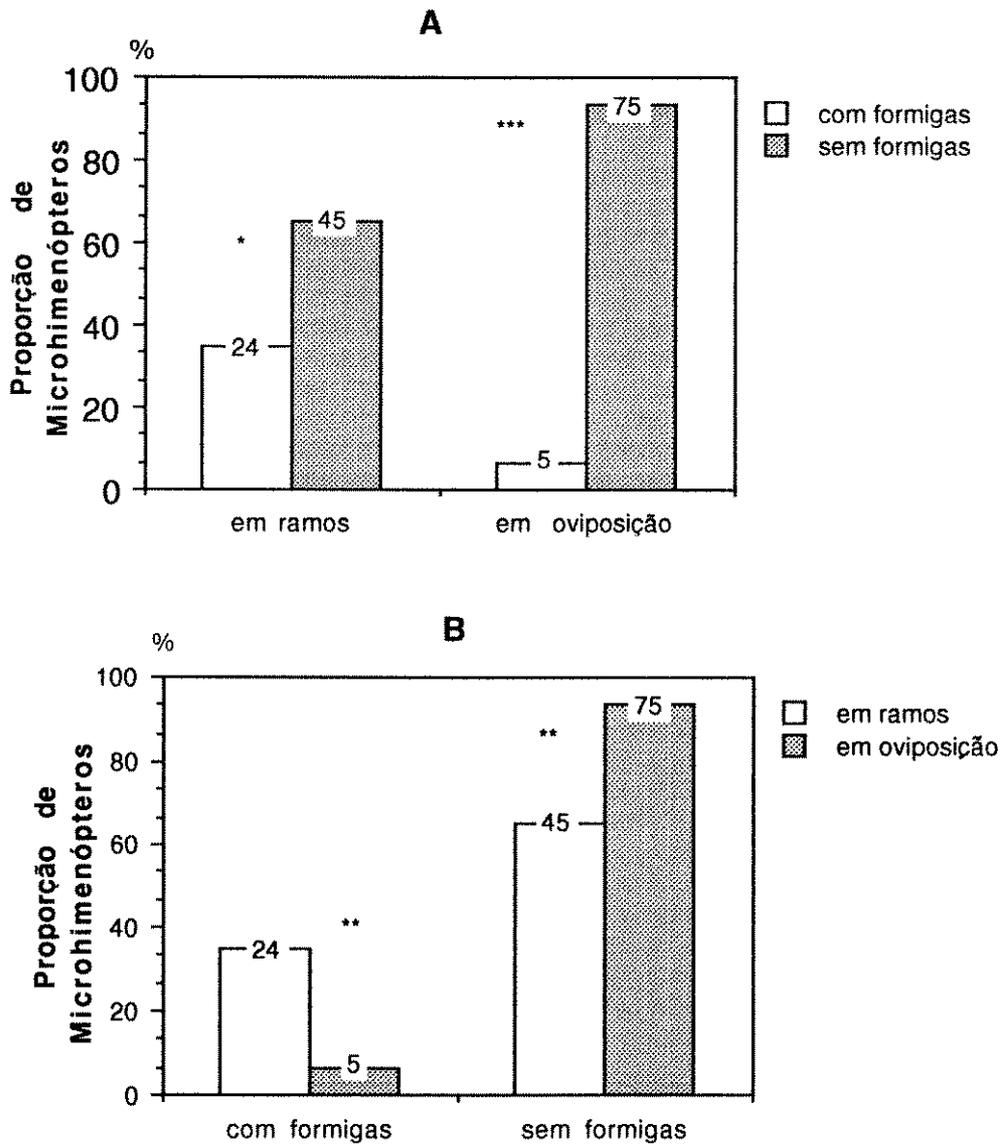


Figura 5 - Localização dos microhimenópteros do gênero *Gonatocerus* (Mymaridae) em plantas de *Didymopanax vinosum*, com e sem formigas associadas a *Guayaquila xiphias*. (A) Comparação entre os grupos de plantas; (B) comparação dentro dos grupos. Os números no interior das barras indicam o somatório dos indivíduos observados nos pares de plantas utilizadas nos experimentos de campo de 1992 ($n = 22$) e 1993 ($n = 22$). Os símbolos, "*" ($p < 0.05$), "**" ($p < 0.01$) e "***" ($p < 0.001$), indicam o nível de significância do teste do qui-quadrado.

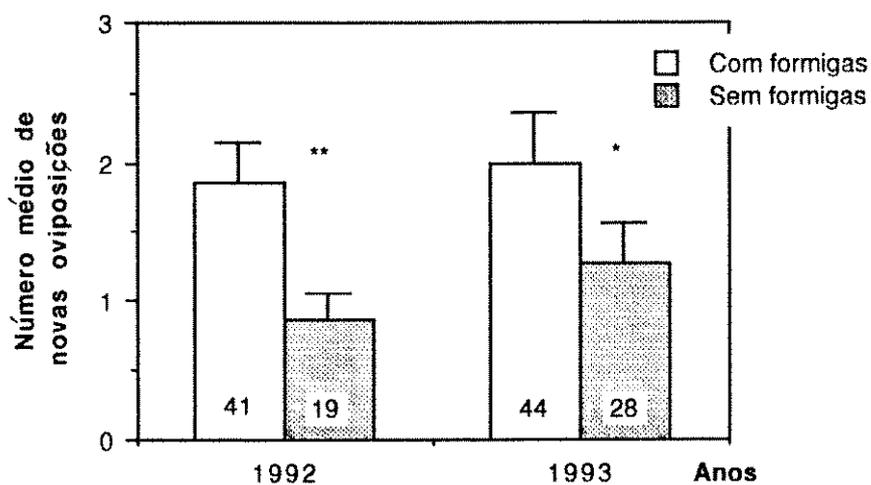


Figura 6 - Número médio (média \pm 1 EP) de novas oviposições de *Guayaquila xiphias* observadas durante os experimentos de campo de 1992 e 1993, em plantas com e sem formigas associadas (n = 22 pares de plantas). Os números no interior das barras indicam o total de novas oviposições observadas. Os símbolos, "*" (p < 0.05) e "**" (p < 0.01), indicam o nível de significância do teste "U" (Mann-Whitney).

menor (figura 5). Em 1992, o número de microhimenópteros nas plantas sem formigas foi maior do que nas plantas com formigas (figura 4), mas em 1993 esta diferença não foi significativa estatisticamente. Dos 80 eventos de parasitismo a oviposições (observados diretamente no campo), 75 destes ocorreram em plantas sem formigas (figura 5). Em quatro dos cinco eventos observados nas plantas com formigas, a espécie associada foi *C. crassus*.

Em ambos os anos houve um número significativamente maior de novas oviposições em plantas com formigas do que em plantas sem formigas (figura 6). Nas plantas com formigas, geralmente os homópteros abandonavam a oviposição antes ou quando surgiam as primeiras ninfas (n = 29 observações). Geralmente isto ocorria após o estabelecimento da associação com alguma espécie de formiga. As formigas passavam então a patrulhar a massa de ovos e a fêmea migrava para outras partes da planta, comumente acima do local anterior, onde produzia uma nova oviposição. Nas plantas sem formigas as fêmeas permaneciam sobre as oviposições, mesmo após o surgimento das ninfas (n = 11 observações). As novas oviposições nestas plantas ou eram resultado da chegada de uma outra fêmea na planta (n = 2 observações), ou da mesma fêmea que abandonava a oviposição velha após o nascimento das ninfas (n = 4 observações).

Os experimentos com cupins revelaram que a atração de formigas por *G. xiphias* tem um papel importante na remoção de artrópodes das plantas. Cupins colados no meristema apical de *D. vinosum* com *G. xiphias* foram predados em maior proporção que

cupins colados em plantas sem homópteros. Estes resultados evidenciam o potencial protetor das formigas contra predadores e parasitóides de *G. xiphias* (tabela 2). Entretanto, cabe ressaltar que as espécies de formigas como um todo foram ineficientes na remoção de cupins colados nas folhas das plantas. Uma análise individualizada dos dados das cinco espécies de formigas utilizadas no experimento (tabela 2), indicou que todas as espécies foram eficientes na remoção de cupins colados no meristema apical. Cabe salientar que, somente *C. crassus* (uma espécie ineficaz na proteção a *G. xiphias*, veja a tabela 1) predou significativamente mais cupins colados nas folhas de *D. vinosum* colonizadas pelos membracídeos (tabela 2).

Tabela 2. Resultados da remoção de cupins em plantas de *Diáymopanax vinosum* com *Guayaquila xiphias* associado a formigas. As plantas controle não possuíam a associação homóptero-formiga. Os resultados indicam o número de cupins predados (Pred.), ou não (Não-pred.), durante 20 minutos de observação. "N" representa o número de vezes que a espécie foi testada em cada grupo de experimentos.

Espécies de formigas	Meristema apical			Base da folha		
	Pred.	Não-pred.	%Pred.	Pred.	Não-pred.	%Pred.
<i>Camponotus crassus</i>	20	0 **	100.0	20	2 **	90.9
<i>Camponotus blandus</i>	18	2 **	90.0	11	5 ns	68.7
<i>Camponotus ruggeri</i>	10	0 **	100.0	5	15 *	25.0
<i>Camponotus rufipes</i>	27	3 **	90.0	12	10 ns	54.5
<i>Ectatomma edentatum</i>	19	4 **	82.6	10	9 ns	52.6
Todas as espécies	94	9 **	91.3	58	41 ns	58.5
Controle	5	38 **	11.6	1	42 **	2.3

Os símbolos ao lado dos não predados indicam o nível de significância (Teste do quadrado): ns - não significativo, * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$.

DISCUSSÃO

As associações com formigas têm um efeito positivo sobre a aptidão do membracídeo *G. xiphias*, garantindo uma maior sobrevivência a ninfas e adultos. Além disso, o cuidado a ninfas e oviposições, transferido por *G. xiphias* às formigas, demonstra que estas associações têm um papel importante também na reprodução dos homópteros. Nos experimentos de exclusão de formigas, a diminuição significativa do número de homópteros entre os dias 1 e 16 nas plantas tratamento pode ter sido tanto resultado da maior predação a ninfas e adultos, quanto de um maior parasitismo das oviposições. Nas plantas controle, onde a presença de parasitóides foi menor, os homópteros predados provavelmente foram sendo repostos por novos nascimentos, o que resultou em pouca variação na densidade populacional dos membracíceos.

Corroborando as observações de Buckley (1990), Buckley & Gullan (1991) e Cushman & Whitham (1989, 1991), a proteção contra predadores, especialmente aranhas Salticidae e microhimenópteros parasitóides, parece ser também o maior benefício fornecido pelas formigas a estes homópteros (veja Way 1963, Beattie 1985, Buckley 1987 a, b, Hölldobler & Wilson 1990, para outros exemplos). Estes benefícios puderam ser verificados tanto diretamente pelos experimentos de exclusão de formigas, quanto indiretamente através dos experimentos de remoção de cupins pelas formigas. Cabe lembrar, entretanto, que as formigas podem

também conferir outros tipos de benefícios aos homópteros. Estudando a relação entre o afídeo *Aphis varians* e a formiga, *Formica cinerea*, Brenton & Addicott (1992) observaram que a associação com formigas não reduziu o número de predadores nas plantas. Estes autores sugeriram então que a maior sobrevivência e melhor desenvolvimento das ninfas na presença das formigas, especialmente em populações pequenas, ocorreu devido à ação estimuladora que as formigas podem exercer sobre a taxa de alimentação dos afídeos. Embora estes aspectos não tenham sido investigados nas relações entre *G. xiphias* e formigas, eles também podem ser importantes para estas relações. Nas plantas com formigas, além da menor incidência de inimigos naturais, que podem perturbar ou interromper a alimentação dos membracídeos, a presença das formigas solicitando exsudação aos homópteros pode mantê-los se alimentando por mais tempo do que quando não associados a formigas. Estudando a relação entre o membracídeo *Publilia reticulata* e formigas, Bristow (1984) demonstrou haver aumento no tamanho e diminuição no tempo de desenvolvimento dos membracídeos quando atendidos por formigas, principalmente do gênero *Myrmica*. Leimar & Axén (1993) investigando o mutualismo entre a larva da borboleta *Polyommatus icarus* (Lycaenidae) e a formiga *Lasius flavus* demonstraram que com o aumento no nível de atendimento das formigas as larvas aumentavam a quantidade de secreção que produziam. No capítulo 3 será demonstrado que fontes alternativas de açúcar em *D. vinosum* são responsáveis por um aumento no número de formigas nas plantas, gerando uma

maior frequência de contato destas com os membracídeos, fazendo com que estes aumentassem significativamente sua produção de exsudato.

A menor incidência de ataque de larvas do sirfídeo predador, *O. phaeoptera*, em plantas com formigas, deveu-se principalmente ao comportamento das formigas de patrulhar o meristema apical das plantas (fato comprovado pelos experimentos de remoção de cupins). Nestes locais, onde os homópteros se localizavam com maior frequência e os adultos do díptero desovavam, a presença das formigas inibia o acesso destas moscas, além de afugentar outros insetos. Estudando a relação entre formigas e o pequi, *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae), uma planta com nectários extraflorais, Freitas (1994) relatou que fêmeas de um dos principais herbívoros da planta, *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae), evitavam ovipor em plantas muito visitadas por formigas. Em um experimento com colagem de formigas artificiais (de borracha preta) no pequi, este autor demonstrou que apenas a presença de estruturas com a forma das formigas foi suficiente para diminuir a oviposição de *E. bechina* nas plantas.

A eficiência das formigas para a proteção de *G. xiphias* foi também fundamental na defesa contra o ataque de parasitóides, já que 94% dos eventos de parasitismo a oviposições por *Gonatocerus* sp. ocorreram em plantas sem formigas (figura 5). No entanto, o fato das formigas não removerem das plantas ovos ou larvas de *O. phaeoptera*, sugere que possa haver algum tipo de defesa química nestas moscas que iniba agressões por parte das

formigas. Recentemente, alguns autores têm demonstrado que larvas de *Microdon* (Diptera: Syrphidae), predadoras de pupas de formigas, possuem hidrocarbonetos cuticulares idênticos aos das formigas hospedeiras, sendo um exemplo claro de mimetismo agressivo (Garnett et al. 1985, Akre et al. 1988, 1990, Howard et al. 1990ab). Os adultos de *G. xiphias* são alados e podem saltar quando perturbados e, possivelmente, é isto que dificulta sua predação por aranhas. Como as larvas de *O. phaeoptera* predaram igualmente ninfas e adultos de *G. xiphias*, pode-se supor que o mimetismo utilizado pela mosca para não ser agredida pelas formigas, possa também servir para se aproximar dos homópteros sem afugentá-los.

Os resultados apresentados (figuras 1 e 2) mostram uma clara vantagem para *G. xiphias* em se associar a formigas, devido a proteção que estas conferem contra predadores e parasitóides (e.g. Bristow 1984, Buckley 1987 a, b, 1990). Entretanto, pode haver variação temporal nos benefícios conferidos pelas formigas a *G. xiphias*, como discutido para o membracídeo *Publilia modesta* por Cushman & Whitham (1989). Em um trabalho de três anos estes autores demonstraram que em dois anos (1985 e 1987) as formigas tiveram um efeito positivo sobre a população do membracídeo, mas isto não ocorreu no ano de 1986 (veja também Cushman & Addicott 1991, Cushman & Whitham 1991). Para *G. xiphias* houve benefício significativo nas plantas com formigas associadas durante os dois anos de estudo. Entretanto, em 1992 o benefício da associação mutualística demorou mais para se tornar evidente do que em 1993. Isto provavelmente ocorreu devido a uma ação

diferenciada tanto dos predadores e parasitóides, quanto das formigas, durante os dois anos de estudo. Em 1992, os inimigos naturais do membracídeo apresentaram uma abundância aproximadamente igual durante a maior parte do experimento. Isto não ocorreu em 1993, quando houve uma maior concentração destes nos cinco primeiros dias do experimento, o que pode justificar o rápido surgimento de diferença na densidade dos homópteros entre as plantas com e sem formigas em 1993 (figuras 1 e 3).

Cushman & Whitham (1989) sugerem que a ação dos predadores, principalmente sobre as ninfas do membracídeo *Publilia modesta*, tenha sido o principal fator a atuar no surgimento da variação anual nos benefícios conferidos pelas formigas a estes homópteros. Isto parece se aplicar também a *G. xiphias*, pois, como já foi dito, os adultos têm uma capacidade de fuga maior por voarem. No entanto o parasitismo das oviposições pode ser também um outro fator importante para esta variação. A tabela 1 mostra que houve um aumento no número de homópteros associados a *C. rufipes* em 1993, o que não ocorreu no ano anterior e com nenhuma outra espécie de formiga. Esta formiga, além de muito agressiva (veja os resultados da remoção de cupins), permanece a maior parte de seu tempo nas plantas sobre os homópteros (K. Del-Claro, obs. pes.), cuidando até mesmo de oviposições solitárias (veja o capítulo 1). Pode-se então atribuir o crescimento no número de membracídeos associados a *C. rufipes* em 1993 a uma menor predação das ninfas, mas também a um aumento na natalidade devido a um menor parasitismo das

oviposições por *Gonatocerus* sp., assim como a um maior surgimento de novas oviposições nas plantas com *G. xiphias* atendidos por esta formiga. Buckley & Gullan (1991) em um estudo com coccídeos demonstraram que a efetividade com que as formigas atendentes protegem homópteros contra predadores e parasitóides varia de acordo com a agressividade da formiga, sendo que formigas mais agressivas trariam um benefício maior aos homópteros.

Cushman & Whitham (1989), assim como Cushman & Addicott (1991), discutem que os mutualismos podem ser condicionais. Primeiro, porque os serviços oferecidos por uma espécie mutualista para a outra pode variar com mudanças no ambiente físico e biológico. Na área deste estudo com *G. xiphias* por exemplo, março de 1993 foi mais chuvoso do que março de 1992 (veja o capítulo 1), o que pode ter contribuído para as diferenças apresentadas entre os dois anos na densidade de homópteros nas plantas. Segundo, os autores citados discutem que diferentes espécies mutualistas podem apresentar variação na qualidade dos serviços que oferecem para a outra espécie. Addicott (1979) e Bristow (1984) demonstraram que diferentes espécies de formigas apresentam diferenças na sua capacidade de proteger homópteros de seus inimigos naturais. Bristow (1984) estudou duas espécies de homópteros, um afídeo (*Aphis vernoniae*) e um membracídeo (*Publilia reticulata*) associados a três espécies diferentes de formigas. Esta autora demonstrou que os afídeos se beneficiaram mais de associações com *Tapinoma sessile*, enquanto que os membracídeos foram mais beneficiados por

associações com formigas do gênero *Myrmica*. Para *G. xiphias* os resultados permitiram verificar que há diferença na capacidade de proteger os homópteros entre as espécies de formigas associadas. Além disso, poder haver também variação anual no benefício conferido por uma mesma espécie de formiga a estes membracídeos. Para *Camponotus rufipes*, a densidade dos membracídeos nas plantas não se alterou em 1992, fato que por si só já representa um benefício da presença da formiga, pois nas plantas sem formigas a densidade de homópteros se reduziu muito significativamente. Entretanto, no ano de 1993, como discutido anteriormente, o número médio de membracídeos nas plantas com *C. rufipes* aumentou significativamente, sendo no final do experimento cinco vezes maior do que no início. Já a associação de *G. xiphias* com *C. crassus*, parece não ser vantajosa para os homópteros, pois em geral as populações do membracídeo atendidas por estas formigas se dizimaram. Como esta formiga geralmente se distancia dos membracídeos para forragear em outras partes da planta (foi a única espécie a remover cupins das folhas eficientemente) ela deixa tanto ninfas e adultos, quanto oviposições freqüentemente expostas à ação dos inimigos naturais. Cabe lembrar que 80% das observações de parasitismo de *Gonatocerus* sp. a oviposições de *G. xiphias* nas plantas controle, ocorreram em plantas com *C. crassus*. Estes efeitos espécie-específicos do atendimento de formigas podem ocorrer também nas associações com larvas de borboletas. Wagner (1993) demonstrou que larvas de *Hemiargus isola* (Lycaenidae) se tornaram 20% mais pesadas quando atendidas pela formiga *Formica*

perpilosa do que quando atendidas por *Forelius foetida* e *Dorymyrmex* sp.

Messina (1981) documentou que espécies de formigas variam na sua habilidade para proteger as plantas hospedeiras de homópteros, contra a ação de herbívoros desfolhadores. Floate & Whitham (1994) demonstraram que o afídeo *Chaitophorus populicola*, que ocorre em plantas do gênero *Populus*, atrai formigas as quais reduzem significativamente a herbivoria pelo besouro folívoro *Chrysomela confluens*. Os experimentos para a remoção de cupins em plantas de *D. vinosum* com *G. xiphias* associados mostraram que todas as espécies testadas foram eficientes na remoção de cupins colados no meristema apical das plantas (tabela 2). Como esta é a região da planta preferida pelos agrupamentos do membracídeo, isto sugere que todas as espécies de formigas testadas são potencialmente eficientes tanto na proteção aos homópteros contra inimigos naturais, quanto na remoção de herbívoros que atacam o meristema apical das plantas. Plantas de *D. vinosum* com formigas associadas apresentam uma menor incidência de danos no meristema apical causados por *Liothrips didymopanicis* (Thysanoptera) (Del-Claro & Mound 1995). Nikerson et al. (1977), Messina (1981), Beattie (1985), Buckley (1987 a, b), Dansa & Rocha (1992), Floate & Whitham (1994), oferecem exemplos da ação benéfica das interações entre homópteros e formigas para as plantas hospedeiras (mas veja também Buckley 1983). Cabe ressaltar que quando cupins foram colados nas folhas de *D. vinosum*, somente *C. crassus* foi eficiente na sua remoção. Isto sugere que esta formiga possa

ter um papel importante nestas relações. Como é ineficiente na proteção aos homópteros e eficiente na remoção de herbívoros das plantas, pode proteger as plantas ao mesmo tempo em que não colabora para um aumento na densidade dos homópteros.

Cushman & Addicott (1989) discutem que a proteção que as formigas conferem aos homópteros depende não somente da presença das formigas, mas principalmente da densidade destas no atendimento aos homópteros. Estes autores demonstram que populações de *Aphis varians* atendidas por três ou mais indivíduos de *Formica cinerea*, exibiam uma probabilidade significativamente maior de persistir e crescer no tempo do que colônias atendidas por uma ou duas formigas. No caso de *G. xiphias*, formigas como *C. rufipes* e *E. edentatum*, que atendem estes homópteros durante as 24hs do dia (Veja capítulo 1) e permanecem a maior parte do tempo em que estão nas plantas próximas aos homópteros (K. Del-Claro obs. pes.), teriam um efeito positivo sobre o desenvolvimento dos membracídeos. Já espécies como *C. crassus*, mesmo que numerosas nas plantas, não se concentram na maior parte do tempo sobre os homópteros, estando comumente dispersas pelas outras partes da planta (K. Del-Claro obs. pes.), o que pode justificar sua ineficiência na proteção a *G. xiphias*. Cabe salientar que *C. crassus* é uma espécie tipicamente diurna, sendo substituída à noite geralmente por *C. renggeri*. Assim sendo os efeitos destas formigas sobre os homópteros podem ser considerados semelhantes (veja o capítulo 1).

Conclui-se que a relação entre *G. xiphias* e as formigas associadas, é benéfica para ambas as partes. As formigas têm nestes homópteros uma fonte alimentar previsível no tempo e no espaço, enquanto que os homópteros recebem das formigas principalmente proteção contra predadores, parasitóides e cuidado a suas ninfas e oviposições. No entanto, variações ao longo do tempo nos benefícios conferidos a *G. xiphias* podem ocorrer, tanto em função de mudanças no ambiente físico e biológico, quanto por alterações no conjunto das espécies de formigas que se associam a estes membracídeos.

CAPITULO 3.

" INTERAÇÕES ENTRE HOMÓPTEROS E FORMIGAS: PODE UMA FONTE ALTERNATIVA DE AÇÚCAR DISTRAIR AS FORMIGAS ATENDENTES ? ."

INTRODUÇÃO

Muitas espécies de formigas comumente atendem Homoptera (geralmente afídeos, coccídeos e membracídeos) sendo que se alimentam de seu exsudato ricamente energético ("honeydew", para uma revisão veja Capítulos 1 e 2, prancha 1). Por sua vez, as formigas fornecem aos homópteros diversos benefícios, tais como a proteção contra predadores e parasitóides (Way 1963, Buckley 1987 a, b, Cushman & Beattie 1991, Cushman & Addicott 1991, Capítulo 2). Embora os homópteros possam ser apontados como as maiores pragas de muitas espécies de plantas, as associações entre homópteros e formigas podem indiretamente beneficiar a planta hospedeira. Isto pode ocorrer quando a ação das formigas contra herbívoros que causam danos nas plantas supera os custos da infestação pelos homópteros (Messina 1981, Buckley 1987 a, b, Compton & Robertson 1988, mas veja também Fritz 1983).

Uma ampla variedade de taxa de formigas complementam suas dietas visitando plantas com nectários extraflorais (NEFs) onde se alimentam de suas secreções açucaradas (veja a revisão de Oliveira & Brandão 1991). Nas últimas duas décadas, uma série de

estudos de campo demonstraram que as formigas visitantes de NEFs podem defender as plantas contra muitos tipos de herbívoros (Bentley 1977 a, Beattie 1985, Hölldobler & Wilson 1990, Del-Claro et al. 1995 e citações incluídas). Entretanto, outros estudos têm mostrado também que as formigas visitantes podem não trazer benefícios para as plantas com NEFs (e.g. O'Dowd & Catchpole 1983, Heads 1986, Rashbrook et al. 1992).

Recentemente, Becerra & Venable (1989) propuseram que NEFs teriam a função de defender as plantas contra o estabelecimento de mutualismos entre homópteros e formigas. Suprindo as formigas com nectar extrafloral, os NEFs atrairiam as formigas, distanciando-as dos homópteros. Como resultado do abandono pelas formigas, os homópteros iriam sofrer uma maior taxa de mortalidade (devido a predação e parasitismo) e seu dano às plantas iria se reduzir ou ser totalmente eliminado. Em resumo, de acordo com Becerra & Venable (1989: 278), " o principal benefício adaptativo dos NEFs é a redução do dano causado pelos homópteros ". Em um comentário subsequente, Fiala (1990) apresentou evidências contra esta hipótese e questionou a superioridade do néctar extrafloral ao exsudato dos homópteros em relação a sua qualidade e maior previsibilidade no espaço e no tempo (como sugerido por Becerra & Venable 1989). Embora seja conhecido que formigas podem trocar recursos de baixa qualidade em sua dieta por recursos de qualidade superior, alguns dos estudos citados por Becerra & Venable (1989) em suporte de sua "hipótese da distração de formigas" ou não corroboram isto, ou mostram o oposto (veja Addicott 1978, 1979, Sudd & Sudd 1985). Há

evidências sugerindo que formigas que visitam NEFs de uma planta, podem passar a atender homópteros produtores de exsudato (Buckley 1983, Sudd & Sudd 1985, mas veja também Way 1954). Becerra & Venable (1989, 1991) sugeriram que experimentos melhor delimitados seriam necessários antes que conclusões mais seguras sobre o assunto pudessem ser estabelecidas. Mais recentemente, Rashbrook et al. (1992) mostraram experimentalmente que os nectários foliares da samambaia *Pteridium aquilinum* não reduzem o nível de atendimento dos homópteros, e que as formigas preferem os homópteros ao néctar foliar.

No presente estudo, foi quantificado o atendimento de formigas ao membracídeo produtor de exsudato *Guayaquila xiphias* que se alimenta em arbustos de *Didymopanax vinosum* (Araliaceae, veja Capítulo 1). Embora nesta espécie de planta não existam NEFs, foram feitos experimentos controlados no campo para demonstrar os efeitos de uma fonte alternativa de açúcar (NEFs simulados) sobre o comportamento das formigas e dos homópteros associados.

MATERIAIS E MÉTODOS

O trabalho de campo foi feito entre abril e maio de 1992 em uma área de cerrado no estado de São Paulo (veja o Capítulo 1 para a descrição da área de estudo, prancha 1b). Na área de estudo *Didymopanax vinosum* é um arbusto abundante, sendo que

freqüentemente encontramos em seus ramos agregações do membracídeo *Guayaquila xiphias*, as quais são invariavelmente atendidas por formigas (Lopes 1984, Capítulo 1 e 2).

Foram marcados 10 pares experimentais de *D. vinosum* (0.7 a 1.9m de altura), todos situados em condições similares de luminosidade na área de estudo. Cada arbusto experimental hospedava uma agregação de *G. xiphias* na porção apical (próxima ao meristema) de seu ramo principal. Plantas de um mesmo par distavam pelo menos 2m uma da outra, apresentavam suas folhas e meristema apical no mesmo estado fenológico, tinham aproximadamente a mesma altura, e um número igual de folhas e ramos. As agregações de membracídeos de um dado par experimental estavam no mesmo estágio desenvolvimental, continham aproximadamente o mesmo número de indivíduos e eram atendidas por formigas da mesma espécie (mas de colônias diferentes). Foram utilizadas somente colônias de *G. xiphias* sendo atendidas por formigas *Camponotus* (Formicinae): sete pares de plantas tinham agregações sendo atendidas por *C. rufipes*, enquanto as outras três estavam sendo atendidas por *C. crassus*.

Para avaliar como uma fonte alternativa de açúcar poderia afetar o atendimento das formigas a agregações de *G. xiphias* em arbustos de *D. vinosum*, foram usados discos plásticos redondos e transparentes (0.5cm de diâmetro, 0.1cm de altura) contendo mel diluído em água (concentração de 50%) para simular NEFs. Esta concentração de açúcar é maior do que aquela que geralmente encontramos no exsudato dos homópteros (cf., Auclair 1963). Cada uma das 4 folhas mais próximas das agregações de *G. xiphias*

atendidas por formigas recebia um disco na porção basal do pecíolo (1 cm a partir do ramo; comprimento do pecíolo = 10 cm), totalizando 4 discos por planta. Os discos foram colados nas plantas com uma resina adesiva de secagem rápida (Super Bonder[®], Loctite Brasil Ltda) a qual aparentemente não tinha nenhum efeito sobre o comportamento das formigas. Uma hora após a colagem dos discos nas plantas, cada arbusto de *D. vinosum* de um dado par foi sorteado e classificado como planta tratamento ou controle. Os discos das plantas tratamento receberam uma gota de solução de mel, enquanto que aqueles das plantas controle permaneceram vazios. Foram anotados dados comportamentais logo após o descobrimento do primeiro disco por uma formiga. Os dados comportamentais das formigas e dos membracídeos foram tomados simultaneamente para ambos os pares de plantas durante 1 hora. Dentro deste período, foram anotados em intervalos de 15 minutos, o número de formigas atendendo os membracídeos, ou visitando os discos (os discos das plantas tratamento foram sendo ocasionalmente reabastecidos com a solução de mel após seu consumo pelas formigas). A produção de exsudato pelos membracídeos atendidos pelas formigas foi estimada focalizando-se um grupo selecionado de ninfas de tamanho semelhante (3^ª ou 4^ª instar) as quais podia-se localizar visualmente com facilidade. Durante 5 minutos, a cada intervalo de 15 minutos, foi contado o número de gotas de exsudato produzido por este grupo selecionado de ninfas (prancha 11). A taxa de fluxo de exsudato foi então expressa como sendo o número de gotas/ninfas por 5 minutos. Em um par experimental à parte, foram usados discos

controle cheios com água destilada e registrados os mesmos tipos de dados durante um período de 6 horas. Todos os dados de campo foram tomados em dias de sol entre as 09:30 e 15:30 horas, sob condições climáticas similares.

RESULTADOS

Os resultados do atendimento de formigas e da produção de exsudato pelas agregações de *Guayaquila xiphias* em arbustos de *Didymopanax vinosum* tratamento (com presença da fonte alternativa de açúcar) e controle (sem a fonte alternativa de açúcar) estão sumarizados na figura 1. Quando o primeiro disco foi descoberto por uma formiga, tanto a densidade de formigas atendentes, quanto a produção de exsudato pelos agregados de *G. xiphias*, não diferiram significativamente entre as plantas tratamento e controle. Os dados dos experimentos não revelaram diferenças na densidade de formigas atendentes entre as plantas tratamento e controle após a descoberta da solução de mel pelas formigas (Figura 1). Por outro lado, dentro do mesmo período, a visitação das formigas na solução de mel das plantas tratamento cresceu rapidamente para 2.8 ± 2.7 formigas/planta ($\bar{X} \pm DP$, N = 10). Os discos vazios das plantas controle, após descobertos pelas formigas foram abandonados, não sendo mais visitados.

Embora a produção de exsudato pelos agrupamentos de *G. xiphias* não tenha diferido entre as categorias de plantas

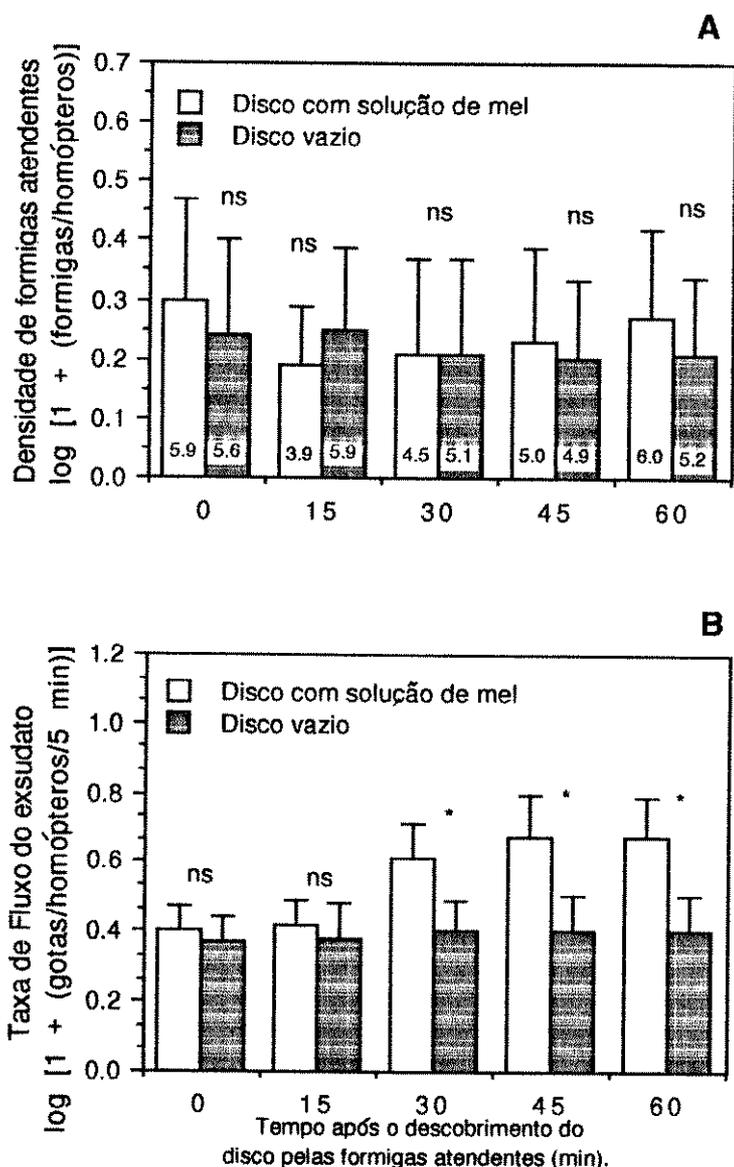


Figura 1 . Atendimento por formigas e produção de exsudato em agregações de *Guayaquila xiphias* em arbustos de *Didymopanax vinosum* tratamento (barras brancas) e controle (barras cinzas). (A) A descoberta da solução de açúcar não provoca deserção das formigas atendedoras, as agregações em ambas as categorias de plantas permanecem igualmente atendidas após 1 h. Os valores dentro das barras se referem ao número médio de formigas atendedoras por agregação de homópteros. (B) Após 30 min, a produção de exsudato pelas agregações nas plantas tratamento torna-se significativamente maior do que nas controle. Os valores são médias + 1 DP; N = 10 plantas em cada grupo. Níveis de significância do teste-t: "ns" - não significativo, "*" - $P < 0.001$.

Tabela 1 . Produção de exsudato por agregações de *Cuayaquila xiphias* em *Didymopanax vinosum* na presença de uma fonte alternativa de açúcar (arbustos tratamento) ou com água destilada (arbustos controle) durante 6 h de observações. Os números nos parênteses se referem ao número de formigas atendentes.

Tempo após o descobrimento dos discos (horas)	Taxa de fluxo do exsudato (gotas/homópteros por 5 min)	
	arbustos controle (com água)	arbustos tratamento (com solução de mel)
0	0.33 (4)	0.33 (1)
1	0.00 (6)	1.67 (2)
3	2.00 (4)	6.67 (3)
4	1.67 (5)	8.33 (3)
6	1.33 (4)	7.67 (4)

durante os primeiros 15 minutos, esta foi consistentemente maior nas plantas tratamento 30 minutos após a descoberta do mel diluído pelas formigas atendentes dos homópteros (Figura 1). De fato, a produção de exsudato pelas agregações de *G. xiphias* foi 5 vezes maior em algumas das plantas tratamento do que em seus pares controle. Esta diferença foi mantida por 6 horas no par experimental testado em separado (Tabela 1). Não foi observada nenhuma variação no tamanho das gotas de exsudato (0.7 mm de diâmetro, prancha 11) produzidas por *G. xiphias* durante o decorrer das observações.

DISCUSSÃO

Após alimentar com uma solução de mel formigas do gênero *Oecophylla*, associadas a uma colônia de coccídeos do gênero *Saissetia*, Way (1954) observou que muitas das formigas atendentes, além de trocarem os homópteros pela solução de mel, também começaram a predar os coccídeos. Entretanto, os resultados apresentados no presente estudo, com formigas *Camponotus* e membracídeos do gênero *Guayaquila*, são totalmente diferentes daqueles obtidos por Way (veja também os capítulos 1 e 2). A descoberta de uma fonte alternativa de açúcar em

arbustos de *Didymopanax* não provocou deserção por parte das formigas atendentes. Ao contrário, dentro do mesmo intervalo de tempo, as formigas atendentes dos membracídeos continuaram próximas destes, mesmo com o aumento da visitação de formigas à solução de mel. Em geral, o número de formigas coletando néctar extrafloral de uma planta, ou exsudato de agregações de homópteros, é proporcional a produtividade da planta ou das agregações (e.g., Bentley 1977 b, O'Dowd 1979, Dreisig 1988, Cushman 1991). Assim sendo, a descoberta de uma nova fonte de recurso pelas formigas atendentes em *Didymopanax*, justifica um aumento no recrutamento das operárias para melhor uso (e proteção) deste recurso (veja no Capítulo 4 a descrição do comportamento das formigas ao descobrirem ninfas de *Guayaquila* como um novo recurso em plantas de *Didymopanax*).

O atendimento pelas formigas pode provocar uma maior taxa de produção de exsudato em afídeos (Takeda et al. 1982). Provavelmente o aumento na atividade de formigas nos arbustos de *Didymopanax*, provocado pela nova fonte de açúcar (o que resultou em uma maior excitação das formigas atendentes dos homópteros), foi o responsável pelo aumento observado na taxa de fluxo de exsudato pelas agregações de *Guayaquila*. É conhecido que afídeos produzem significativamente mais gotas de exsudato, poucos segundos após o contato com uma formiga do que em outras situações (Douglas & Sudd 1980, veja também a discussão do Capítulo 4). Embora não tenham sido quantificados os contatos formiga-membracídeo, foi observado nas plantas tratamento que as formigas *Camponotus* ficavam excitadas, passavam a se mover

mais rapidamente sobre as agregações, possivelmente contactando mais membracídeos por unidade de tempo. O aumento na produção de exsudato pelas agregações de *Guayaquila* possivelmente explica porque as formigas atendentes não abandonavam os homópteros na presença da solução de mel. As evidências da observação de seis horas sugerem que este aumento no nível de secreção pode ser mantido por longos períodos. Foi observado que a produção de exsudato dentro das agregações de *Guayaquila* é mantida por vários indivíduos (ninfas e adultos) os quais ficam constantemente se intercalando no fornecimento de exsudato para as formigas atendentes. Assim, como observado por Douglas & Sudd (1980) na interação entre formigas do Gênero *Formica* e afídeos do gênero *Symydobius*, as formigas *Camponotus* não permanecem estacionárias sobre um único indivíduos de *Guayaquila*, mas frequentemente movem-se de um membracídeo para outro. Este comportamento provavelmente permite que uma alta taxa de produção de exsudato pelos agregados de *Guayaquila* perdure por períodos mais extensos de tempo. Estes aspectos provavelmente também influenciam na proteção das formigas aos membracídeos contra predadores e parasitas, locomovendo-se frequentemente sobre os homópteros as formigas podem oferecer uma melhor proteção ao grupo, pois patrulham uma área maior do agrupamento (veja o Capítulo 2).

De acordo com Becerra & Venable (1989, 1991) muitas espécies de plantas possuem NEFs em posições anatômicas semelhantes e isto pode gerar uma vantagem para atrair as formigas visitantes. Entretanto, muitos homópteros que são

atendidos por formigas também ocupam posições semelhantes com respeito a sua localização na planta hospedeira, sendo comumente encontrados no meristema apical, ráquis das folhas e nas inflorescências (Wood 1984, Bristow 1991, Capítulo 1). Por exemplo, as agregações de *Guayaquila* são invariavelmente encontradas próximas do meristema apical do ramo principal de arbustos de *Didymopanax* (veja os capítulos 1 e 2). Foram monitorados na área de estudo mais de 100 agregações de *Guayaquila* em arbustos de *Didymopanax* e nunca foram observados membracídeos não atendidos por formigas. Foi também observado que gotas de exsudato que ocasionalmente caíam no solo e/ou nas folhas podiam servir como pistas para as formigas atendentes, que subiam em *Didymopanax* e eventualmente encontravam agregações de *Guayaquila*. É possível que fêmeas grávidas de *Guayaquila* usem esta tática para atrair as formigas antes de iniciarem a oviposição (estes aspectos serão discutidos em detalhes no Capítulo 4, mas veja também Kiss 1981).

Becerra & Venable (1991: 106) afirmam que o néctar extrafloral "não requer cuidados especiais por parte das formigas para ser mantido". Entretanto, é conhecido que as formigas exibem um comportamento de posse próximo a seu ninho e de fontes alimentares valorosas (Way 1963), sendo que algumas espécies podem ser muito agressivas nas proximidades de um nectário (Bentley 1977b). Recentemente Del-Claro et al. (manuscrito em preparação) descobriram que o uso do néctar extrafloral por diferentes espécies de formigas em *Urena lobata* (Malvaceae) é regulado por agressões interespecíficas: a espécie

de formiga mais agressiva monopoliza por longos períodos de tempo as glândulas mais produtivas da planta. Assim sendo a defesa de uma fonte produtora de néctar contra competidores deve ter um custo para as formigas visitantes, assim como a manutenção de um agregado de homópteros.

Espécies de plantas com NEFs são comuns nos cerrados brasileiros e associações entre formigas e homópteros podem ser encontradas em muitos gêneros de plantas com NEFs, tais como *Qualea*, *Tocoyena*, *Bauhinia*, *Arrabidaea* e *Ouratea* (Lopes 1984, Oliveira & Leitão-Filho 1987, Oliveira & Oliveira-Filho 1991). Embora tenham sido observadas formigas visitando os NEFs destas plantas, elas muitas vezes parecem preferir o exsudato dos homópteros. Este estudo experimental com formigas *Camponotus* e membracídeos *Guayaquila* na vegetação de cerrado, assim como as evidências disponíveis na literatura (Fiala 1990, Buckley 1983, Sudd & Sudd 1985, Rashbrook et al. 1992), contradizem as previsões de Becerra & Venable (1989, 1991) de que as formigas iriam negligenciar os homópteros na presença de NEFs. Ao contrário, plantas que possuem NEFs podem indiretamente beneficiar as agregações de homópteros por atraírem mais formigas do que plantas que não possuem estas glândulas (veja Buckley 1987 b, Compton & Robertson 1988, Cushman & Addicott 1991). Há evidências de que larvas de borboletas mirmecófilas, que também produzem secreções que são coletadas por formigas, são mais atrativas para as formigas do que NEFs (DeVries & Baker 1989).

Becerra & Venable (1991) estão corretos quando afirmam ser simplista e prematura, qualquer generalização quanto a superioridade do exsudato ou do néctar extrafloral, como fontes alimentares das formigas. Ambos os tipos de alimentos podem ser importantes componentes na dieta de muitas formigas, e a superioridade de um ou outro vai depender muito da planta e dos insetos envolvidos, tanto quanto de vários outros fatores ecológicos (veja Capítulo 1). Assim sendo, mais esforços devem ser feitos, com experimentos controlados no campo, antes que conclusões mais definitivas possam ser estabelecidas quanto aos custos e benefícios destes tipos de alimento para uma colônia de formigas.

CAPITULO 4

" AS EXSUDAÇÕES DOS MEMBRACÍDEOS E SEU PAPEL NA ATRAÇÃO DE FORMIGAS ATENDENTES. "

INTRODUÇÃO

Homópteros, principalmente afídeos, membracídeos e coccídeos, são insetos sugadores de seiva comumente atendidos por formigas que se alimentam de seu exsudato açucarado (Auclair 1963, Way 1963). A exsudação dos homópteros ("honeydew") é geralmente descrita como atrativa para formigas (Sudd 1987) e numerosos estudos têm mostrado que as formigas podem prover vários benefícios aos homópteros, incluindo proteção contra inimigos naturais (Buckley 1987 a, b, capítulo 2 e referências incluídas). Uma colônia de formigas pode atender muitos agregados de homópteros simultaneamente, podendo haver competição intra- e interespecífica entre os homópteros pelos serviços das formigas. Esta competição pode reduzir o nível de atendimento das formigas aos homópteros, afetando a aptidão destes (Cushman & Addicott 1989, Cushman & Whitham 1991). A pressão dos predadores sobre os agregados de homópteros pode ser intensa, principalmente sobre as ninfas mais jovens, sendo que a presença de formigas pode diminuir significativamente a mortalidade dos homópteros (Bristow 1983, Cushman & Whitham 1989, capítulo 2).

Assim sendo, a capacidade para atrair formigas nas fases iniciais da vida parece crucial para a sobrevivência de homópteros que se associam a formigas, especialmente quando formigas ocorrem em baixas densidades (Cushman & Addicott 1989).

Quando não atendidos por formigas, muitos homópteros atiram para longe de si as gotas do exsudato acumulado (Holldobler & Wilson 1990). Este lançamento pode ser feito através de movimentos de suas pernas posteriores, da cauda, por contração do reto ou do abdomen do homópteros (Hölldobler & Wilson 1990). A expulsão do exsudato acumulado pode reduzir o ataque de fungos aos homópteros e partes adjacentes da planta (Beattie 1985, Buckley 1987 a, b, e referências citadas).

O membracídeo *Guayaquila xiphias* é frequentemente atendido por formigas na vegetação de cerrado no Brasil (veja os capítulos 1 e 2). Foi sugerido anteriormente (Del-Claro & Oliveira 1993, capítulo 3) que as gotas do exsudato que caem nas folhas (prancha 1h) ou no chão, abaixo dos agrupamentos de *G. xiphias*, poderiam servir como pistas a serem usadas pelas formigas para encontrar estes membracídeos. Esta tática de atração seria particularmente importante para a sobrevivência de ninfas pequenas. No presente estudo foi testado se as gotas de exsudato que caem no chão, quando atiradas por ninfas de *G. xiphias*, aumentam a probabilidade de que formigas subam nas plantas hospedeiras e passem a atender os membracídeos.

MATERIAIS E MÉTODOS

O trabalho de campo foi feito durante maio de 1993 em uma área de cerrado em Mogi Guaçu, estado de São Paulo (veja a descrição da área no capítulo 1). Foram marcados 10 pares experimentais de *Didymopanax vinosum* (Araliaceae), um arbusto abundante na área de estudo que frequentemente hospeda agregações de *G. xiphias* próximas ao meristema apical do ramo principal (capítulo 1). As plantas de um mesmo par eram aproximadamente da mesma altura (1 - 2m), distavam pelo menos 4m uma da outra, tinham um número igual de ramos e folhas, e estavam no mesmo estado fenológico. As plantas utilizadas no experimento não estavam ocupadas por homópteros ou formigas e não apresentavam nenhum traço indicando utilização recente por *G. xiphias* (tais como marcas no caule, manchas de exsudato, ou presença de fungos nas folhas). Cada arbusto de um mesmo par foi sorteado como planta tratamento ou controle. Nenhuma manipulação foi feita nas plantas controle. Nas plantas tratamento, um grupo de 5 ninfas de *G. xiphias* (3^o ou 4^o instar) foi introduzido próximo ao meristema apical do principal ramo da planta. Os homópteros utilizados foram obtidos de agregações de *G. xiphias* ocorrendo em arbustos de *D. vinosum* que não faziam parte dos pares experimentais.

As ninfas introduzidas permaneceram agregadas e um período de 40 minutos de estabelecimento foi aguardado antes que se

iniciasse a coleta de dados. Os dados comportamentais dos homópteros e das formigas foram tomados simultaneamente para ambas as plantas de cada par das 09:00hs às 14:00hs. Durante um minuto, a cada intervalo de uma hora, contou-se o número de formigas dentro de um círculo de 0.6m de diâmetro no chão (planta no centro), assim como o número de formigas subindo nas plantas. Todos os dados de campo foram tomados em dias ensolarados.

RESULTADOS

As gotas de exsudato liberadas por ninfas de *G. xiphias*, têm aproximadamente 0.7mm de diâmetro (são facilmente observadas no campo a vista desarmada, veja prancha 1). Já durante a primeira hora de observação foram detectadas gotas do exsudato acumulando-se nas folhas inferiores e no solo abaixo das plantas tratamento (em geral a 0.3 m do tronco). Um total de dez espécies de formigas foram avistadas coletando exsudato de *G. xiphias* em gotas caídas no solo, sobre folhas, ou diretamente das ninfas: *Camponotus* (4 espécies), *Brachymyrmex*, *Ectatomma*, *Pseudomyrmex*, *Zacryptocerus*, *Crematogaster* e *Pheidole* (1 espécie cada). Os resultados mostraram claramente que plantas de *D. vinosum* com *G.xiphias* atraem um número maior de formigas do que plantas sem os membracídeos (figura 1).

Quando uma formiga encontra uma gota do exsudato no solo, ela se desloca rapidamente por toda a área vizinha à gota, em

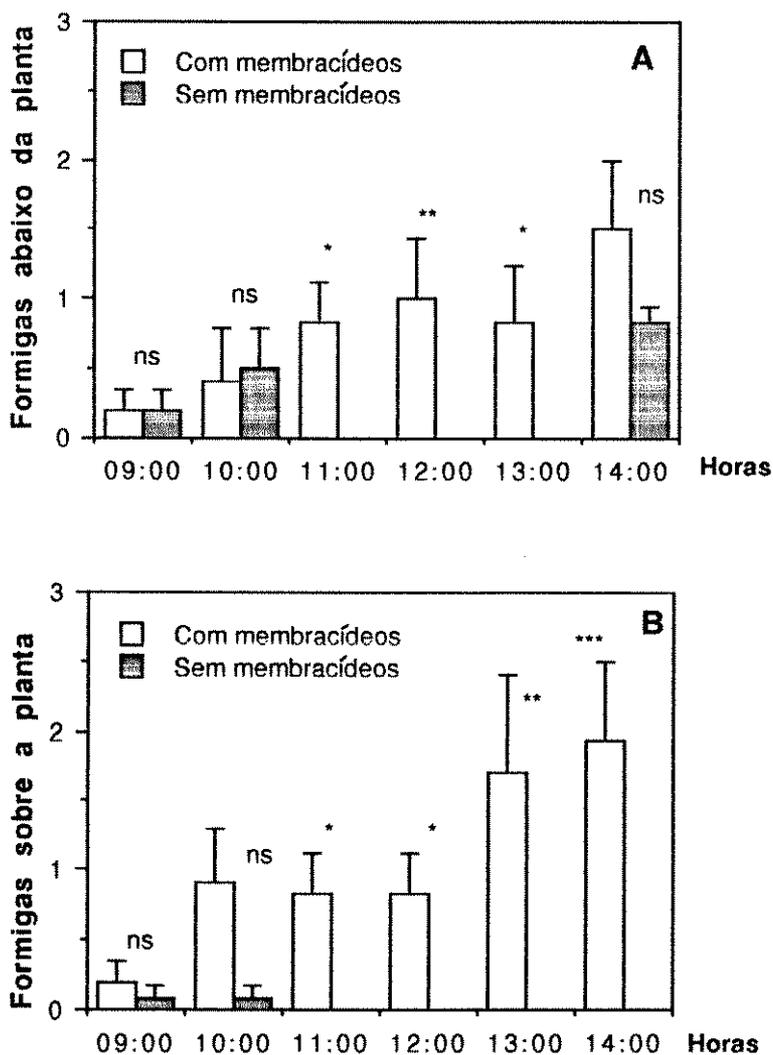


Figura 1. Atividade das formigas nas imediações e folhagens de arbustos de *Didymopanax vinosum* tratamento (barras brancas) e controle (barras achuradas). (A) Número de formigas dentro de um círculo (0.6 m de diâmetro) debaixo da planta. (B) Número de formigas subindo nas plantas; note que as formigas são consistentemente mais atraídas para plantas com os membracídeos *Guayaquila xiphias*. Os valores são médias + 1 EP; N = 10 plantas em cada grupo. Níveis de significância: ns = não significativo; * $p < 0.025$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ (Testes U de Mann-Whitney).

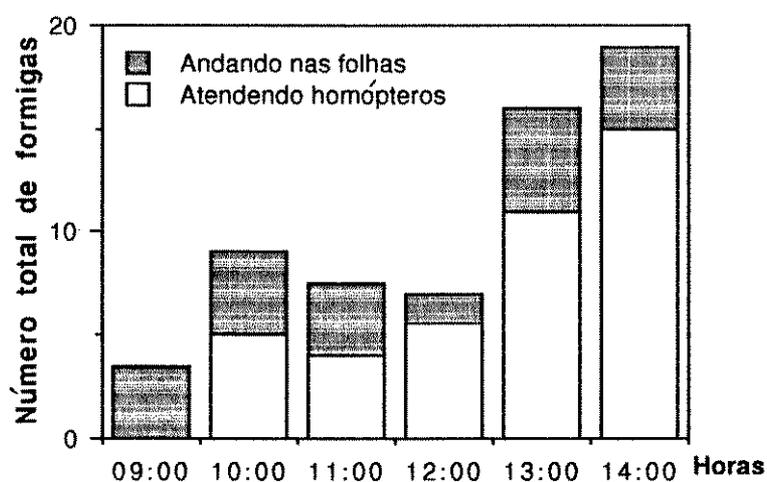


Figura 2. Proporção de formigas atendendo aos membracídeos *Guayaquila xiphias* ou andando sobre folhas de plantas tratamento de *Didymopanax vinosum*. Note que muitas das formigas sobre as plantas adotam atividades de atenção aos homópteros. Os valores representam a soma de 10 plantas. Veja também a Figura 1.

um comportamento típico de procura (caminha tocando o solo com as antenas, erguendo e abaixando a cabeça). Ao encontrar o caule de *D. vinosum* a formiga sobe na planta e inspeciona cada gota adicional de exsudato que encontra sobre as folhas. A formiga caminha até o meristema apical da planta e encontra o agregado de ninfas. Após coletar um pouco de exsudato diretamente dos homópteros a formiga desce da planta e caminha diretamente para seu ninho. Em seguida (10 a 15 minutos), um grupo de operárias deixa o ninho e sobe na planta iniciando o atendimento aos membracídeos. Esta sequência comportamental foi registrada duas vezes para a formiga *Ectatomma edentatum* e em três ocasiões para *Camponotus crassus*, *C. rufipes* e *Zacryptocerus pusillus*. A figura 2 mostra que uma proporção significativa de formigas que sobem nas plantas tratamento se engajam na atividade de atender às agregações ninfais de *G. xiphias*.

DISCUSSÃO

O exsudato dos homópteros consiste de uma mistura de nutrientes, incluindo açúcares, aminoácidos, amidos, proteínas, minerais e vitaminas (Holldobler & Wilson 1990 e referências incluídas). Embora a utilização do exsudato varie amplamente entre diferentes espécies de formigas, muitos estudos têm mostrado que ele pode compreender a maior parte da dieta de muitas formigas (veja Buckley 1987 a, b, Sudd 1987 a, Rico-Gray

1993 e os capítulos 1, 2 e 3). O exsudato de *G. xiphias* faz parte da dieta de pelo menos 21 espécies de formigas na vegetação de cerrado (capítulo 1). Embora a ocorrência de gotas de exsudato na folhagem inferior e no solo abaixo de homópteros não atendidos por formigas seja bem documentada (Beattie 1985, Buckley 1987 a, b, Hölldobler & Wilson 1990), suas consequências ecológicas para os organismos envolvidos são ainda obscuras. Sabe-se que o acúmulo de exsudato nas folhas pode propiciar o desenvolvimento de fungos, podendo haver perda significativa em área fotossintetizante para a planta hospedeira (Beattie 1985, Buckley 1987 a, b e referências incluídas). Isto também pode ocorrer em *D. vinosum* com agrupamentos de *G. xiphias*, quando se excluem as formigas atendentes (Del-Claro & Oliveira, em prep.). Foi sugerido que a deposição de melezitose (um trissacarídeo encontrado somente no exsudato dos homópteros) no chão, estimula a fixação não simbiótica de nitrogênio no solo beneficiando a planta hospedeira (Owen & Wiegert 1976, Owen 1978). Petelle (1980) apresentou dados indicando que a frutose, outro açúcar do exsudato, pode propiciar uma fixação de nitrogênio nove vezes maior do que a melezitose. Por outro lado, Kiss (1981) sugeriu que a síntese de melezitose possa estar envolvida com a atração de formigas atendentes. Mais recentemente, Grier & Vogt (1990) mostraram que a deposição de exsudato no solo produz um decréscimo na amonificação e nitrificação, reduzindo também a produção primária acima do solo e a taxa de fixação de nitrogênio pelas árvores.

O acúmulo de exsudato sobre os corpos de homópteros não atendidos por formigas pode resultar em graves infecções por fungos (Beattie 1985, Buckley 1987 a, b e referências incluídas). Assim sendo, o comportamento exibido por alguns homópteros de lançar para longe de si as gotas de exsudato pode estar relacionado com a redução de infecção por fungos. Cabe ressaltar que em dois anos de observações semanais de agrupamentos de *G. xiphias* no campo, nunca foram observados indivíduos infectados por fungos (veja os capítulos 1 e 2). Independentemente de qual seja o fator primário favorecendo o lançamento do exsudato pelos homópteros, os resultados aqui apresentados mostram que o espalhamento de gotas de exsudato sobre folhas e no solo abaixo destes insetos, incidentalmente serve para atrair formigas.

Este é o primeiro estudo a fornecer evidências experimentais que suportam a hipótese de que o exsudato lançado pelos homópteros fornece pistas para as formigas no solo, aumentando significativamente a probabilidade de que estas subam nas plantas hospedeiras e passem a atender os homópteros. No capítulo 3 foi sugerido que esta tática possa ser usada por fêmeas de *G. xiphias* durante a fase de oviposição. De fato, em três ocasiões distintas foi observado que formigas sobem nas plantas após descobrirem gotas de exsudato atiradas no solo por fêmeas solitárias de *G. xiphias* com massa de ovos. Após encontrar a fêmea com sua prole, as formigas imediatamente começavam a atendê-las. É possível que o exsudato liberado por fêmeas de *G. xiphias* possa também servir para atrair formigas

para as ninfas jovens (veja Bristow 1983) e mesmo oviposições (veja os capítulos 1 e 2). Como foi visto no capítulo 2 as ninfas de *G. xiphias* podem ser predadas por aranhas e as oviposições parasitadas por microhimenópteros, sendo que a presença de formigas diminuiu significativamente a ação destes inimigos naturais (veja também Buckley 1990).

Assim sendo, a atração das formigas através das gotas do exsudato é obviamente vantajosa para os membracídeos em virtude dos benefícios que recebem das formigas atendentes, incluindo a proteção contra predadores, parasitóides e fungos patogênicos (veja Buckley 1987 a, b, capítulo 2). Foram monitoradas mais de 100 agregações de *G. xiphias* na área de estudo, sendo que nunca foram observados membracídeos não associados a formigas (veja o capítulo 1). Isto pode sugerir que a atração de formigas através do exsudato lançado é eficiente e/ou a disponibilidade de formigas é alta no cerrado. Cabe ressaltar que o resultado das interações entre homópteros e formigas pode depender de vários fatores tais como a qualidade da planta hospedeira e das formigas mutualistas (veja o capítulo 2 e referências incluídas), assim como da atratividade do homóptero (capítulo 3) e da proximidade do ninho da formiga, entre outros (Cushman 1991, Cushman & Addicott 1991).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O exsudato do membracídeo *Guayaquila xiphias*, um herbívoro aparentemente específico de arbustos de *Didymopanax vinosum*, é um importante recurso alimentar na dieta de formigas do cerrado. Além de ser utilizado por mais de vinte espécies de formigas, outros fatores reforçam esta conclusão: é uma fonte de alimento previsível no tempo e no espaço; nunca foram observados agrupamentos de *G. xiphias* que não estivessem sendo atendidos por alguma espécie de formiga em algum período do dia; as formigas defendem os agrupamentos do membracídeo de competidores; este recurso não é abandonado pelas formigas quando se oferece uma fonte alternativa de açúcar a estas. Quanto a *G. xiphias*, as formigas têm importância fundamental na sobrevivência e reprodução destes homópteros, pois os protegem efetivamente da ação de seus inimigos naturais (principalmente aranhas Salticidae, larvas de moscas Syrphidae e himenópteros parasitóides). A utilização do exsudato por fêmeas em fase de oviposição para atrair formigas e transferir a estas o cuidado às oviposições e ninfas jovens ilustra bem a importância das formigas para estes membracídeos.

A variação temporal na fauna de formigas associadas a *G. xiphias* parece ser importante tanto para os membracídeos, que assim ganham atendimento por formigas durante todo o dia e

também ao longo do ano todo, quanto para as formigas que garantem a preservação do recurso alimentar mesmo estando ausentes da planta por um período de tempo. As trocas entre formigas diurnas e noturnas no atendimento a um mesmo agrupamento de *G. xiphias* ilustra bem esta situação. Espécies diferentes de formigas podem diferir no benefício que conferem a *G. xiphias*, sendo que os benefícios da associação também podem sofrer variações ao longo do tempo, principalmente em função de mudanças físicas e biológicas do meio.

A associação entre *G. xiphias* e formigas é um importante modelo para que outros estudos sejam feitos na vegetação de cerrado antes que generalizações sobre estas relações neste ecossistema possam ser feitas. Estudos que procurem responder também se as plantas hospedeiras podem se beneficiar com estas associações parecem ser primordiais neste momento.

RESUMO

Durante dois anos estudou-se na vegetação de cerrado da reserva da Estação Ecológica Experimental de Mogi Guaçu, Fazenda Campininha, Estado de São Paulo, Brasil, a associação entre o inseto *Guayaquila xiphias* (Homoptera: Membracidae) e formigas em arbustos de *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). Foram identificadas 21 espécies de formigas associadas a *G. xiphias*, sendo que foi observada variação na fauna de formigas associadas ao homóptero tanto ao longo do dia quanto durante o ano. As quatro espécies de formigas que mais comumente atendiam a *G. xiphias* foram respectivamente *Camponotus rufipes*, *C. crassus*, *C. renggeri* e *Ectatomma edentatum*. Enquanto algumas espécies como *C. rufipes* e *E. edentatum*, permaneciam nas plantas durante as 24hs do dia atendendo aos membracídeos, outras espécies como *C. crassus* (diurna) e *C. renggeri* (noturna) se alternavam no cuidado a agrupamentos em uma mesma planta. Estas associações foram observadas durante todos os meses do ano, sendo mais abundantes no verão.

Um estudo com manipulação experimental no campo, excluindo-se formigas de um lote de plantas com *G. xiphias* e mantendo-as em outro, revelou que as formigas protegem estes membracídeos da ação de seus inimigos naturais, principalmente aranhas Salticidae, larvas de moscas Syrphidae e himenópteros parasitóides. A proteção das formigas a estes homópteros foi significativa tanto para ninfas, quanto para adultos. Em plantas

com formigas houve o aparecimento de um número significativamente maior de novas oviposições do que em plantas onde as formigas foram excluídas. Foi observado também que o benefício da associação pode variar dependendo da espécie de formiga associada e de mudanças físicas e biológicas no ambiente.

Um experimento com a introdução de fontes alternativas de açúcar em *D. vinosum* com agrupamentos de *G. xiphias* atendidos por formigas, demonstrou que estas novas fontes alimentares, simulando nectários extraflorais, não conseguem desviar a atenção das formigas dos homópteros. Em plantas onde foram introduzidas fontes alternativas de açúcar os membracídeos aumentaram em até cinco vezes sua produção de exsudato, provavelmente sendo uma estratégia para manter a atenção das formigas. Estes resultados enfraquecem a "hipótese da distração de formigas" de Becerra and Venable. Em um último experimento demonstra-se que as gotas de exsudato de *G. xiphias* que caem na folhagem e no solo abaixo dos agrupamentos podem servir como pistas para que formigas encontrem mais facilmente os membracídeos. Este aspecto parece ter importância especial na fase de estabelecimento de novos agrupamentos, já que oviposições e ninfas são mais vulneráveis a ação de inimigos naturais do que adultos.

ABSTRACT

The association between the membracid *Guayaquila xiphias* and ants on shrubs of *Didymopanax vinosum* (Araliaceae) was studied at the cerrado vegetation of the Estação Ecológica Experimental of Mogi Guaçu, Fazenda Campininha, São Paulo state, Brazil, during two years. In the first part of the study 21 species of ants were identified tending *G. xiphias*. A variation in the associated ant fauna was observed during the day and also along the year. The species *Camponotus rufipes*, *C. crassus*, *C. renggeri* and *Ectatomma edentatum* were the most common ants observed tending *G. xiphias*. Ants such as *C. rufipes* and *E. edentatum* were observed tending *G. xiphias* during all day, while other species like *C. crassus* and *C. renggeri* were observed tending membracids at different periods (the first during the day, the second during the night) on the same plant. These associations were observed throughout the whole year, mainly in the summer. An experimental manipulation in the field (ants excluded from a group of plants with *G. xiphias* and present in another group) showed that ants protect these membracids against their natural enemies: mainly Salticidae spiders, Syrphidae flies (larvae) and parasitoids Hymenoptera. Ant protection to the homopterans (nymphs and adults) was very effective. Plants with ants had significantly more new ovipositions than plants with ants excluded. It was also observed that the benefit of this association can vary as a function of the ant attendants. An experiment introducing alternative sugar sources on *D. vinosum* shrubs bearing *G. xiphias* and ants, showed

that this new food source (simulated extrafloral nectaries) was not capable of distracting ant attention from the homopterans. On plants with alternative sugar sources the membracids increased five times their exsudate production, possibly to maintain ant attention. Finally, it was shown that droplets of honeydew that fall on the ground and leaves below *G. xiphias* groups, can act as cues to would-be tending ants, who end up finding the membracids on the host plant. This fact could be important in the initial phase of new aggregations, since the ovipositions and ninphs are more vulnerable to attacks by natural enemies than the adult membracids.

BIBLIOGRAFIA

- ADDICOTT, J.F. 1978. Competition for mutualists: aphids and ants. *Can. J. Zool.* 56:2093-2096.
- 1979. A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. *Can. J. Zool.* 57:558-569.
 - 1985. Competition in mutualistic systems. In: *The biology of Mutualism*, Boucher, D.H. (ed.), Oxford Univ. Press, New York, 388pp.
- AUCLAIR, J.L. 1963. Aphid feeding and nutrition. *Annu. Rev. Ent.* 8:439-490.
- AKRE, R.D. ; GARNETT, Wm. B. and ZACK, R.S. 1988. Biology and behavior of *Microdon piperi* in the Pacific Northwest (Diptera: Syrphidae). *J. Kansas Ent. Soc.* 61:441-452.
- 1990. Ant hosts of *Microdon* (Diptera: Syrphidae) in the Pacific Northwest. *J. Kansas Ent. Soc.* 63:175-178.
- BAYLIS, M. and PIERCE, N.E. 1991. The effect of host-plant quality on the survival of larvae and oviposition by adults of an ant-tended lycaenidae butterfly, *Jalmenus evagoras*. *Ecol. Entomol.* 16:1-9.
- BEATTIE, A. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge Univ. Press, New York.
- BECERRA, J.X. and VENABLE, D.L. 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? - *OIKOS* 55: 276-280.
- 1991. The role of ant-Homoptera mutualisms in the evolution of extrafloral nectaries. *OIKOS* 60: 105-106.
- BENTLEY, B. 1977 a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 407-427.
- 1977 b. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* L. (Bixaceae). *J. Ecol.* 65: 27-38.
- BENTLEY, B. and ELIAS, T.S. 1983. *The biology of nectaries*. Columbia Univ. Press, New York, New York.
- BOUCHER, D.H.; JAMES, S. and KEELER, K.H. 1982. The Ecology of Mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:315-347.
- BRENTON, L.M. and ADDICOTT, J.F. 1992. Does host-plant quality mediate aphid-ant mutualism?. *OIKOS* 63: 253-259.

- BRISTOW, C.M. 1983. Treehoppers transfer parental care to ants: a new benefit of mutualism. *Science*, 220:532-3.
- 1984. Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York ironweed. *J. Anim. Ecol.* 53:715-26.
 - 1991. Why are so few aphids ant-tended?. In: Huxley, C.R. and Cutler, D.F. (eds), *Ant-plant interactions*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp.104-119.
- BUCKLEY, R.C. 1982. Ant-plant interactions - a world review. In: *Ant-plant interactions in Australia*, R.C. Buckley (ed.), Junk, The Hague, pp. 111-142.
- 1983. Interaction between ants and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia* 58:132-136.
 - 1987a. Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:111-138.
 - 1987b. Ant-plant-homopteran interactions. *Adv. Ecol. Res.* 16:53-85.
 - 1990. Ants protect tropical Homoptera against nocturnal spider predation. *Biotropica* 22(2):207-209.
- BUCKLEY, R. and GULLAN, P. 1991. More aggressive ant species (Hymenoptera: Formicidae) provide better protection for soft scales and mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica* 23(3):282-286.
- CARROL, C.R. and JANZEN, D.H. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4:231-257.
- COMPTON, S.G. and ROBERTSON, H.G. 1988. Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinators. *Ecology* 69: 1302-1305.
- CUSHMAN, J.H. 1991. Host-plant mediation of insect mutualisms: variable outcomes in herbivore-ant interactions. *Oikos* 61:138-144.
- CUSHMAN, J.H. and ADDICOTT, J.F. 1989. Intra- and interspecific competition for mutualists: ants as a limited and limiting resource for aphids. *Oecologia* 79:315-21.
- 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms. In: Huxley, C.R. and Cutler, D.F. (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp.92-103.

- CUSHMAN, J.H. and BEATTIE, A. 1991. Mutualisms: Assessing the benefits to hosts and visitors. *Trends Ecol. Evol.* 6:193-195.
- CUSHMAN, J.H. and WHITHAM, T.G. 1989. Conditional mutualism is a membracid-ant association: temporal, age-specific, and density-dependent effects. *Ecology* 70(4):1040-1047.
- 1991. Competition mediating the outcome of a mutualism: protective services of ants as a limiting resource for membracids. *American Naturalist* 138: 851-865.
- DANSA, C.V.A. and ROCHA, C.F.D. 1992. An ant-membracid-plant interaction in a cerrado area of Brazil. *J. of Tropical Ecol.* 8:339-348.
- DAVIDSON, D.W. and MCKEY, D. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J. Hym. Res.* 2(1): 13-83.
- DEJEAN, A. and TURILLAZZI, S. 1992. Territoriality during trophobiosis between wasps and homopterans. *Trop. Zool.* 5: 237-247.
- DEL-CLARO, K. ; BERTO, V. and RÉU, W. 1995. Herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation. Submetido.
- DEL-CLARO, K. and MOUND, L.A. 1995. A new specie of Thysanoptera, *Liothrips didymopanicis*, of Brasil. Submetido.
- DEL-CLARO, K. and OLIVEIRA, P.S. 1993. Ant-homoptera interaction: do alternative sugar sources distract tending ants?. *Oikos* 68:202-206.
- DEL-CLARO, K.; PIZO, M.A. and OLIVEIRA, P.S. 1994. Hierarquia de dominância entre formigas na utilização de nectários extraflorais de *Urena lobata* (Malvaceae). Em prep.
- DeVRIES, P.J. 1991. Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies. In: Huxley, C.R. and Cutler, D.F. (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 143-156.
- DeVRIES, P.J. and BAKER, I. 1989. Butterfly exploitation of an ant-plant mutualism: adding insult to herbivory. *J. New York Ent. Soc.* 97: 332-340.

- DIETRICH, C.H. and DEITZ, L.L. 1991. Revision of the Neotropical Treehopper Tribe Aconophorini (homoptera: Membracidae). Dept. of Agricultural Communications, North Carolina State Univ., pp. 1 - 134, Raleigh, North Carolina.
- DOUGLAS, J.M. and SUDD, J.H. 1980. Behavioural coordination between an aphid (*Symydobius ablongus* von Heyden; Hemiptera: Callaphidae) and the ant that attends it (*Formica lugubris* Zetterstedt; Hymenoptera: Formicidae): an ethological study. *Anim. Behav.* 28: 1127-1139.
- DREISIG, H. 1988. Foraging rate of ants collecting honeydew or extrafloral nectar, and some possible constraints. *Ecol. Entomol.* 13: 143-154.
- EKKENS, D. 1972. Peruvian treehopper behaviour (Homoptera: Membracidae). *Entomologist's News* 83:257-271.
- FIALA, B. 1990. Extrafloral nectaries versus ant-Homoptera mutualisms: a comment on Becerra and Venable. *OIKOS* 59: 281-282.
- FLOATE, K.D. and WHITHAM, T.G. 1994. Aphid-ant interaction reduces chrysomelid herbivory in a cottonwood hybrid zone. *Oecologia* 97: 215-221.
- FREITAS, A.V.L. 1994. Biologia e ecologia de *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae) e sua interação com formigas em *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Tese de Mestrado, IB, UNICAMP, Campinas, SP.* 60 pp.
- FRITZ, R.S. 1983. Ant protection of a host plant's defoliator: consequence of an ant-membracid mutualism. *Ecology* 64: 787-797.
- FUNKHOUSER, W.D. 1950. *Genera Insectorum*; Homoptera Family Membracidae. Bruxelles, Desmet-Verteneuil ed., pp. 208 - 383.
- GARNETT, W.B. ; AKRE, R.D. and SEHLKE, G. 1985. Cocoon mimicry and predation by myrmecophilous diptera (Diptera:Syrphidae). *Flo. Ent.* 68: 615-621.
- GOODLAND, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. *J. Ecol.* 59:411-419.
- GRIER, C.C. and VOGT, D.J. 1990. Effects of aphid honeydew on soil nitrogen availability and net primary production in an *Alnus rubra* plantation in western Washington. *OIKOS* 57: 114-118.

- HAVILLAND, M.D. 1925. The membracidae of Kartabo, Bartica District, British Guiana, with descriptions of new species and binomial notes. *Zoologica* 6(3):229-290.
- HEADS, P.A. 1986. Bracken, ants and extrafloral nectaries. IV. Do wood ants (*Formica lugubris*) protect the plant against insect herbivores?. *J. Anim. Ecol.* 55:795-809.
- HILL, M.G. and BLACKMORE, P.J.M. 1980. Interactions between ants and the coccid *Icerya seychellarum* on Aldabra Atoll. *Oecologia* 45:360-365.
- HOCKING, B. Ant-plant mutualism: evolution and energy. In: *Coevolution of animals and plants*, Gilbert, L.E. and Raven, P.H. (eds.), Univ. of Texas Press, Austin, TX. pp. 78-90.
- HÖLDOBLER, B. and WILSON, E.O. 1990. *The Ants*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- HOWARD, R.W. ; STANLEY-SAMUELSON, D.W. and AKRE, R.D. 1990 a. Biosynthesis and chemical mimicry of cuticular hydrocarbons from the obligate predator, *Microdon albicomatus* Novak (Diptera: Syrphidae) and its ant prey, *Myrmica incompleta* Provancher (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Ent. Soc.* 63: 437-443.
- HOWARD, R.W. ; AKRE, R.D. and GARNETT, W.B. 1990 b. Chemical mimicry in an obligate predator of carpenter ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 83: 607-616.
- KEELER, K.H. 1989. Ant-plant interactions. In: *Plant-Animal Interactions*, Abrahamson, W.G. (ed.), pp. 207-242. McGraw Hill, New York.
- KISS, A. 1981. Melezitose, aphids and ants. *Oikos* 37:382.
- KOPTUR, S. 1992. Extrafloral nectary-mediate interactions between insects and plants. Pp. 81-129 (chapter 4), In E. Bernays (ed.) *Insect-Plant Interactions*. Vol. IV. CRC Press, Boca Raton.
- LAWTON, J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.* 28:23-39.
- LEIMAR, O. and AXEN, A. H. 1993. Strategic behaviour in an interspecific mutualism: interactions between lycaenid larvae and ants. *Anim. Behav.* 46:1177-1182.
- LOPES, B.C. 1984. Aspectos da ecologia de membracídeos (Insecta: Homoptera) em vegetação de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.

- MAJER, J.D. 1982. Ant-plant interactions in the Darling Botanical District of Western Australia. In: *Ant-plant interactions in Australia* (ed. R.C. Buckley). pp 45-62, Junk, The Hague.
- MATTSON, W.J.Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:119-161.
- MESSINA, F.J. 1981. Plant protection as a consequence of ant-membracid mutualism: Interactions on Goldenrod (*Solidago* sp). *Ecology* 62:1433-1440.
- MORAIS, H.C. 1980. Estrutura de uma comunidade de formigas arbóricolas em vegetação de campo cerrado. Master's Thesis, Univ. Estadual de Campinas, Sao Paulo, pp.123.
- NICKERSON, J.C.; KAY, C.A.R.; BUSCHMAN, L.L. and WHITCOMB, W.H. 1977. The presence of *Spissistilus festinus* as a factor affecting egg predation by ants in soybeans. *Fla. Entomol.* 60:193-199.
- O'DOWD, D.J. 1979. Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia* 43:233-248.
- O'DOWD, D.J. and CATCHPOLE, E.A. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp.- ant interactions. *Oecologia* 59:191-200.
- OLIVEIRA, P.S. 1988. Sobre a interação de formigas com o pequi do cerrado, *Caryocar brasiliensis* Camb. (Caryocaraceae): o significado ecológico de nectários extraflorais. *Tese de Doutorado*, Unicamp, Campinas, SP.
- OLIVEIRA, P.S. and BRANDÃO, C.R.F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the brasilian cerrados. In: Huxley, C.R. and Cutler, D.F. (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 182-212.
- OLIVEIRA, P.S., KLITZKE, C. and VIEIRA, E. 1994. The ant fauna associated with the extrafloral nectaries of *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) in an area of cerrado vegetation in Central Brazil. *Ent. Mo. Mag.* (no prelo).
- OLIVEIRA, P.S. and LEITÃO-FILHO, H.F. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomy distribution and abundance in the wood flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica* 19:140-148.

- OLIVEIRA, P.S. AND OLIVEIRA-FILHO, A.T. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in Western Brazil. In: *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*; (eds Price, P.W. ; Lewinsohn, T.M. ; Fernandes, G.W. and Benson, W.W.). Wiley, New York, pp. 163-175.
- OWEN, D.F. 1978. Why do aphids synthesize melezitose?. *OIKOS* 31: 264-267.
- OWEN, D.F. and WIEGERT, R. 1976. Do consumers maximize plant fitness? *OIKOS* 27: 488-492.
- PETELLE, M. 1980. Aphids and melezitose: a test of Owen's 1978 hypothesis. *OIKOS* 35: 127-128.
- PIERCE, N.E.; NASH, D.R.; BAYLIS, M. and CARPER, E.R. 1991. Variation in the attractiveness of lycaenid butterfly larvae to ants. In: *Ant-plant interactions*, Huxley, C.R. and Cutler, D.F. (eds.), pp.130-142. Oxford Univ. Press, Oxford.
- RASHBROOK, V.K. ; COMPTON, S.G. and LAWTON, J.H. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology* 73: 2167-2174.
- RICO-GRAY, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the Dry Tropical Lowlands of Coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25(3):301-315.
- RISEBROW, A. and DIXON, A.F.G. 1987. Nutritional ecology of phloem-feeding insects. In: *Nutritional Ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*, Slansky, F. Jr. and Rodriguez, J.G. (eds.), pp. 421-448, John Wiley & Sons Inc., New York.
- SCHEMSKE, D.W. 1982. Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. *Ecology* 63(4):932-941.
- SUDD, J.H. 1987a. Ant-aphid mutualism. In: *Aphids: their biology, natural enemies, and control, Vol.A*, Minks, A. K. and Harrewijn, P (eds.), pp. 355-65. Elsevier, Amsterdam.
- SUDD, J.H. 1987b. Ants as partners. In: *The behavioral ecology of ants*, Sudd, J.H. (ed.), pp.120-136. Chapman & Hall, New York.
- SUDD, J.H. and SUDD, M.E. 1985. Seasonal changes in the response of wood ants (*Formica lugubris*) to sucrose baits. *Ecol. Entomol.* 10: 89-97.

- TAKEDA, S. ; KINOMURA, K. and SAKURAI, H. 1982. Effects of ant attendance on the honeydew excretion and larviposition of the cowpea aphid. *Appl. Entomol. Zool.* 17: 133-135.
- WAGNER, D. 1993. Species-specific effects of tending ants on the development of lycaenid butterfly larvae. *Oecologia* 96: 276-281.
- WAY, M.J. 1954. Studies on the association of the ant *Oecophylla longinoda* (Lat.) with the scale insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccoidae). *Bull. Entomol. Res.* 45:113-134.
- WAY, M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 8:307-344.
- WHITTAKER, J.B. 1991. Effects of ants on temperate woodland trees. In: Huxley, C.R. and Cutler, D.F. (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 67-79.
- WOOD, T.K. 1984. Life history patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae). *Sociobiology* 8(3):299-344.