

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

HIERARQUIA DE DOMINÂNCIA NO CERRADO: a sobrevivência de *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Hemiptera: Membracidae) em função das formigas *Camponotus crassus* e *Cephalotes* sp. em *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae)

Vitor Miguel da Costa Silva

Monografia apresentada à Coordenação do Curso de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Uberlândia, para a obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Uberlândia MG  
Novembro- 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

HIERARQUIA DE DOMINÂNCIA NO CERRADO: a sobrevivência de *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Hemiptera: Membracidae) em função das formigas *Camponotus crassus* e *Cephalotes* sp. em *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae)

Vitor Miguel da Costa Silva

Orientador: Kleber Del Claro

Monografia apresentada à Coordenação do Curso de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Uberlândia, para a obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Uberlândia MG  
Novembro - 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

HIERARQUIA DE DOMINÂNCIA NO CERRADO: a sobrevivência de *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Hemiptera: Membracidae) em função das formigas *Camponotus crassus* e *Cephalotes* sp. em *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae)

Vitor Miguel da Costa Silva

Kleber Del Claro  
INBIO - UFU

Homologado pela coordenação do  
curso de Ciências biológicas em  
\_\_\_/\_\_\_/\_\_\_

Coordenadora: Celine de Melo

Uberlândia MG  
Novembro- 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

HIERARQUIA DE DOMINÂNCIA NO CERRADO: a sobrevivência de *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Hemiptera: Membracidae) em função das formigas *Camponotus crassus* e *Cephalotes* sp. em *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae)

Vitor Miguel da Costa Silva

Aprovado pela banca examinadora em \_\_/\_\_/\_\_ Nota:

---

Kleber Del Claro

Uberlândia, 28 de novembro de 2018

## AGRADECIMENTOS

Agradeço,

À Deus por tornar possível a realização deste sonho e sempre ter me dado força para superar os momentos de dificuldades durante esta caminhada.

À minha família, meus amigos e a minha namorada, que sempre estiveram ao meu lado e me apoiaram na tomada de decisões. Nada disto seria possível sem a ajuda e o apoio de vocês.

Do mesmo modo, a todos os integrantes da LECI (Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações), que de alguma forma contribuíram para minha formação profissional e crescimento enquanto pessoa.

Ao Eduardo Calixto e a Camilla Marra, que sempre estiveram ao meu lado nesta caminhada.

À Drielly, que nesses três anos de amizade e companheirismo, nunca mediu esforços em me ajudar.

Ao professor Kleber Del Claro, por ter aceitado me orientar durante toda a graduação, pelos ensinamentos, puxões de orelha, e por ter colocado pessoas tão especiais na minha vida.

À Universidade Federal de Uberlândia, seus colaboradores e ao corpo docente, pela recepção em Uberlândia e pela formação.

Ao Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, por ter concedido o espaço para os diversos trabalhos desenvolvidos durante a graduação, e ao CNPQ pela bolsa de estudos.

HIERARQUIA DE DOMINÂNCIA NO CERRADO: a sobrevivência de *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Hemiptera: Membracidae) em função das formigas *Camponotus crassus* e *Cephalotes* sp. em *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae)

Costa, Vitor M. S.; Marra, Camilla T.; Del-Claro, Kleber.

UFU

**RESUMO:** Hemípteros fitófagos podem se associar a formigas que os protegem, em uma relação tri-trófica, onde ao se alimentar dos exsudatos de membracídeos, as formigas podem aumentar a sobrevivência e o impacto desses insetos sobre as plantas hospedeiras. Entretanto, as formigas podem não corresponder a expectativa de proteger os membracídeos e, consequentemente não favorecer a sobrevivência desses insetos e da planta hospedeira. Através de experimentos de exclusão de *Camponotus crassus* e *Cephalotes* sp., testamos qual o impacto destas formigas sobre a população de *Enchenopa brasiliensis* em *Solanum lycocarpum*. A exclusão separada dessas formigas resultou em um aumento imediato e semelhante da população de membracídeos, assim como uma maior abundância desses insetos na presença de *Camponotus crassus* que na presença de *Cephalotes* sp. ( $f=15,6$ ;  $df=75$ ;  $p < 0,001$ ). Em ambos os casos, a exclusão dessas formigas acarretou na chegada de novas espécies de formigas na planta e, quando comparadas entre si, foi observado a preferência de *Camponotus crassus* em atender ninfas e adultos, e *Cephalotes* sp. em atender as massas de ovos ( $\chi^2=60,84$ ;  $df=2$ ;  $p < 0,001$ ). Assim, sugerimos que as diferenças quanto ao crescimento populacional, abundância e atendimento dos membracídeos pode estar relacionada às diferenças comportamentais de *Camponotus crassus* e *Cephalotes* sp. Logo, formigas dominantes podem interferir diretamente na composição de formigas que forrageiam as plantas, onde o hábito de forrageio, agressividade e abundância das formigas produzem diferentes efeitos sobre a população de membracídeos em *Solanum lycocarpum*.

**Palavras chave:** Recurso; Comportamento; Membracídeo; NEFs; *Honeydew*.

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

As interações entre insetos e plantas representam uma das mais antigas e importantes relações de sucesso entre dois grupos (DEL-CLARO *et al.*, 2009). De acordo com os registros fósseis, as primeiras interações entre insetos e plantas surgiram no período Devoniano, há cerca de 400 milhões de anos atrás, provavelmente através de uma relação antagônica, a herbivoria (LABANDEIRA, 2007). Entretanto, foi a partir do Cretáceo que essa interação atingiu o ápice em seu desenvolvimento, pois esse período representa o momento de origem do maior grupo de plantas atual, as angiospermas e, a diversificação dos insetos, que já eram abundantes nesse período (LABANDEIRA, 2007; DEL-CLARO & TOREZAN-SILINGARDI, 2012; GULLAN & CRANSTON, 2017). Logo, sabendo-se que as interações representam um elo necessário a toda vida na Terra, o surgimento das angiospermas na Era Mesozoica ficou marcado como o momento em que as relações entre insetos e plantas começaram a se tornar cada vez mais diversificadas, específicas e abundantes, contribuindo assim para a complexidade e dinamismo dos sistemas ecológicos (DEL-CLARO *et al.*, 2009; DEL-CLARO & TOREZAN-SILINGARDI, 2012; DEL-CLARO *et al.*, 2013).

A sobreposição dos períodos de irradiação adaptativa de plantas e insetos desencadeou o surgimento de íntimas relações que influenciaram diretamente no sucesso de ambos os grupos (LABANDEIRA, 2007). Relações essas, que envolvem tanto resultados benéficos, como polinização e dispersão de sementes, o que contribuiu para ocupação de novas regiões e reprodução cruzada entre as plantas (HOEKSEMA & BRUNA, 2000; DEL-CLARO & TOREZAN-SILINGARDI, 2012), quanto antagônicos, como a herbivoria, sendo essa a mais frequente e prejudicial para as plantas (DEL-CLARO & TOREZAN-SILINGARDI, 2012). Assim, como forma de conter a alta pressão imposta pelos insetos herbívoros, as plantas desenvolveram diferentes tipos de defesas contra esses insetos, como por exemplo: a produção de compostos químicos prejudiciais aos herbívoros, as defesas químicas (BIRKETT *et al.*, 2000; HARUTA *et al.*, 2001); o desenvolvimento e modificações de estruturas para evitar danos físicos (AGRAWAL & KONNO, 2009; CLISSOLD *et al.*, 2009); alterações na fenologia como forma de evitar os períodos de maior abundância de herbívoros (TOREZAN-SILINGARDI, 2007); sinergismo entre diferentes tipos de defesa (CALIXTO, 2015; LANGE & DEL-CLARO, 2014); associações com artrópodes capazes de preda/combater os herbívoros nas plantas, as defesas bióticas (RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007; LANGE & DEL-CLARO, 2014; CALIXTO, 2015). Em contrapartida, a coevolução também levou alguns herbívoros a desenvolverem adaptações e características que os permitam sobrepujar

as defesas apresentadas pelas plantas, dando sequência aos sucessivos processos de adaptação e contra adaptação entre plantas e insetos no decorrer do tempo evolutivo. Assim, em função do alto valor nutritivo das estruturas reprodutivas e vegetativas das angiospermas e, conseqüentemente a alta pressão imposta pelos herbívoros, insetos e plantas estão em uma íntima e contínua corrida coevolutiva, buscando sempre superar as barreias impostas uns pelos outros. (THOMPSON, 2005; DEL-CLARO & TOREZAN-SILINGARDI, 2012).

Dentre os vários tipos de interações entre insetos e plantas (antagonismo, mutualismo, oportunismo, comensalismo) ( DEL-CLARO & TOREZAN-SILINGARDI, 2012), muitas são mediadas por estruturas produtoras de néctar que não possuem ligação direta com a polinização, os nectários extraflorais (NEFs) (KOPTUR, 1992), ou ainda, por insetos sugadores de seiva que produzem um composto rico em açúcares, conhecido como *honeydew* (BUCKLEY, 1987a, 1987b), ambos fundamentais para o funcionamento das defesas bióticas (BLÜTHGEN *et al.*, 2000; RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007; CALIXTO, 2015). Assim, em função do alto valor energético tanto dos NEFs quanto do *honeydew*, vespas (ALVES-SILVA & DEL-CLARO, 2016), aranhas (NAHAS *et al.*, 2012, 2016) e principalmente formigas (WAY, 1963; RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007; ROSUMEK *et al.*, 2009; LACH *et al.*, 2010), se associam as plantas em um mutualismo defensivo, onde a planta oferece de forma direta ou indireta um recurso de alto valor energético (NEFs/*honeydew*) e, em troca recebe proteção contra a herbivoria (RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007; DEL-CLARO *et al.*, 2016).

Os NEFs podem ser encontrados em 108 famílias de plantas vasculares, apresentando diferenças acentuadas quanto a morfologia, a localização e a concentração energética de acordo com a espécie da planta, o que interfere diretamente sobre os tipos de interações mediadas por esse recurso (WEBER & KEELER, 2013). Adicionalmente, vários são os insetos produtores de *honeydew*, como, por exemplo: pulgões e membracideos (Hemiptera) (STEFANI *et al.*, 2000; DEL-CLARO & OLIVEIRA, 1999) e, algumas larvas de Lycaenidae (Lepidoptera) (BÄCHTOLD *et al.*, 2016), que se encontram constantemente aglomerados nas partes reprodutivas e vegetativas das plantas, onde são patrulhados prioritariamente por formigas. Ao protegerem os insetos secretores *honeydew* de seus predadores e inimigos naturais, as formigas também atacam/predam os herbívoros da planta hospedeira, causando assim um benefício indireto as plantas (DEL-CLARO & OLIVEIRA, 1999; STEFANI *et al.*, 2000; RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007; LACH *et al.*, 2010; FAGUNDES *et al.*, 2016).

## REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, A. A.; KONNO, K. Latex: a model for understanding mechanisms, ecology, and evolution of plant defense against herbivory. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 40, p. 311-331. 2009.
- ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO, K. Wasps are better plant-guards than ants in the extrafloral nectaried shrub *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae). **Sociobiology**, v. 63, n. 1, p. 705–711. 2016.
- BÄCHTOLD, A.; ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO, K. Ants, plant characteristics and habitat conservation status affect the occurrence of myrmecophilous butterflies on an extrafloral nectaried Malpighiaceae. **Studies on neotropical fauna and environment**, v. 51, n. 2, p. 112-120. 2016.
- BIRKETT, M. A.; CAMPBELL, C. A. M.; CHAMBERLAIN, K.; GUERRIERI, E.; HICK, A. J.; MARTIN, J. L.; MATTHES, M.; NAPIER, J. A.; PETTERSSON, J.; PICKETT, J. A.; POPPY, G. M.; POW, E. M.; PYE, B. J.; SMART, L. E.; WADHAMS, G. H.; WADHAMS, L. J.; WOODCOCK, C. M. New roles for cis-jasmone as an insect semiochemical and in plant defense. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, p. 9329-9334. 2000.
- BLÜTHGEN, N.; VERHAAGH, M.; GOITIA, W.; JAFFÉ, K.; MORAWETZ, W.; BARTHLOTT, W. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy the key role of extrafloral nectaries and hemipteran honeydew. **Oecologia**, v. 125, n. 2, p. 229-240. 2000.
- BUCKLEY, R. C. Interactions involving plants, homoptera, and ants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 19-23. 1987.
- BUCKLEY, R. C. Ant-Plant-Homopteran Interaction. **Advances in Ecological Research**, v. 16, p. 53-85. 1987.
- CALIXTO, E. S. **Interação formiga - planta : impacto da variação na oferta de néctar extrafloral sobre o forrageamento de formigas**. Tese de Mestrado, Universidade de São Paulo Faculdade de Filosofia, Ciência e Letra de Ribeirão Preto. 2015. p. 74.
- CLISSOLD, F. J.; SANSON, G. D.; READ, J.; SIMPSON, S. J. Gross versus net income: how plant toughness affects performance of an insect herbivore. **Ecology**, v. 90, p. 3393–3405. 2009.
- DEL-CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S. Ant-homoptera interactions in a Neotropical savanna: the honeydew-producing treehopper *Guayaquila xiphias* (Membracidae) and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). **Biotropica**, v. 31, n. 1, p. 135-144. 1999.
- DEL-CLARO, K.; TORENZAN-SILINGARDI, H. M.; BELCHIOR, C.; ALVES-SILVA, E. Ecologia Comportamental: uma ferramenta para a compreensão das relações animais-plantas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, n. 1, p. 16–26. 2009.
- DEL-CLARO, K.; TORENZAN-SILINGARDI, H. M. **Ecologia de interações plantas-**

**animais: uma abordagem ecológico-evolutiva.** Rio de Janeiro: Technical Books, 2012.

DEL-CLARO, K.; STEFANI, V.; LANGE, D.; VILELA, A. A.; NAHAS, L.; VELASQUES, M.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. A importância de estudos sobre história natural para a melhor compreensão das redes de interações animal-planta. **Bioscience Journal**, v. 29, n. 2, p. 439–448. 2013.

DEL-CLARO, K.; RICO-GRAY, V.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; ALVES-SILVA, E.; FAGUNDES, R.; LANGE, D.; DÁTILLO, W.; VILELA, A. A.; AGUIERRE, A.; RODRIGUEZ-MORALES, D. Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. **Insectes Sociaux**, p.1-15. 2016.

FAGUNDES, R.; DATTILO, W.; RICO-GRAY, V.; DEL CLARO, K.; RIBEIRO, S. P. Food source availability and interspecific dominance as structural mechanisms of ant-plant-hemiptera multitrophic networks. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 10, p. 207-220. 2016.

GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. **Os insetos: um resumo de entomologia.** São Paulo: Roca, 2017.

HARUTA, M.; MAJOR, I. T.; CHRISTOPHER, M. E.; PATTON, J. J.; CONSTABEL, C. P. A Kunitz trypsin inhibitor gene family from trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.): cloning, functional expression, and induction by wounding and herbivory. **Plant Molecular Biology**, v. 46, p. 347- 359. 2001.

HOEKSEMA, J. D.; BRUNA, E. M. Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. **Oecologia**, v. 125, n. 3, p. 321–330. 2000.

KOPTUR, S. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Bernays, E. A. (Org.). **Insect–Plant Interactions.** Florida: CRC Press, 1992. p. 81-129.

LABANDEIRA, C. The origin of herbivory on land: initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. **Insect Science**, v. 14, p. 259–275. 2007.

LACH, L.; PARR, C. L.; ABBOTT, K. L. **Ant Ecology.** New York: Oxford University Press, 2010. p. 402.

LANGE, D.; DEL-CLARO, K. Ant-plant interaction in a tropical savanna: may the network structure vary over time and influence on the outcomes of associations? **PLoS ONE**, v. 9, e105574. 2014.

NAHAS, L.; GONZAGA, M. O.; DEL-CLARO, K. Emergent Impacts of Ant and Spider Interactions: herbivory reduction in a tropical savanna tree. **Biotropica**, v. 44, n. 4, p. 498–505. 2012.

NAHAS, L.; GONZAGA, M. O.; DEL-CLARO, K. Wandering and web spiders feeding on the nectar from extrafloral nectaries in neotropical savanna. **Journal of Zoology**, p. 1–8. 2016.

RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions.** Chicago: University of Chicago Press, 2007. p. 331.

ROSUMEK, F. B.; SILVEIRA, F. A. O.; NEVES, F. S.; BARBOSA, N. P.; DINIZ, L.; OKI, Y.; PEZZINI, F.; FERNANDES, G. W.; CORNELISSEN, T. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. **Oecologia**, v. 160, n. 3, p. 537–549. 2009.

THOMPSON, J. N. **The geographic mosaic of coevolution**. Chicago: University of Chicago Press, 2005. p. 443.

TOREZAN-SILINGARDI, H. M. **A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpigiaceae em um cerrado de Minas Gerais**. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto. 2007. p. 180.

STEFANI, V.; SEBAIO, F.; DEL-CLARO, K. Desenvolvimento de *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Homoptera, Membracidae) em plantas de *Solanum lycocarpum* St.Hill. (Solanaceae) no cerrado e as formigas associadas. **Revista brasileira de Zoociências Juiz de Fora**, v. 2, n. 1, p. 21-30. 2000.

WAY, M. J. Mutualism between ants and honeydew producing- homopterans. **Annual review of entomology**, v. 8, p. 307–344. 1963.

WEBER, M. G.; KEELER, K. H. The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. **Annals of Botany**, v. 111, n. 6, p. 1251–1261. 2013.

## 1. INTRODUÇÃO

As defesas bióticas protagonizadas por formigas podem ser classificadas como uma relação de benefício mútuo entre os envolvidos, pois ao se engajarem nesse tipo de interação as formigas acabam protegendo as plantas de seus herbívoros e inimigos naturais em troca de alimento (HENRE *et al.*, 1999). Assim, tanto os nectários extraflorais (NEFs) quanto o *honeydew* representam os principais mediadores desse tipo de defesa, visto que estão intimamente relacionados a uma ação defensiva das plantas contra a alta pressão imposta pelos herbívoros (DEL-CLARO *et al.*, 2016). No entanto, o alto valor energético dos NEFs e, principalmente do *honeydew*, o qual constitui um recurso mais concentrado e diversificado que os NEFs, podem influenciar na forma de ação das defesas bióticas e conseqüentemente nos percursos dessas interações, interferindo nas espécies de formigas (BLÜTHGEN *et al.*, 2000; BLÜTHGEN *et al.*, 2004; FAGUNDES *et al.*, 2017), no tipo de herbívoro (ALVES-SILVA *et al.*, 2012), e nos polinizadores atuantes nas plantas (ASSUNÇÃO *et al.*, 2014; CARDOSO, 2017; VILLAMIL *et al.*, 2018)

As interações tri-tróficas mediadas por NEFs e/ou *honeydew* representam um perfeito exemplo de como esses recursos influenciam nos demais níveis tróficos, alterando o funcionamento padrão das interações antagônicas entre herbívoros e plantas, aumentando a riqueza de animais nas plantas e contribuindo positivamente para o *fitness* dos envolvidos (RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007). Um exemplo que tem sido amplamente explorado é a ação defensiva das formigas contra os herbívoros, que reduz a perda de área foliar e floral, aumentando o sucesso reprodutivo das plantas (RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007; ROSUMEK *et al.*, 2009; LANGE & DEL-CLARO, 2014). No entanto, alguns autores têm contestado a fidelidade das formigas nessas interações e, relatam que a proteção mediada por formigas pode não ser tão eficiente ou resultar em um custo indireto para as plantas e membracídeos, como, por exemplo: repelir os polinizadores (ASSUNÇÃO *et al.*, 2014; CARDOSO, 2017; VILLAMIL *et al.*, 2018), ineficiência em combater os herbívoros e predadores (ALVES-SILVA *et al.*, 2014), intensificação dos danos causados pelos membracídeos (BUCKLEY, 1987a, 1987b; BYK & DEL-CLARO, 2010), ou simplesmente, se aproveitam do recurso sem oferecer qualquer tipo de proteção (DEL-CLARO & SANTOS, 2001; FAGUNDES *et al.*, 2017). Assim, as interações multitróficas mediadas por formigas e NEFs/*honeydew* nem sempre representam uma relação de benefício mútuo entre os envolvidos, estando sujeita a variações no tempo e no espaço (THOMPSON, 1997, 2005).

As relações de custo e benefício, o *trade off*, representam o fator determinante para o funcionamento das interações mutualísticas entre insetos e plantas, onde os integrantes priorizam o menor esforço físico/fisiológico combinado com o máximo ganho energético (BRONSTEIN, 1994). Assim, muitas das relações classificadas como interações mutualísticas, podem não representar uma relação de benefício mútuo entre os envolvidos em função do *trade off* entre as espécies interagentes (BRONSTEIN, 1994), o que de acordo com alguns trabalhos recentes, pode ser observado em algumas interações em que as formigas que não defendem as plantas de seus herbívoros, interagindo de forma parasita ou comensal (LANGE & DEL-CLARO, 2014; FAGUNDES *et al.*, 2017). Ademais, algumas plantas também são capazes de controlar a concentração e disponibilidade dos NEFs para atrair formigas com melhor capacidade defensiva, visando obter uma defesa mais efetiva em função do autocontrole dos gastos energéticos (SWIFT & LANZA, 1993; SWIFT *et al.*, 1994; ANJOS *et al.*, 2017). Assim, muitos estudos têm tentado explicar os diferentes efeitos do *trade off* nas interações tri-tróficas mediadas por NEFs/*honeydew* e formigas através das relações positivas e negativas vinculadas as concentrações energéticas de ambos os recursos. De acordo BLÜTHGEN *et al.*, (2000), o maior valor energético do *honeydew* em relação aos NEFs pode proporcionar uma defesa mais eficiente para as plantas e membrácídeos, visto que o *honeydew* está intimamente vinculado a espécies de formigas extremamente agressivas. Adicionalmente, as variações na qualidade dos NEFs e *honeydew* interferem diretamente na composição de formigas que forrageiam as plantas (BLÜTHGEN *et al.*, 2004; FAGUNDES *et al.*, 2016), o que pode gerar efeitos negativos no sucesso reprodutivo das plantas e membrácídeos. Consequentemente, o valor energético dos NEFs/*honeydew* e o comportamento das formigas interagentes vão determinar o tipo de relação nessas interações multitróficas.

Portanto, as interações tri-tróficas têm se tornado objeto de estudo por muitos pesquisadores (DEL-CLARO, 2004; RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007), principalmente no Cerrado (DEL-CLARO, 2004), que por ser um ambiente fortemente ameaçado devido às atividades antrópicas (MYERS *et al.*, 2000; COUTINHO, 2002; KLINK *et al.*, 2005;), possui grande diversidade de relações mutualísticas que representam um ótimo modelo para melhor compreensão da diversidade das interações e coevolução entre espécies (DEL-CLARO, 2004; DEL-CLARO *et al.*, 2016; DEL-CLARO, 2009; THOMPSON, 1997). Assim, partindo da premissa de que as formigas associadas ao *honeydew* representam formigas dominantes, agressivas e territoriais (BLÜTHGEN *et al.*, 2000; BLÜTHGEN *et al.*, 2004), o presente estudo buscou avaliar o comportamento das espécies de formigas *Camponotus crassus* e

*Cephalotes* sp. associadas aos membracídeos da espécie *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Hemiptera: Membracidae) na planta *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae), respondendo as seguintes questões: (i) A espécie de formiga envolvida na interação causa influência direta na abundância dos membracídeos? (ii) Na ausência/baixa frequência da espécie dominante, outras espécies tendem a ocupar a planta e atender os membracídeos? (iii) Existe diferença na frequência de atendimento por parte das formigas quanto aos estágios de desenvolvimento dos membracídeos?

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

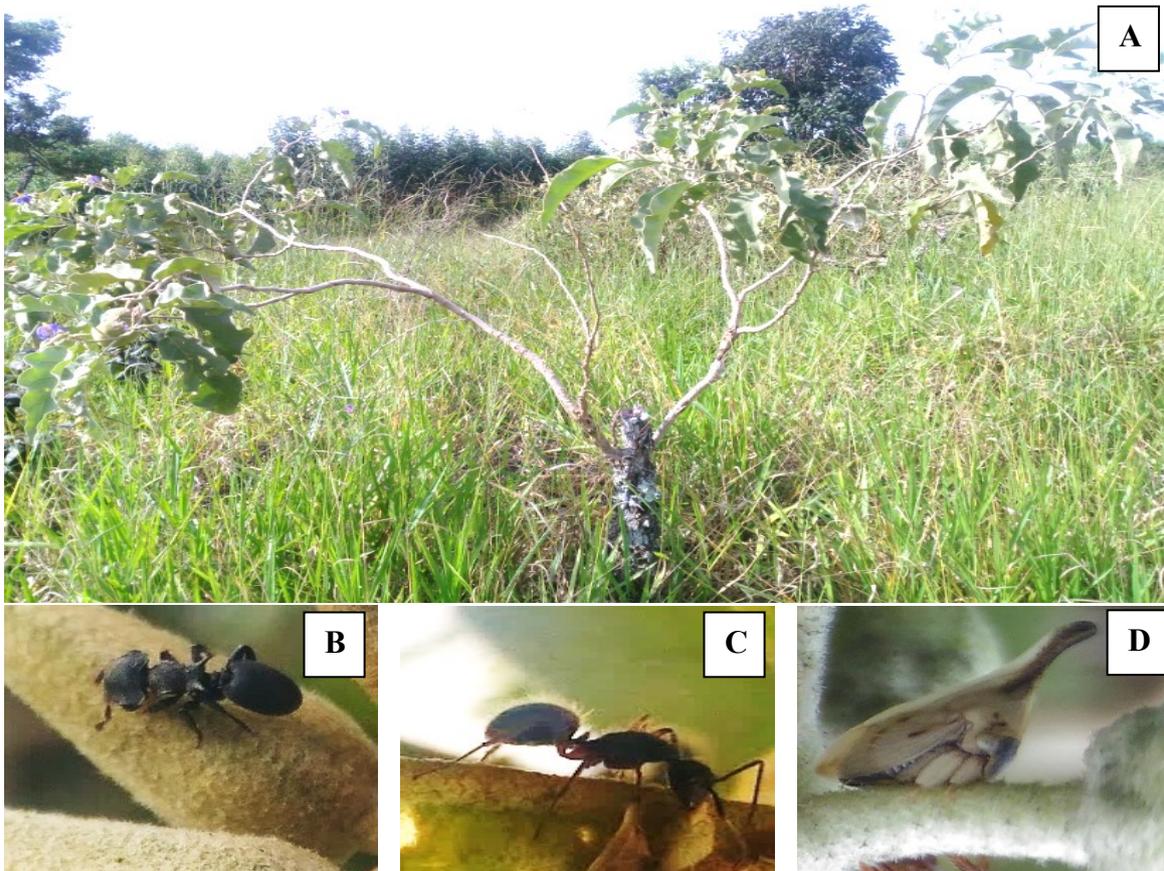
### 2.1 Área de estudo

O presente estudo foi realizado próximo a Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (18° 59' S e 48° 18' O) no bioma Cerrado, em uma região de pastagem na divisa da reserva com fazendas e plantações de *Eucalyptus* sp. Próximo a essa área, também existe um local de deposição de entulhos e com intensa atividade da população local. O Cerrado é caracterizado por apresentar duas estações bem definidas, uma chuvosa de outubro a março e uma seca de maio a setembro, com precipitação e temperatura anual média em torno de 1.550 mm e 22°C (COUTINHO, 2002; WALTER, 2006).

### 2.2 Espécies de estudo

A espécie *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae) é encontrada na forma de arbusto lenhoso, podendo atingir de 1 a 3 m de altura (Figura 1 A). Possui troncos ocos, floração contínua, fruto do tipo baga e é constantemente infestada por hemípteras sugadores de seiva *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Hemiptera: Membracidae) (Figura 1 D). A maioria dessas plantas são visitadas pelas formigas *Camponotus crassus* (Figura 1 C) ou *Cephalotes* sp. (Figura 1 B), espécies características do Cerrado e comuns na localidade do estudo (LANGE & DEL-CLARO, 2014). Tais espécies de formigas são abundantes e dominantes nos indivíduos de *S. lycocarpum*, sendo muitas vezes investigadas quanto a sua capacidade interativa nas plantas (LANGE & DEL-CLARO, 2014). *Camponotus crassus* nidificam no solo, muitas vezes construindo vários ninhos satélites e são forrageadoras ativas nas plantas

(ANJOS *et al.*, 2017; FAGUNDES *et al.*, 2017). Por outro lado, *Cephalotes* sp. são formigas arborícolas, que nidificam nos troncos ocos de *S. lycocarpum* e representam uma espécie dominante, porém, não agressiva e pouco ativa na planta (BYK & DEL-CLARO, 2010; LANGE & DEL-CLARO, 2014)



**Figura 1:** A) Planta *S. lycocarpum* hospedeira de insetos filófagos; B) Formiga *Cephalotes* sp; C) Formiga *C. crassus*; D) Membracideo *E. brasiliensis*.

### 2.3 Coleta de dados

A reserva possui uma estrada principal que foi utilizada como ponto de referência para delimitar dois transectos laterais de 100 metros cada, onde foram marcados 20 indivíduos adultos de *S. lycocarpum* para a coleta de dados. Todos os indivíduos eram hospedeiros de membracídeos e possuíam *C. crassus* ou *Cephalotes* sp. como formigas dominantes do recurso oferecido por esses insetos, tinham tamanho e arquitetura semelhantes e distância mínima de cinco metros uns dos outros. Essa distância foi determinada a fim de evitar a marcação de clones, aumentando assim a veracidade dos resultados.

A partir dos 20 indivíduos selecionados, foram idealizados dois grupos de 10 indivíduos cada, com base na espécie de formiga dominando do recurso fornecido pelos membracídeos. No grupo *Cephalotes*, a formiga *Cephalotes* sp. era a espécie dominante, e no grupo *Camponotus*, o recurso era dominado exclusivamente pela formiga *C. crassus*.

Após a seleção e divisão dos indivíduos de *S. lycocarpum* (grupo *Camponotus* e grupos *Cephalotes*), as formigas dominantes de cada grupo tiveram seus ninhos excluídos e em seguida, foram contabilizadas e retiradas manualmente de seus respectivos grupos de dominância. Simultaneamente, deu-se início a contagem do número de ovos, ninfas e adultos de *E. brasiliensis* e as espécies de formigas que forrageavam *S. lycocarpum* no decorrer do estudo. Adicionalmente, as formigas remanescentes da espécie excluída eram retiradas manualmente a cada dois dias e as contagens ocorreram uma vez a cada semana, entre os meses de setembro e outubro, totalizando 4 coletas.

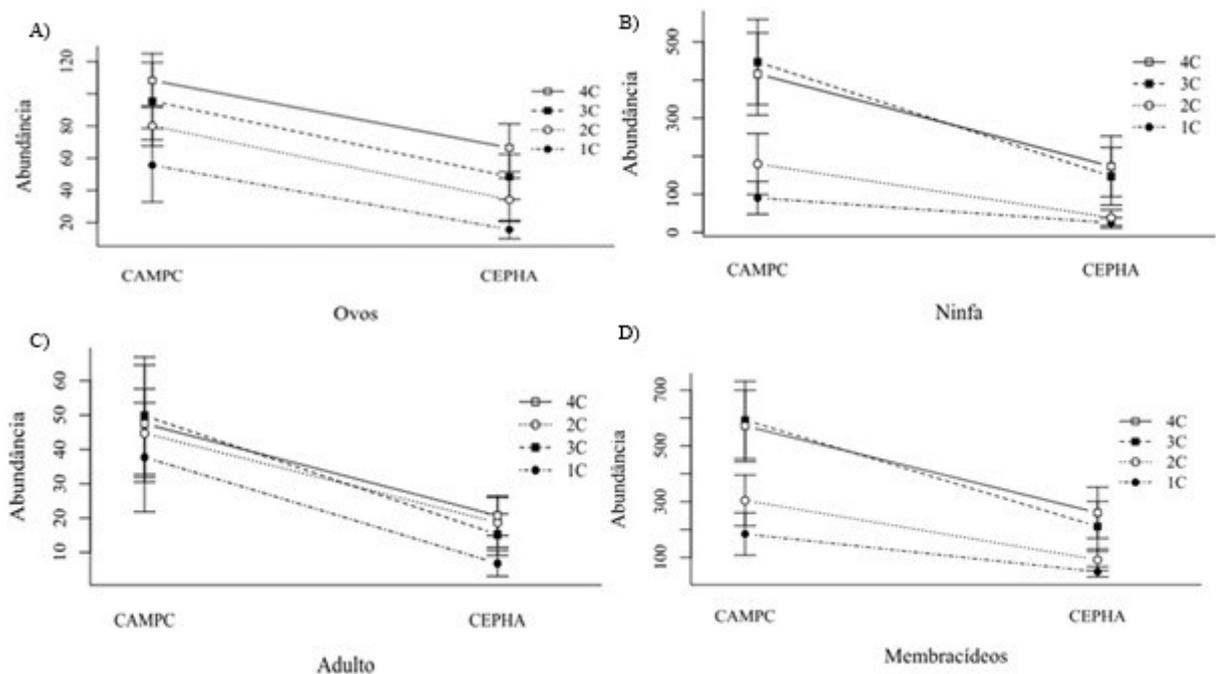
Em outubro de 2017, logo após o fim da quantificação da sobrevivência dos membracídeos, foram feitas seções semanais de observações para *C. crassus* e *Cephalotes* sp. em plantas isoladas daquelas utilizadas para contagem dos membracídeos. As observações foram feitas utilizando o método animal focal (ver DEL-CLARO 2002), através do qual foram quantificadas o número de vezes em que as formigas atendiam os membracídeos em seus diferentes estágios de desenvolvimento (oviposições, ninfas e adultos) e permitiu observar as relações agonísticas entre formigas e outros insetos em *S. lycocarpum*. As observações ocorreram entre os períodos de 7:00 as 11:00 e 14:00 as 18:00 e tiveram um total de 10 horas para cada uma das espécies de formiga, sendo que cada seção teve duração de 30 minutos.

## 2.4 Análise de dados

Para a análise de dados, através do software RStudio 3.4, foi feita uma Análise de Variância (ANOVA) para avaliar as diferenças no crescimento populacional e abundância de *E. brasiliensis* (oviposições, ninfas e adultos) entre as coletas nos tratamentos *Cephalotes* e *Camponotus*. Também foram feitos gráficos de frequências para visualizar as mudanças na composição de formigas que forrageavam a planta no decorrer do estudo, e por fim, um qui quadrado ( $X^2$ ) para analisar a frequência com que as formigas *Cephalotes* sp. e *C. crassus* atendiam as oviposições, ninfas e adultos de *E. brasiliensis*.

## 3. RESULTADOS

Nos 20 indivíduos de *S. lycocarpum*, foi observada uma maior quantidade de membracídeos atendidos pela formiga *C. crassus* que *Cephalotes* sp. na primeira coleta (Figura 2- 1C). Essa diferença na quantidade de membracídeos nos grupos Cephalotes e Camponotus se manteve mesmo após a exclusão da espécie de formiga dominante em cada grupos (*Cephalotes* sp. e *C. crassus*) (Figura 2- 2C, 3C, 4C), o que coincidiu com um crescimento contínuo das populações de membracídeos entre as coletas em todos os estágios de desenvolvimento do inseto ( $f=15,6$ ;  $df=75$ ;  $p < 0,001$ ) (Figura 2).



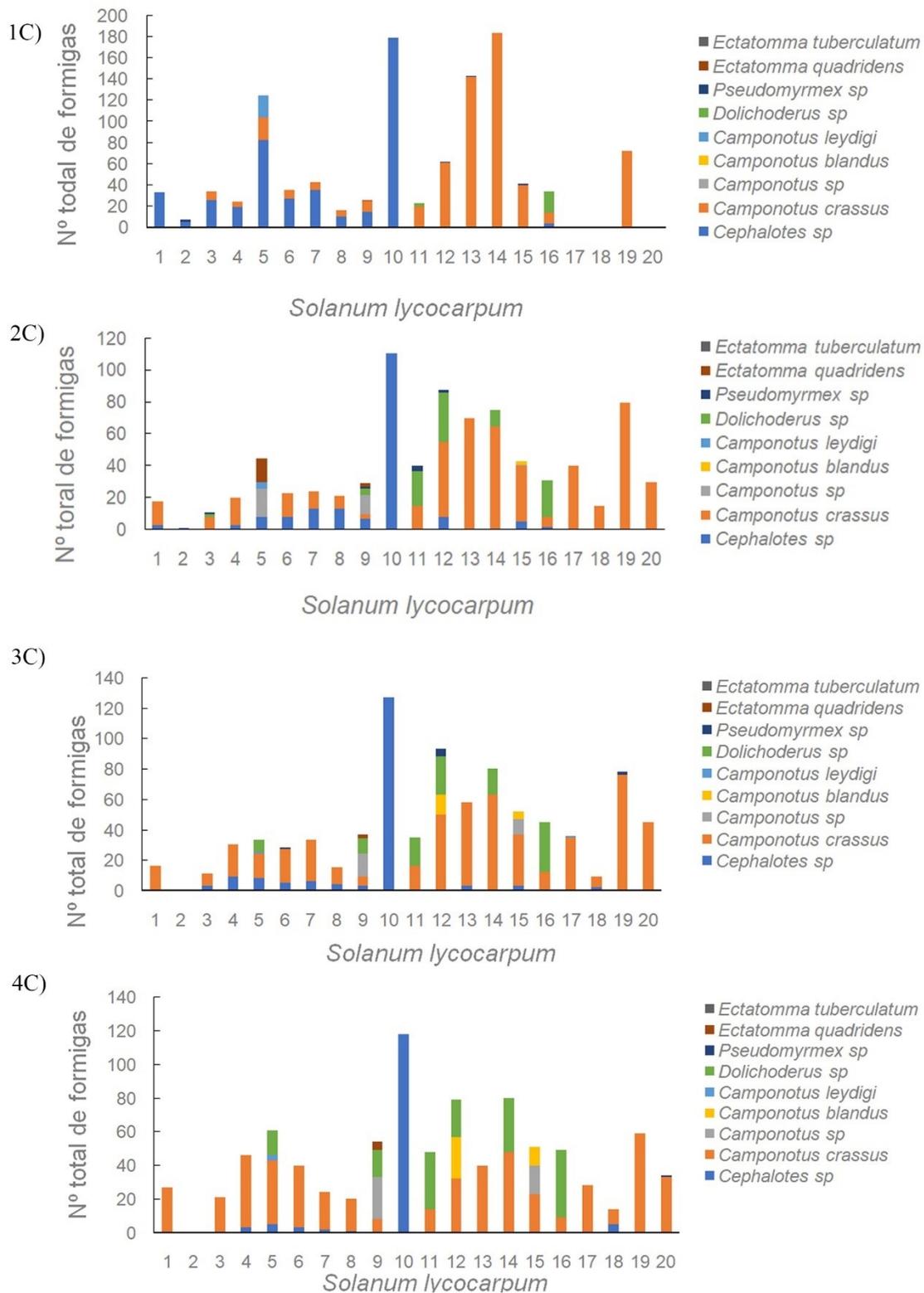
**Figura 2 – Análises relacionadas a sobrevivência de *E. brasiliensis* em diferentes coletas (da esquerda para direita): A, B, C) Quantidade de oviposições, ninfas e adultos na ausência da formiga dominante; D) Número absoluto de *E. brasiliensis* na ausência da formiga dominante. Considerando “C” enquanto coleta, 1C, 2C, 3C, 4C representam a ordem cronológica das coletas.**

A partir do momento em que houve a exclusão dos ninhos da espécie de formiga dominante do recurso em *S. lycocarpum* (*Cephalotes* sp. ou *C. crassus*), foi observada a presença de outras espécies de formigas forrageando a planta (Figura 3- 2C, 3C, 4C). No entanto, mesmo com a exclusão dos ninhos de *C. crassus*, foi registrado uma abundância considerável dessa espécie nos indivíduos de ambos os grupos (Figura 3- 2C, 3C, 4C). Ademais, ao observarmos as coletas como um todo, os dados sugerem uma mudança gradual na comunidade de formigas que forrageiam *S. lycocarpum* na ausência/abundância reduzida da espécie dominante (ver figura 3- 2C, 3C, 4C), como, por exemplo, o aparecimento de

*Camponotus blandus*, *Camponotus leydigi*, *Ectatomma quadridens*, *Ectatomma tuberculatum* e outras formigas que não se mostraram tão abundantes no início do experimento (Tabela 1).

**Tabela 1: Espécies de formigas associadas ao membracídeo *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Hemiptera:Membracidae) em *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae) próximo a reserva de Cerrado do CCPIU no decorrer do estudo.**

SUB FAMÍLIAS	FORMIGAS	%
FORMICINAE	<i>Camponotus leydigi</i> Forel, 1886	0,79 %
	<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	57,49 %
	<i>Camponotus blandus</i> (Smith, F., 1858)	1,53 %
	<i>Camponotus</i> sp.	2,68 %
MYRMICINAE	<i>Cephalotes</i> sp	25,40 %
PONERINAE	<i>Ectatomma quadridens</i> Fabr. (1793)	0,71 %
	<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	0,27 %
DOLICHODERINAE	<i>Dolichoderus</i> sp.	10,55 %
PSEUDOMYRMICINAE	<i>Pseudomyrmex</i> sp.	0,57 %



**Figura 3** – Variação na comunidade de formigas que forrageavam *S.lycocarpum*(de 1 a 10 grupo *Cephalotes*, de 11 a 20 grupos *Camponotus*). Variações nas espécies e quantidade de formigas que forragearam as plantas a partir do momento em que foi reduzida a abundância da espécie dominante do recurso.

A partir das observações de vinte indivíduos de *C. crassus* e *Cephalotes* sp., utilizamos o teste de Qui-quadrado para verificar a frequência com que essas formigas atendiam os membracídeos em seus diferentes estágios de desenvolvimento. Com base nessas observações, foi observado que *C. crassus* atende mais as ninfas e adultos de *E. brasiliensis* que as oviposições, e *Cephalotes* sp. atende mais as ninfas e oviposições que os adultos. Quando comparamos as duas espécies, verificamos que *Cephalotes* sp. atende mais as oviposições e menos ninfas e adultos que *C. crassus* ( $\chi^2=60,84;df=2;p<0,001$ ) (Figura 4). Adicionalmente, durante as observações também foram registrados 25 eventos de agressividade por parte de *C. crassus* (atacando outras formigas e visitantes da planta), o que não foi observado em *Cephalotes* sp. Ademais, durante as observações foram registrados 66 eventos em que *C. crassus* visitou diferentes agrupamentos de membracídeos presentes na planta, enquanto para *Cephalotes* sp. foram observadas apenas 15 visitas.

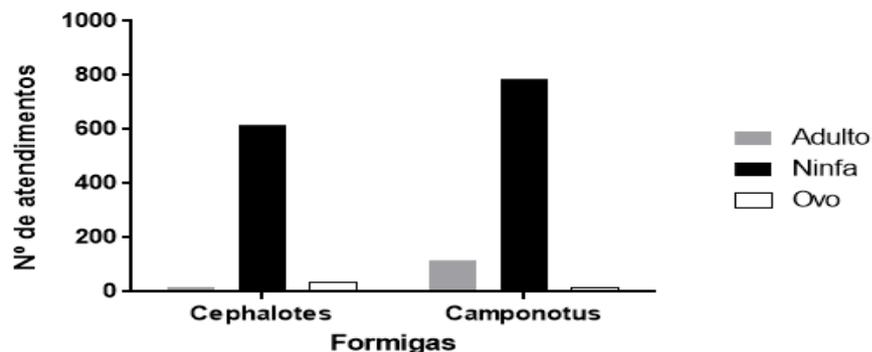


Figura 4 - Análise relacionada a frequência com que *C. crassus* e *Cephalotes* sp atendiam as oviposições, ninfas e adultos de *E. brasiliensis* (teste de Qui-quadrado).

#### 4. DISCUSSÃO

Os resultados vão de encontro com grande parte do que já se conhece sobre o comportamento de *C. crassus* e *Cephalotes* sp. nas interações tri-tróficas mediadas por *honeydew*, porém, trazem alguns questionamentos específicos quanto a relação dessas formigas com os membracídeos e a comunidade de formigas local. FAGUNDES *et al.*, (2017); ANJOS *et al.*, (2017); LANGE & DEL-CLARO (2014), estudando o efeito defensivo das relações formiga-planta, relataram que em função do comportamento agressivo, dominância, intenso hábito de forrageio e abundância, *C. crassus* representa a principal

formiga nas relações mutualísticas mediadas por NEFs no Cerrado. Tais resultados vão de encontro aos do nosso trabalho, onde a elevada abundância de *C. crassus* em relação as demais espécies mesmo após a exclusão de seus ninhos (ver figura 3- 2C, 3C, 4C), a manifestação de comportamento agressivo e o forrageio ativo ao visitar os membracídeos, reafirmam a dominância da espécie em um sistema diferente, mediado pelo *honeydew*. Entretanto, *Cephalotes* sp. também se mostrou extremamente abundante e dominante em alguns indivíduos de *S. lycocarpum* (Tabela 1), porém com ausência de comportamento agressivo e raramente visitando outros grupos de membracídeos presentes nas plantas, o que demonstra uma certa passividade de *Cephalotes* sp. quando comparada a *C. crassus*. Assim, nossos resultados vão de encontro aos trabalhos de LANGE & DEL-CLARO (2014) e BYK & DEL-CLARO (2010), onde apontaram que as formigas do gênero *Cephalotes* representam espécies pouco interativas, muitas vezes atuando de forma parasita e/ou comensal nas plantas portadoras de NEFs/*honeydew*.

A mudança na composição de formigas nos grupos *Camponotus* e *Cephalotes* após a exclusão dos ninhos de *C. crassus* e *Cephalotes* sp. (Figura 3- 2C,3C,4C), pode estar relacionada tanto ao comportamento quanto a características específicas das duas espécies excluídas. De acordo com estudos realizados por BLÜTHGEN *et al.*, (2000); BLÜTHGEN *et al.*, (2004); FAGUNDES *et al.*, (2017); em função de fatores como o tamanho, capacidade para recrutar, agressividade, hábito de forrageio e abundância, as formigas podem ser classificadas em dois grupos quanto a exploração de recursos como NEFs e *honeydew*: formigas agressivas (territoriais) e não agressivas (que coexistem com outras espécies). Ademais, diversos estudos têm sugerido uma acentuada relação entre a agressividade e dominância de algumas formigas a presença do *honeydew* nas plantas (LACH *et al.*, 2010; RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007; BLÜTHGEN *et al.*, 2000; BLÜTHGEN *et al.*, 2004), o que justifica a monopolização das populações de membracídeos e, conseqüentemente, dos indivíduos de *S. lycocarpum* por parte de *C. crassus* (ver figura 3). Por outro lado, o fato de *Cephalotes* sp. não ter se mostrado uma espécie agressiva como *C. crassus* mas nidificar nos indivíduos de *S. lycocarpum*, pode ter resultado na dominância observada na espécie no início do presente estudo (ver figura 3- 1C) (NEVES *et al.*, 2010; DAVIDSON *et al.*, 2003). Logo, acreditamos que a exclusão dos ninhos de *C. crassus* e *Cephalotes* sp. tenha enfraquecido o domínio dessas duas espécies em seus respectivos grupos, gerando assim uma oportunidade para que novas espécies de formigas começassem a forragear a planta e a competir pelo recurso (Figura 3). Contudo, sugerimos que a presença de *C. crassus* nas plantas do grupo

Camponotus após a exclusão dos ninhos (ver figura 3), possa ter se dado em função da existência de possíveis ninhos satélites no local de estudo.

Adicionalmente, a abundância de *E. brasiliensis* em *S. lycocarpum* se mostrou diferente na presença de *C. crassus*, *Cephalotes* sp. e das demais formigas que colonizaram a planta após a exclusão das duas espécies dominantes (Figura 2). Tais variações podem estar vinculadas tanto aos picos reprodutivos de *E. brasiliensis* registrados por STEFANI *et al.*, (2000), quanto pelas características e comportamento de cada espécie de formiga envolvida, visto que *C. crassus*, *Camponotus blandus*, *Camponotus leydigi*, *Ectatomma quadridens*, *Ectatomma tuberculatum* são bem conhecidas quanto a sua capacidade defensiva em plantas portadoras de NEFs e/ou insetos produtores de *honeydew* (FAGUNDES *et al.*, 2017; DEL-CLARO & SANTOS, 2001; LANGE & DEL-CLARO, 2014; CARDOSO, 2017). Ademais, alguns autores têm sugerido que a coexistência de diferentes espécies de formigas também pode resultar em uma relação benéfica para os membracídeos e, conseqüentemente para as plantas (BLÜTHGEN *et al.*, 2000; BLÜTHGEN *et al.*, 2004; MILLER, 2007), o que explica o crescimento da população de *E. brasiliensis* após a exclusão dos ninhos de *C. crassus* e *Cephalotes* sp. coincidindo com o aumento da riqueza de formigas na planta (Figura 2- 2C,3C,4C; Figura 3- 2C,3C,4C). Além do mais, a maior abundância de membracídeos no grupo Camponotus que no grupo Cephalotes na primeira coleta (Figura 2- 1C) pode estar relacionada às características defensivas de *C. crassus* e *Cephalotes* sp., pois vários estudos têm relatado a eficiência de *C. crassus* nas associações defensivas com membracídeos (FAGUNDES *et al.*, 2017; DEL-CLARO & SANTOS, 2001; LANGE & DEL-CLARO, 2014) e classificado as formigas do gênero *Cephalotes* como espécies de baixa eficiência defensiva (BYK & DEL-CLARO, 2010; LANGE & DEL-CLARO, 2014), assim como observado no presente estudo.

Uma vez que as ninfas de *E. brasiliensis* foram o estágio mais numeroso da espécie no decorrer do estudo (Figura 2B), acreditamos que a maior frequência de atendimento as ninfas por parte de *C. crassus* e *Cephalotes* sp. em relação as oviposições e adultos (figura 4), esteja relacionada a uma maior chance de contato entre essas formigas e as ninfas presentes na planta. Entretanto, a maior frequência de *C. crassus* atendendo os adultos que as oviposições e, *Cephalotes* sp. atendendo mais as oviposições que os adultos (Figura 4), provavelmente está relacionado com a estratégia de forrageio das duas espécies de formigas (FAGUNDES *et al.*, 2017; LANGE & DEL-CLARO, 2014; BYK & DEL-CLARO, 2010). Assim, é provável que a intensa atividade de *C. crassus* em *S. lycocarpum* (STEFANI *et al.*, 2000) resulte em maiores chances de contato com os membracídeos adultos, que são alados. Por outro lado, o

forrageio discreto de *Cephalotes* sp. (BYK & DEL-CLARO, 2010; LANGE & DEL-CLARO, 2014) não favorece tantos encontros entre a formiga e os membracídeos adultos, o que justifica a maior frequência de atendimento as ninfas e oviposições (Figura 3).

Nesse estudo, nós mostramos que a espécie de formiga associada aos membracídeos em *S. lycocarpum* interfere diretamente na abundância desses insetos na planta, onde as formigas apresentaram diferentes frequências de atendimento as oviposições, ninfas e adultos de *E. brasiliensis*. Além do mais, também demonstramos que tanto *C. crassus* quanto *Cephalotes* sp. monopolizam os indivíduos de *S. lycocarpum* e, aparentemente inibem o forrageio de outras espécies de formigas na planta. Assim, podemos concluir que as espécies de formigas dominantes em *S. lycocarpum* (*C. crassus* e *Cephalotes* sp.) interferem na comunidade de formigas na planta e na abundância de *E. brasiliensis*. Logo, sugerimos que as interações tri-tróficas mediadas pelo *honeydew* em *S. lycocarpum* são amplamente variáveis em função das espécies de formigas que dominam o recurso.

## 5. REFERÊNCIA

- ALVES-SILVA, E.; BARÔNIO, G. J.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Foraging behavior of *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae) on *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae): Extrafloral néctar consumption and herbivore predation in a tending ant system. **Entomological Science**, v. 16, n. 2, p. 162-169. 2012.
- ALVES-SILVA, E.; BÄCHTOLD, A.; BARÔNIO, G. J.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Ant-herbivore interactions in an extrafloral nectaried plant: are ants good plant guards against curculionid beetles? **Journal of Natural History**, v. 49, n. 13-14, p. 841-851. 2014.
- ANJOS, D. V.; CASERIO, B.; REZENDE, F. T.; RIBEIRO, S. P.; DEL-CLARO, K.; FAGUNDES, R. Extrafloral-nectaries and interspecific aggressiveness regulate day/night turnover of ant species foraging for nectar on *Bionia coriacea*. **Austral Ecology**, v. 42, n. 3, p. 317-328. 2017.
- ASSUNÇÃO, M. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause an indirect cost of mutualism? **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 5-6, p. 244-249. 2014.
- BLÜTHGEN, N.; VERHAAGH, M.; GOITIA, W.; JAFFÉ, K.; MORAWETZ, W.; BARTHLOTT, W. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy the key role of extrafloral nectaries and hemipteran honeydew. **Oecologia**, v. 125, n. 2, p. 229-240. 2000.
- BLÜTHGEN, N.; STORK, N. E.; FIEDLER, K. Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. **Oikos**, v. 106, n. 2, p. 344-368. 2004.
- BRONSTEIN, J. L. Conditional outcomes in mutualistic interactions. **Trends in Ecology & Evolution**, n. 9, p. 214-217. 1994.
- BUCKLEY, R. Ant-Plant-Homopteran Interactions. **Advances in Ecological Research**, v. 16, p. 53-85. 1987a.
- BUCKLEY, R. C. Interactions involving plants, homoptera, and Ants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 111-135. 1987b.
- BYK, J.; DEL-CLARO, K. Nectar- and pollen-gathering Cephalotes ants provide no protection against herbivory: A new manipulative experiment to test ant protective capabilities. **Acta Ethologica**, v. 13, n. 1, p. 33-38. 2010.
- CARDOSO, P. B. **Interação formiga-planta-polinizador em *Palicourea rigida* (Rubiaceae) no Cerrado: quando a proteção contra a herbivoria impacta negativamente a ação dos polinizadores.** Tese de Mestrado, Universidade de São Paulo Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto. 2017. p. 46.

- COUTINHO, L. M. O bioma do cerrado. In: Klein, Aldo Luiz (Org.). **Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois**. São Paulo: UNESP, 2000. Cap. 2, p. 77-92.
- DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R.; CHUA, T. H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, v. 300, p. 969–972. 2003.
- DEL-CLARO, K.; SANTOS, J. C. Interação entre formigas, herbívoros e nectários extralorais em *Tocoyena formosa* (Cham. & Schlecht.) K. Schum. (Rubiaceae) na vegetação do cerrado. **Revista brasileira Zoociência**, v. 3, n. 1, p. 77-92. 2001.
- DEL-CLARO, K. Multitrophic Relationships, Conditional Mutualisms, and the Study of Interaction Biodiversity in Tropical Savannas. **Neotropical Entomology**, v. 33, n. 6, p. 665–672. 2004.
- DEL-CLARO, K.; TORENZAN-SILINGARDI, H. M.; BELCHIOR, C.; ALVES-SILVA, E. Ecologia Comportamental: uma ferramenta para a Compreensão das relações animais-plantas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, n. 1, p. 16–26. 2009.
- DEL-CLARO, K.; RICO-GRAY, V.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; ALVES-SILVA, E.; FAGUNDES, R.; LANGE, D.; DÁTILLO, W.; VILELA, A. A.; AGUIERRE, A.; RODRIGUEZ-MORALES, D. Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. **Insectes Sociaux**, p.1-15. 2016.
- FAGUNDES, R.; DATTILO, W.; RICO-GRAY, V.; DEL CLARO, K.; RIBEIRO, S. P. Food source availability and interspecific dominance as structural mechanisms of ant-plant-hemiptera multitrophic networks. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 10, p. 207-220. 2016.
- FAGUNDES, R.; DATTILO, W.; RICO-GRAY, V.; DEL CLARO, K.; RIBEIRO, S. P. Differences among ant species in plant protection are related to production of extrafloral nectar degree of leaf herbivory. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 20, p. 1–13. 2017.
- HERRE, E. A.; KNOWLTON, N.; MUELLER, U. G.; REHNER, S. A. The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. **Elsevier Science**, v. 14, n. 60, p. 49-52. 1999.
- KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 147–155. 2005.
- LACH, L.; PARR, C. L.; ABBOTT, K. L. **Ant Ecology**. New York: Oxford University Press, 2010. p. 402.
- LANGE, D.; DEL-CLARO, K. Ant-Plant Interaction in a Tropical Savanna: may the network structure vary over time and influence on the outcomes of associations? **Plos one**, v. 9, n. 8. 2014.
- MILLER, T. E. X. Does having multiple partners weaken the benefits of facultative mutualism? A test with cacti and cactus-tending ants. **Oikos**, v. 116, n. 3, p. 500–512. 2007.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858. 2000.

NEVES, F. S.; BRAGA, R. F.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; DELABIE, J. H.; FERNANDES, G. W.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, A. G. Diversity of arboreal ants in a Brazilian tropical dry forest: effects of seasonality and successional stage. **Sociobiology**, v. 56, n. 1, p. 170–177. 2010.

RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The Ecology and Evolution of Interactions**. Chicago: University of Chicago Press, 2007.p. 331.

ROSUMEK, F. B.; SILVEIRA, F. A. O.; NEVES, F. S.; BARBOSA, N. P.; DINIZ, L.; OKI, Y.; PEZZINI, F.; FERNANDES, G. W.; CORNELISSEN, T. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. **Oecologia**, v. 160, p. 537-549. 2009.

STEFANI, V.; SEBAIO, F.; DEL-CLARO, K. Desenvolvimento de *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Homoptera, Membracidae) em plantas de *Solanum lycocarpum* St.Hill. (Solanaceae) no cerrado e as formigas associadas. **Revista brasileira de Zootecnia Juiz de Fora**, v. 2, n. 1, p. 21-30. 2000.

SWIFT, S.; LANZA, J. How do *Passiflora vines* produce more extrafloral nectar after simulated herbivore? **Bulletin of the Ecological Society of America**, v. 74, n. 2, p. 451-451. 1993.

SWIFT, S.; BRYANT, J.; LANZA, J. Simulated herbivory on *Passiflora incarnata* causes increased ant attendance. **Bulletin of the Ecological Society of America**, v. 75, p. 225. 1994.

THOMPSON, J. N. Conserving interaction biodiversity. In: Pickett, S. T. A.; Ostfeld, R. S.; Shachak, M.; Likens, G. E. (Eds.). **The ecological basis of conservation: heterogeneity, ecosystems, and biodiversity**. 1. ed. New York: Chapman & Hall, 1997. Cap. 27.p. 285-293.

THOMPSON, J. N. **The geographic mosaic of coevolution**. Chicago: University of Chicago Press, 2005.p. 443.

VILLAMIL, N.; BOEGE, K.; STONE, G. N. Ant-Pollinator conflict results in pollinator deterrence but no nectar trade-offs. **Frontiers in Plant Science**, v. 9. 2018.

WALTER, B. M. T. **Fitofisionomias do bioma Cerrado: síntese terminológica e relação florística**. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília. 2006. p. 389.