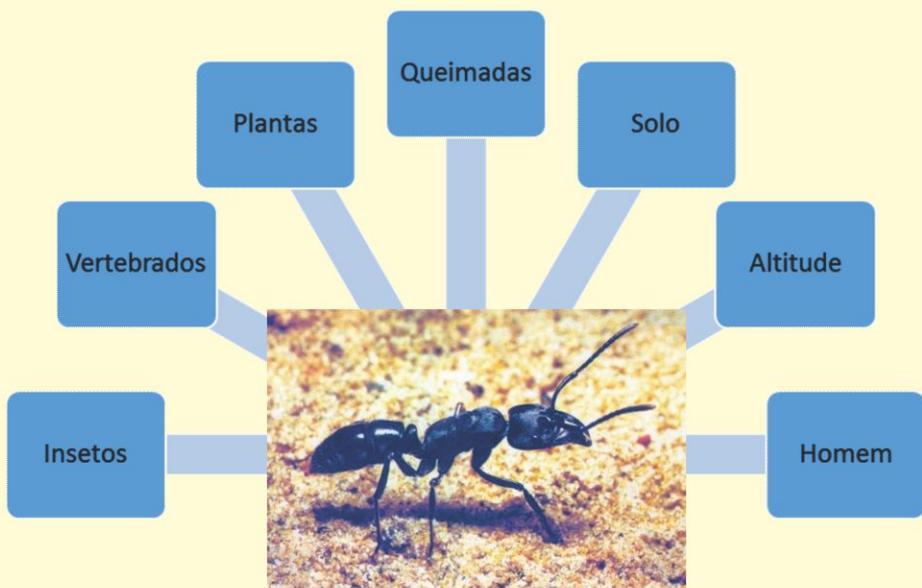


# Interações das formigas com outros organismos: diversidade ecológica e evolutiva



**Interações das formigas  
com outros organismos:  
diversidade ecológica  
e evolutiva**

**Elena Diehl**  
**Organizadora**

**Interações das formigas  
com outros organismos:  
diversidade ecológica  
e evolutiva**

**E-book**



**2017**

© Dos autores – 2017  
elenadiehl@gmail.com

Editoração: Oikos

Capa: Gabriel Diehl Fleig

Revisão: Carlos A. Dreher

Arte-final: Jair de Oliveira Carlos

Editora Oikos Ltda.  
Rua Paraná, 240 – B. Scharlau  
93120-020 São Leopoldo/RS  
Tel.: (51) 3568.2848 / 3568.7965  
contato@oikoseditora.com.br  
www.oikoseditora.com.br

I61 Interações das formigas com outros organismos:  
diversidade ecológica e evolutiva [e-book]. /  
Organizadora: Elena Diehl. – São Leopoldo:  
Oikos, 2017.

149 p.; 14 x 21cm.

ISBN 978-85-7843-743-5

1. Formiga. 2. Formiga – Diversidade ecológica. 3. Formiga – Organização social. 4. Mirme-cologia. I. Diehl, Elena.

CDU 595.796

Catálogo na Publicação:  
Bibliotecária Eliete Mari Doncato Brasil – CRB 10/1184

# Sumário

Prefácio .....	5
<i>Evoneo Berti Filho</i>	
Introdução .....	6
<i>Elena Diehl</i>	
Formigas e Hemípteros/Homópteros .....	14
<i>Elena Diehl e Franciele Sacchett</i>	
Formigas e Forídeos .....	42
<i>Elena Diehl e Luciane da Rocha</i>	
Formigas, Besouros e Lepidópteros .....	51
<i>Lucas Kaminski</i>	
Formigas e Cupins .....	66
<i>Elena Diehl, Laura V. Ayestaran Menzel, Luciane Kern Junqueira e Daniela Farias Florencio</i>	
Formigas e Vertebrados .....	76
<i>Eduardo Diehl-Fleig†</i>	
Formigas e Espécies Arbóreas .....	85
<i>Elena Diehl, Laura V. Ayesteran Menzel e Fabiana Haubert</i>	
Formigas e Queimadas .....	102
<i>Elena Diehl e Emília Z. de Albuquerque</i>	
Formigas a Altitude .....	113
<i>Elena Diehl, Eduardo Diehl-Fleig † e Laura V. Ayestaran Menzel</i>	
Formigas e Inimigos Naturais .....	120
<i>Elena Diehl, Heloisa Luciano, Marcia Eloisa da Silva e Alexandre Specht</i>	
Autores e Coautores .....	147
Agradecimentos Especiais .....	149

## Prefácio

Deparamo-nos com a incumbência de prefaciар este livro, cuja organização foi proposta pelo filho da autora, Eduardo Diehl, já falecido. O vazio de sua ausência de certa forma se preenche com a concretização desta obra, levada a cabo segundo sua sugestão.

É fácil discorrer sobre o incrível valor científico de uma pessoa querida, não pela amizade que nos une a ela, mas pela reconhecida competência desta pessoa. Este é o caso da doutora Elena Diehl, organizadora, pesquisadora de notório saber no campo dos insetos sociais.

Este livro trata das relações ecológicas das formigas (Hymenoptera, Formicidae) com outros insetos das Ordens Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Isoptera e Lepidoptera e com vertebrados, espécies arbóreas, outras plantas, solos, queimadas e inimigos naturais.

É um trabalho de inestimável valor, que contribuirá para a formação de entomologistas, especialmente aqueles dedicados ao estudo dos insetos sociais, pois os textos sobre Mirmecologia geralmente se restringem às formigas fitófagas, com ênfase em Formicidae, Attini ou livros escritos por autores estrangeiros. É com orgulho, pois, que apresentamos este livro aos entomologistas brasileiros.

*Dr. Evoneo Berti Filho*  
*ESALQ/USP*

## Introdução

*Elena Diehl*

Este livro foi organizado para ser apresentado em forma de mesa-redonda no XV Simpósio de Mirmecologia que ocorreu em Campo Grande (MS) e que teve como objetivo apresentar algumas interações envolvendo formigas e outros grupos de insetos, alguns de vertebrados, além de interações ecológicas e evolutivas com vegetais. Dentre os insetos foram escolhidos os cupins por também serem eussociais e por seus milhões de anos de coexistência com as formigas. Os dípteros, por alguns de seus representantes serem parasitoides tanto de formigas quanto de cupins. Os coleópteros e os lepidópteros vão ser aqui focalizados, considerando as interessantes e particulares interações com alguns formicídeos, em estágios críticos do ciclo vital, que praticamente tornam a sobrevivência daqueles dois grupos de insetos quase que dependente total dos cuidados exercidos pelas formigas. Ainda serão abordados os hemípteros/homópteros pelos danos que causam em algumas plantas, especialmente aquelas de valor econômico. Finalmente, a última escolha recaiu sobre os vertebrados, em particular sobre os

representantes de uma família de aves, que têm sua sobrevivência diretamente relacionada com a manutenção das florestas intactas e de algumas espécies de formigas. Não podemos esquecer as plantas que servem de alimento ou fornecem alimento através de seus nectários extraflorais e outras estruturas nectaríferas, além de fornecer abrigo e refúgio para algumas espécies de formigas (WILSON, 2000). Também se pretende relatar alguns dados sobre formigas e altitude, assim como formigas e tipos de utilização do solo pelo ser humano, em especial as queimadas e seus efeitos sobre a mirmecofauna. Não se podem esquecer os efeitos da altitude e da latitude sobre a fauna de formigas.

Embora o total de formigas constitua apenas 1,5% do total de insetos, perfazem cerca de 10% da biomassa animal nas florestas tropicais, campos e provavelmente outros habitats (WILSON, 2000). São detritívoras de amplo espectro. Alimentam-se de cadáveres de pequenos animais terrestres de todo o tipo e, como, em geral, fazem seus ninhos subterrâneos, carregam suas presas para as profundezas do solo, enriquecendo-o. Assim, juntamente com os cupins, são considerados como “engenheiros do solo” (ANDERSEN et al., 1996).

Todas as formigas estão reunidas em uma única família Formicidae (Hymenoptera), distribuídas em todos os continentes e habitats, com exceção dos polos. Formicidae reúne mais de 13.000 espécies descritas, sendo estimada a existência de mais de 20.000 espécies

(HÖLLBOBLER & WILSON, 1990). São insetos eussociais, isto é, indivíduos da mesma espécie que cooperam no cuidado dos jovens, havendo uma divisão reprodutiva de trabalho, isto é, apresentando castas reprodutivas e castas não reprodutivas, onde os não reprodutivos trabalham em benefício dos férteis; vivem em colônias perenes (exceto as formigas legionárias); além de ocorrer sobreposição de no mínimo duas gerações em estágios de vida capazes de contribuir para o trabalho da colônia, de forma que os descendentes auxiliam seus progenitores durante parte de suas vidas (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

As formigas podem nidificar no solo e subsolo (**Figuras 1A e 1B**) ou nas copas das árvores (WILSON, 1987; BATTIROLA et al., 2005), apresentando comportamento eussocial o qual, aliado ao pequeno tamanho de suas forrageiras, lhes permite penetrar em locais aparentemente inacessíveis pelo menos para a maioria dos outros insetos sociais, tais como vespas e abelhas para obter alimento. O trabalho de manutenção da colônia é dividido entre as operárias: soldados para defesa, operárias mais velhas ou maiores são responsáveis pela escavação, operárias médias de idade ou de tamanho são as forrageiras, e as operárias mais jovens ou menores, exercem as atividades de manutenção interna da colônia e do ninho. Desta forma, fica clara a existência de um polimorfismo etário, ou seja, de idade, e um polietismo físico que corresponde ao tamanho e à morfologia (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).



**Figura 1:** (A) Armadilhas para coletar formigas epígeas e (B) armadilhas subterrâneas para coletar formigas no subsolo.

Diversas espécies de formigas e plantas co-evoluíram, sendo que parece haver uma tendência das formigas de construir seus ninhos nas partes ocas das plantas, nos galhos mais altos das árvores, em folhas que elas mesmas unem com fios de seda, ou dentro de outros ninhos, em galhas e outras estruturas arbóreas (WILSON, 1997). Um exemplo é a formiga *Oecophylla smaragdina*, uma espécie austral-asiática que costuma nidificar nas árvores dos mangues. No entanto, o exemplo mais emblemático, talvez por ser o mais antigo a ser descrito pormenorizadamente por Wheeler (1910) é o da formiga *Pseudomyrmex ferruginea* que nidifica nos ocos entre os espinhos da *Acacia cornigera*. Cabe destacar que, segundo Janzen (1967), *P. ferruginea* é uma formiga que no México habita cinco espécies de *Acacia* (JOLIVET, 1996).

Inventários biológicos são importantes para levantamentos iniciais da diversidade, bem como para o monitoramento de alterações ambientais (ANDERSEN et al., 1996). Paralelamente, se a intenção for a de entender



**Figura 2:** (A) Aranha mimica de *Camponotus* e (B) aranha mimica de *Pseudomyrmex*.

a estrutura funcional de um organismo ou de uma espécie, é necessário obter dados mais diretos sobre o uso de recursos tanto para alimentação quanto para nidificação, uma vez que inventários taxonômicos não são suficientes para o monitoramento (LEWINSOHN et al., 2001). As formigas exercem funções ecológicas essenciais aos ecossistemas, dentre as quais destacam-se a sua influência sobre a estrutura trófica, atuando como predadoras, dispersoras, granívoras, fungicultoras ou como base alimentar para diversos consumidores (WILSON, 1971; 1997; 2000; ALONSO, 2000). Dada a multifuncionalidade das formigas, inúmeros insetos imitam o seu comportamento (**Figura 2**) e algumas conseguem imitar inclusive a morfologia, deslocando-se entre elas e mesmo podendo entrar no ninho para predar os indivíduos jovens (ovos, larvas e pupas).

A grande maioria dos textos a seguir apresentados são, em parte, resultantes de estudos de meus ex-orientandos, que para este livro foram complementados com bibliografia mais atual e/ou mais específica. Outros capítulos resultaram da junção dos dados obtidos por vários alunos. Quanto às fotos, elas foram feitas durante nossas coletas ou dos locais onde elas foram realizadas, tendo sido feitas por mim em conjunto com meu filho Eduardo. Exceção são as fotos do capítulo que aborda as interações entre formigas, besouros e lepidópteros. As outras duas são do Dr. Lucas Kaminski, das quais, a primeira lhe foi gentilmente cedida pelo Dr. Bert Hölldobler.

A ideia de estruturar este livro foi de meu filho, que desde pequeno me acompanhou nas atividades em campo, seminários e diversos congressos e que desde que tomou sua decisão final, a qual entendo, me deixou um vazio que nada pode preencher. É importante ressaltar que, no momento atual de tantas perturbações ambientais, a manutenção da vida e de todas as suas formas de interação não é apenas um dever do Estado e de seus cidadãos. Em especial, a conservação da biodiversidade é um dever de todos nós que possuímos e produzimos o conhecimento que pode e deve ser utilizado para alertar aqueles que dirigem o Brasil, assim como a seus cidadãos, seja através da educação formal, seja através do exemplo e da conscientização.

## AGRADECIMENTOS

À Universidade do Vale do Rio dos Sinos que me forneceu oportunidade para realizar minhas pesquisas, assim como a ter orientandos da Graduação em Biologia (Licenciatura Plena e Bacharelado) e na Pós-Graduação em Biologia e Diversidade e Manejo da Vida Silvestre.

## Referências

ALONSO, L. E. Ants as Indicators of Diversity. In: **Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**, p. 80-89. Washington, USA: Smithsonian Institution Press, 2000.

ANDERSEN, A. N.; MORRISON, S.; BELBIN, L.; The role of ants in minesite restoration in the Kakadu region of Australia's northern territory, with particular reference to their use as bio-indicators. **Final Report to the Environmental Research Institute of the Supervising Scientist**. Sidney, AUS, 1996.

BATTIROLA, L. D.; MARQUES, M. I.; ADIS, J.; DELABIE, J. H. C.; Composição da comunidade de Formicidae (Insecta, Hymenoptera) em copas de *Attalea phalerata* Mart. (Arecaceae), no Pantanal de Poconé, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, BR, v. 49, n. 1, p. 107-117, 2005.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O.; **The Ants**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, USA, 1990.

JANZEN, D. H. Coevolution of mutualism between ant acacias in Central America; **Evolution**, v. 20, p. 249-275. Disponível em: <<https://pt.wikipedia.org/wiki/Evolution>>.

JOLIVET, P.; **Ants and Plants**. Leiden, GB: Backhuys Publishers, 1996.

LEWINSOHN, T. M.; PRADO, P. I. K. L.; ALMEIDA, A. M.; Inventários bióticos centrados em recursos: insetos fitófagos e plantas hospedeiras. In: GARAY, I.; DIAS, B. F. S. (Orgs.). **Conservação da biodiversidade em ecossistemas tropicais**. Petrópolis, BR: Vozes, 2001, p. 174-189.

WHEELER, W. M.; **Ants, their structure, development and behaviour**. Columbia, USA: Columbia University Press, 1910.

WILSON, E. O.; **The Insectes Societies**. Cambridge, USA: Belknap Press, 1971.

WILSON, E. O.; The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: A first assessment. **Biotropica**. Washington, USA, v. 19, p. 245-251, 1987.

WILSON, E. O.; A situação atual da diversidade biológica. In: WILSON, E. O.; PETER, F. M. (Eds.). **Biodiversidade**. Rio de Janeiro, BR: Nova Fronteira, 1997, p. 3-24.

WILSON, E. O. Foreword, p. XV-XVI. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. E. **Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington, USA: Smithsonian Institution Press, 2000.

# Formigas e Hemípteros/Homópteros

*Elena Diehl*  
*Franciele Sacchett*

Os afideos são um importante grupo para a agricultura mundial devido a sua ampla distribuição e pelos danos diretos e indiretos que causam (PEÑA-MARTÍNEZ, 1992). Os danos diretos resultam por se alimentarem de plantas, removendo as substâncias nutritivas e liberando toxinas pela saliva, ocasionando descoloração generalizada, enrugamento das folhas e a liberação de toxinas pela saliva e paralisia do desenvolvimento (GODFREY et al., 2000).

Paralelamente, os danos indiretos incluem fotosintéticos e taxas respiratórias comprometidas como um resultado do desenvolvimento de fungos saprofiticos tais como *Capnodium* genus (GODFREY et al., 2000), além de transmitir vírus fitopatogênicos (NAULT, 1997).

Mais que 4.700 espécies de afideos foram registradas (REMAUDIÈRE & REMAUDIÈRE, 1997), sendo 190 transmissoras de vírus de plantas (NAULT, 1997), com várias espécies transmitindo mais que um vírus (EASTOP, 1983). Além destas, mais de 700 vírus são transmitidos pelos hemípteros pertencentes às subordens *Auche-*

*norrhyncha* e *Sternorrhyncha* (VAN REGENMORTEL et al., 2000).

Uma terceira doença denominada “morte súbita dos cítricos” (CSD), tem sido disseminada no Brasil desde 2001 (ROMAN et al., 2004). Seus sintomas e padrão de distribuição das plantas atacadas são similares aos da tristeza dos cítrus, e padrões de distribuição sugerem que existe uma CSD causada por uma mutação do vírus da própria região, ou a um vírus recentemente introduzido (MÜLLER et al., 2002).

As interações mutualísticas entre as formigas e alguns representantes de Hemiptera e de Homoptera ocorrem em praticamente todas as famílias de angiospermas (**Figura 1**) e estão amplamente distribuídas desde os ambientes temperados até os tropicais. A maioria das espécies de formigas que “ordenham” hemípteros e homópteros pertence às subfamílias Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae, sendo que às vezes também podem ser observados representantes da subfamília Ponerinae (WAY, 1963; JOLIVET, 1996).



**Figura 1:** Formigas “ordenhando” homópteros em um ramo.

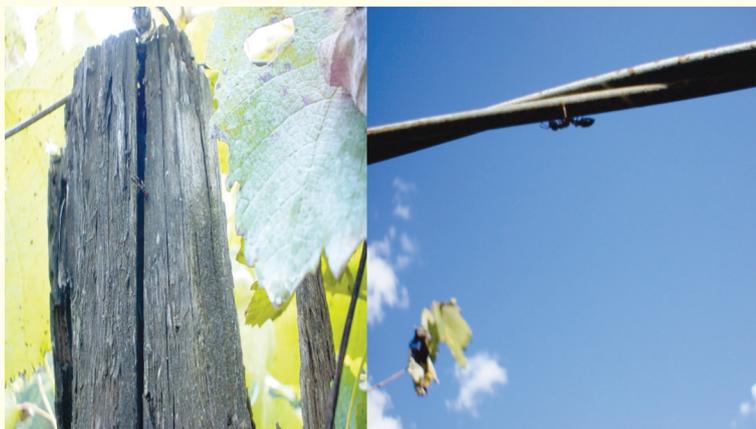
Muitas características dos Coccoidea (Hemiptera) podem ser explicadas como um legado histórico. Especializações do desenvolvimento nas características ancestrais resultam numa fêmea adulta neotênica e numa drástica metamorfose do macho. Subsequentes evoluções levam a uma numerosa, muitas vezes, derivadas adaptações convergentes e, às vezes, uma vida parasítica nas plantas superiores. Este tipo de vida favoreceu a perda ou a redução dos apêndices, mudanças drásticas na forma corporal, bem como ceras, que potencialmente, poderão ser secreções. Testes realizados com outras alterações, peculiaridades morfológicas dos machos adultos relacionadas ao vôo ou ao cruzamento com as interações bióticas dos coccinelídeos induzem diversas endosimbioses com microrganismos muitas vezes adaptados morfológica e comportalmente para formar assembleias obrigatórias com as formigas e muitas vezes associações altamente específicas, hospedeiros-plantas que podem levar a evolução de complexas galhas (GULAN & KOSZTARAB, 1997)

A pérola-da-terra é um hemíptero que ataca raízes de plantas cultivadas e silvestres, destacando-se por ser uma praga de sistemas agrícolas, especialmente no cultivo da videira. A sucção da seiva efetuada pelo inseto nas raízes provoca o definhamento progressivo da videira, com redução da produção e morte da planta. No caso de novos plantios, no primeiro ano as plantas desenvolvem-se normalmente, sendo que a partir do segundo ano, a brotação é fraca e desuniforme, ocorrendo a morte,

geralmente, no terceiro ano. O esgotamento durante o repouso vegetativo da videira parece ser determinante para a perda de vigor nas plantas jovens. As adultas, normalmente, demoram mais para morrer por possuírem o sistema radicular mais desenvolvido. O início do ataque da pérola-da-terra, em geral, ocorre em focos no parreiral quando a cochonilha já estava presente antes do plantio ou de maneira aleatória, quando a infestação ocorre pela presença do inseto nas mudas utilizadas. Posteriormente, ela é dispersada por formigas que se associam aos cistos, em busca das secreções açucaradas como alimento. Esta alimentação (protodeica) favorece, como contrapartida, a dispersão da cochonilha, caracterizando, portanto uma associação mutualística, em que ambos – formiga e hemíptero – são beneficiados.

As formigas transportam apenas as ninfas de primeiro ínstar para novos pontos do hospedeiro ou de outras plantas. Além do transporte das ninfas no interior do parreiral, elas protegem as cochonilhas do ataque de inimigos naturais e, ao cavarem galerias, facilitam a sobrevivência do inseto sob o solo. Apesar da importância dos danos econômicos causados pelo hemíptero na produção de algumas espécies vegetais e de haver vários relatos sobre formigas associadas à sua dispersão, pouco se conhece tanto sobre a interação cacaual – hemíptero/homóptero – formiga (DELABIE et al., 2001), assim como sobre a interação videira – hemíptero – formiga (BOTTON et al., 2000). Existem poucos dados e informações sobre as principais espécies de formigas

dispersoras, bem como sobre o comportamento de reconhecimento e associação das formigas aos diversos estágios ontogenéticos da pérola-da-terra (**Figura 1a e 1b**).



**Figura 1:** Vista parcial de uma videira atacada pela pérola-da-terra: **A)** aspecto da folha; **B)** *Pseudomyrmex* sp.1 deslocando-se pelos galhos.

Num experimento realizado na Serra Gaúcha foram observadas 11 espécies de formigas visitando placas com o hemíptero pérola-da-terra em dois parreirais, sendo que sete foram comuns aos dois (*Camponotus rufipes*, *Linepithema humile*, *Pachycondyla striata*, *Pheidole* sp.11, *Pseudomyrmex gracillis*, *Solenopsis invicta*, *Wasmannia* sp.). Duas espécies foram exclusivas no parreiral denominado PA (*Camponotus* sp.5 e *Paratrechina* sp.) e outras duas (*Hylomyrma* sp.1 e *Pheidole* sp.15) em PB. A espécie com maior frequência de ocorrência em ambos os parreirais foi *L. humile*, seguida por *C. rufipes* (SACCHETT et al., 2005).

Das 11 espécies visitantes, apenas cinco em cada parreiral removeram a pérola-da-terra, das quais quatro transportaram o cisto para fora da placa. De um total de 60 cistos distribuídos em cada parreiral, 24 e 37 cistos foram transportados, respectivamente, em PA e em PB. As espécies de formigas que transportaram o maior número de cistos foram *Pheidole* sp.11 (13 e 18 cistos, respectivamente) e *L. humile* que transportou nove cistos em PA e 14 em PB, sendo que, possivelmente, estes cistos tenham sido transportados até o ninho. Embora preliminares, os resultados mostram duas espécies de formigas que poderiam ser consideradas dispersoras da cochonilha pérola-da-terra, *L. humile* e *Pheidole* sp. 11, essa última sendo a mais eficiente (SACCHETT et al., 2009).

O conhecimento das interações das formigas com outros organismos permite inferir a biodiversidade das interações existentes. A alimentação de apenas poucas espécies é conhecida, sendo que em muitos casos a alimentação de todo um gênero é totalmente desconhecida. Também é pouco conhecida a biologia de várias espécies que nidificam em espaços ociosos ou em outras partes de uma planta, mesmo que a espécie de planta seja bem conhecida. Diversas plantas são cultivadas por certas espécies de formigas, formando “jardins-de-formigas”. Estas formigas, principalmente *Camponotus femorates*, *Crematogaster parabiatica* e *Monacis debilis* obrigatoriamente fazem ninhos arborícolas do tipo formigas – “jardins-de-plantas” (DELABIE et al., 2001).

Algumas espécies de formigas também “ordenham” homópteros, dentre as quais destacam-se espécies das subfamílias Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae, embora que algumas ponerineas (Ecatommini) também obtêm significante quantidade de alimento através destas interações. Outras formigas alimentam-se dos elaiissomas, ou dos corpos de Beltien. As formigas são importantes dispersoras de sementes e para tanto são atraídas pelos nutritivos elaiissomas oferecidos por algumas plantas. Diversas espécies de formigas foram encontradas em um grande número de galhas, sem ter ocorrido modificações na planta. Muitas vezes, quando uma espécie de formiga abandona uma galha, outra espécie a substitui. Várias espécies vegetais são responsáveis pela criação de afídeos, coccídeos, membracídeos e pisilídeos (Homoptera), os quais secretam substâncias doces das quais as formigas se alimentam (JOLIVET, 1996).

É bem conhecido que existem várias associações de plantas com nectários extraflorais e formigas mirmecófitas e, apesar do pequeno dano produzido por diversos coccídeos, e afídeos, pela ocupação das cavidades da planta, da coleta de secreções, elas fornecem às plantas diversos benefícios, destacando-se a proteção contra inimigos fitófagos. Esta proteção é eficiente em maior ou menor grau, dependendo do tipo de associação, da agressividade da formiga e se os herbívoros são seletivamente rejeitados. Por sua vez, as formigas toleram certos insetos, mas, devido ao fato de que a planta sobrevive, o balanço final

pode ser mais positivo do que negativo. Também, deve ser considerado que tanto os hemípteros quanto os homópteros podem transmitir agentes causadores de doenças, tais como vírus no café, no abacaxi e no coco (JOLIVET, 1996).

Foi relatado pela primeira vez no sul do pantanal matogrossense que nas cecrópias (*C. paquistachia*) ocorre a nidificação das formigas *Aztecas*, especificamente nos internodos, alimentando-se com o glicogênio produzido na base dos pecíolos. Em muitas cecrópias ocorre também o cupim *Nasutitermes ephratae* na base dos pecíolos das folhas. O tempo que as formigas levam para achar os cupins é muito menor quando eles se encontram na base dos folíolos, e elas percorrendo a folha. À medida que as formigas eliminam os cupins, elas protegem a cecrópia, a qual em troca fornece alimento e local para nidificação para as formigas. Assim há uma interação tritrófica: cecrópia-formiga-cupim (NEVES et al., 2014).

## **AGRADECIMENTOS**

Ao Dr. Marcos Botton (EMBRAPA-Bento Gonçalves) pelas informações sobre o plantio das videiras e sua principal praga, a Pérola-da-Terra. Ao CNPq e à FAPERGS pelos Auxílios Pesquisa concedidos.

## Referências

- BHATKAR, A. P. Orientation and defense of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae), following ant trail in search of aphids. **Folia Entomologica Mexicana**, Mexico, v. 53, p. 75-85, 1982.
- BLACKMAN, R. L. Stability and variation in aphid clonal lineages. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 11, p. 259-277, 1979.
- BLACKMAN, R. L. Reproduction, cytogenetics and development. In: MINKS, A. K.; HARREWIJN, P. (Eds.). **Aphids: their biology, natural enemies and control**. World Crop Pests. Amsterdam: Elsevier, v. 2A, 1987. p. 163-191.
- BOLTON, B. **A New and General Catalogue of the Ants of the World**. Cambridge: Harvard University Press, 1985, 504 p.
- BOUCHER, D. H.; JAMES, S.; KEELER, K. H. The ecology of mutualism. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 13, p. 315-47, 1982.
- BRADLEY, G. A. Effect of *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae) on the predator-prey relationship between *Hyperaspis congressis* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Toumeyella numismaticum* (Homoptera: Coccidae). **Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 105, p. 1.113-1.118, 1973.
- BRONSTEIN, J. L. Conditional outcomes in mutualistic interactions. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 9, p. 214-217, 1994.
- BUCKLEY, R. C. Interactions involving plants, homoptera, and ants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Stanford, v. 18, p. 11-138, 1987.

CANNON, C. A. **Nutritional ecology of the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (De Geer): macronutrient preference and particle consumption.** Virginia: Virginia Tech, 1998. Thesis (PhD) – Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University, Virginia, 1998.

CARDOSO, J. T.; LÁZZARI, S. M. N. Comparative biology of *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763) and *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville, 1842 (Coleoptera, Coccinellidae) focusing on the control of *Cinara* spp. (Hemiptera, Aphididae). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 47, n. 3, p. 443-446, 2003.

CARLIN, N. F.; HÖLLDOBLER, B. The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* sp.). I. Hierarchical cues in small colonies. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 19, p. 123-134, 1986.

CARVALHO, G. R.; MACLEAN, N.; WRATTEN, S. D.; CARTER, R. E.; THURSTON, J. P. O. Differentiation of aphid clones using DNA fingerprints from individual aphids. **Proceedings of the Royal Society of London B**, London, v. 24, p. 109-114, 1991.

CARVALHO, S. A.; MULLER, G. W.; POMPEU JR., J.; CASTRO, J. L. Transmissão do agente causal da enação das nervuras-galha lenhosas dos citros por *Toxoptera citricidus* Kirk. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 26, n. 1, p. 95-98, 2001.

CASSILL, D. L. & TSCHINKEL, W. R. Regulation of diet in the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 12, p. 307-328, 1999.

CHAGAS, E. F. D.; NETO, S. S.; BRAZ, A. J. B. P.; MATEUS, C. P. B.; COELHO, I. P. Population fluctuations of pest and predator insects in citrus. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**,

**Serie Agronomia**, Rio de Janeiro, v. 17, p. 817-824, 1982.

CUDJOE, A. R.; NEUENSCHWANDER, P.; COPLAND, M. J. W. Interference by ants in biological control of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hemiptera: Pseudococcidae) in Ghana. **Bulletin of Entomological Research**, Farnham Royal, v. 83, p. 15-22, 1993.

CUSHMAN, J. H.; ADDICOTT, J. F. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualism. In: HUXLEY, C. R.; CUTLER, D. F. (Eds.) **Ant-plant interactions**. Oxford: Oxford University Press, 1991, p. 92-103.

CUSHMAN, J. H.; WHITHAM, T. G. Conditional mutualism in membracid-ant association: temporal, age-specific, and density-dependence effects. **Ecology**, Tempe, v. 70, p. 1.040-1.047, 1989.

DALOZE, D.; BRAEKMAN, J. C.; PASTEELS, J. M. Ladybird defence alkaloids: structural, chemotaxonomic and biosynthetic aspects (Col.: Coccinellidae). **Chemoecology**, Basel, v. 5/6, n. 3/4, p. 173-183, 1995.

DEGNAN, P. H.; LAZARUS, A. B.; WERNEGREEN, J. J. Genome sequence of *Blochmannia pennsylvanicus* indicates parallel evolutionary trends among bacterial mutualists of insects. **Genome Research**, Cold Spring Harbor, v. 15, p. 1.023-1.033, 2005.

DEGNAN, P. H.; LAZARUS, A. B.; BROCK, C. D.; WERNEGREEN, J. J. Host-symbiont stability and fast evolutionary rates in an ant-bacterium association: cospeciation of *Camponotus* species and their endosymbionts, *Candidatus Blochmannia*. **Systematics Biology**, Oxford, v. 53, p. 95-110, 2004.

DELFINO, M. A.; BUFFA, L. Afideos en plantas ornamentales de Córdoba, Argentina (Hemiptera: Aphididae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 37, n. 1, p. 74-80, 2008.

DIEHL, E.; JUNQUEIRA, L. K.; BERTI-FILHO, E. Ant and termite mound coinhabitants in the wetlands of Santo Antonio da Patrulha, Rio Grande do Sul, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 65, n. 3, p. 431-437, 2005.

DIXON, A. F. G. Aphid ecology: life cycles, polymorphism and population regulation. **Annual Review of Ecological Systematics**, Palo Alto, v. 8, p. 329-353, 1977.

DIXON, A. F. G. **Aphid ecology**: an optimization approach. 2. ed. London: Chapman & Hall, 1998.

DIXON, A. F. G. **Insect herbivore-host dynamics**: tree dwelling aphids. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

EASTOP, V. The biology of the principal aphid virus vectors. In: PLUMB, R. T.; THRESH, J. M. (Eds.). **Plant Virus Epidemiology**. Oxford: Blackwell Scientific Press, 1983. p. 115-132.

EDWARDS, V. E.; KHAN, A. Development of a fecundity life table for *Toxoptera citricida* on *Citrus aurantifolia*. **Insect Environment**, Bangalore, v. 14, n. 3, p. 99-102, 2008.

EISNER, T.; HICKS, K.; EISNER, M.; ROBSON, D. S. "Wolf-in-sheep's-clothing". Strategy of a predaceous insect larva. **Science**, Washington, v. 199, n. 4.330, p. 790-794, 1978.

EL-ZIADY, S.; KENNEDY, J. S. Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L., on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London A**, London, v. 31, p. 61-65, 1956.

EL-ZIADY, S. Further effects of *Lasius niger* L. on *Aphis fabae* Scopoli. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London A**, London, v. 35, p. 3-38, 1960.

FELDHAAR, H.; STRAKA, J.; KRISCHKE, M.; BERTHOLD, K.; STOLL, S.; MUELLER, M. J.; GROSS, R. Nutritional upgrading for omnivorous carpenter ants by the endosymbiont *Blochmannia*. **BMC Biology**, London, v. 5, n. 48, doi:10.1186/1741-7007-5-48, 2007.

FLATT, T.; WEISSER, W. W. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. **Ecology**, Tempe, v. 81, n. 12, p. 3522-3529, 2000.

FOLGARAIT, P.; GOROSITO, N.; PIZZIO, R.; FERNÁNDEZ, J. Demography of *Camponotus punctulatus* ants along a gradient of agricultural disturbance and through time. **Abstracts of XXI International Congress of Entomology**. Foz do Iguaçu, Brasil. 20-26 August 2000.

FOLGARAIT, P. J.; PERELMAN, S.; GOROSITO, N.; PIZZIO, R.; FERNÁNDEZ, J. Effects of *Camponotus punctulatus* ants on plant community composition and soil properties across land use histories. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 163, p. 1-13, 2002.

FOLGARAIT, P.; GOROSITO, N.; PIZZIO, R.; ROSSI, J. P.; FERNÁNDEZ, J. *Camponotus punctulatus* ant's demography: a temporal study across land-use types and spatial scales. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 54, p. 42-52, 2007.

FOWLER, H. G.; ROBERTS, R. B. Foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (De Geer) (Hymenoptera: Formicidae) in New Jersey. **Journal of the Kansas Entomological Society**, Manhattan, v. 53, p. 295-304, 1980.

FRAZER, B. D.; VAN DEN BOSCH, R. Biological control of the walnut aphid in California: the inter-relationship of the aphid and its parasite. **Environmental Entomology**, College Park, v. 2, p. 561-568, 1973.

GALATOIRE, I. Vital statistics of *Toxoptera citricidus* (Kirkaldy) (Homoptera: Aphididae). **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**, Buenos Aires, v. 42, p. 353-368, 1983.

GARNSEY, S. M.; LEE, R. F. Tristeza. In: WHITESIDE, J. O.; GARNSEY, S. M. & TIMMER, L. W. (Eds.). **Compendium of citrus disease**. Saint Paul: APS Press, 1993, p. 48-50.

GIL, R.; SILVA, F. J.; ZIENTZ, E.; DELMOTTE, F.; GONZALEZ-CANDELAS, F.; LATORRE, A.; RAUSELL, C.; KAMERBEEK, J.; GADAU, J.; HÖLLDOBLER, B. The genome sequence of *Blochmannia floridanus*: comparative analysis of reduced genomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 100, p. 9.388-9.393, 2003.

GODFREY, L. D.; ROSENHEIM, J. A.; GOODELL, P. B. Cotton aphid emerges as major pest in SJV cotton. **California Agriculture**, Berkeley, v. 54, n. 6, p. 26-29, 2000.

GOROSITO, N.; ZIPETO, G.; FOLGARAIT, P. J. Las preferências alimenticias de *Camponotus punctulatus* en pasturas naturales e implantadas. **XVIII Reunión de la Asociación Argentina de Ecología**. ASAE, Buenos Aires. 1997.

GULAN, P. J.; M. KOSZTARAN; Adaptation in scale insects. **Ann. Rev. Entomol**, v. 42, p. 23-50. Disponível em: <[www.annualreviews.org.1997](http://www.annualreviews.org.1997)>.

HAGEN, K. S. Nutritional ecology of terrestrial insect predators. In: SLANSKY JR., F.; RODRIGUEZ, J. G. (Eds.).

**Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates.** New York: Wiley-Interscience, 1987, p. 533-578.

HANKS, L. M.; SADOFF, C. S. The effect of ants on nymphal survivorship of *Coccus viridis* (Homoptera: Coccidae). **Biotropica**, Washington, v. 22, n. 2, p. 210-213, 1990.

HAPP, G. M.; EISNER, T. Hemorrhage in a coccinellid beetle and its repellent effects on ants. **Science**, Washington, v. 134, p. 329-331, 1961.

HOLLAND, J. N.; DEANGELIS, D. L. ; BRONSTEIN, J. L. Population dynamics and mutualism: functional responses of benefits and costs. **American Naturalist**, Chicago, v. 159, p. 231-244, 2002.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990.

HOPKINS, T. L.; KRAMER, K. J. Insect cuticle sclerotization. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v. 37, p. 273-302, 1992.

ITIOKA, T.; INOUE, T. The role of predators and attendant ants in the regulation of a population of the citrus mealybug *Pseudococcus citriculus* in a Satsuma orange orchard. **Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 31, p. 195-202, 1996.

JIGGINS, C.; MAJERUS, M. E. N.; GOUGH, U. Ant defense of colonies of *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera: Aphididae), against predation by ladybirds. **British Journal of Entomology and Natural History**, London, v. 6, p. 129-138, 1993.

JOLIVET, P. **Ants and Plants: An example of Coevolution**. Backhuis Publishers Leiden, 1996.

KANEKO, S. Impacts of two ants, *Lasius niger* and *Pristomyrmex pungens* (Hymenoptera: Formicidae), attending

the brown citrus aphid, *Toxoptera citricidus* (Homoptera: Aphididae), on the parasitism of the aphid by the primary parasitoid, *Lysiphlebus japonicus* (Hymenoptera: Aphidiidae), and its larval survival. **Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 38, n. 3, p. 347-357, 2003.

KATO, T. Effect of ants associated with citrus aphids on the hymenopterous parasite, *Lysiphlebus japonicus* Ashmead. **Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology Chugoku Branch**, Tokyo, v. 21, p. 13-19, 1979.

KLINGAUF, F. A. Host plant finding and acceptance. In: MINKS, A. K.; HARREWIJN, P. (Eds.). **Aphids: their biology, natural enemies and control**. Amsterdam: Elsevier, 1989, p. 209-223.

KOMAZAKI, S. Effects of constant temperatures on population growth of three aphid species, *Toxoptera citricidus* (Kirkaldy), *Aphis citricola* van der Goot and *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) on *Citrus*. **Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 17, p. 75-81, 1982.

KROHNE, D. T. **General Ecology**. Belmont: Wadsworth, 1998.

KUSNEZOV, N. El género *Camponotus* en la Argentina. **Acta Zoologica Lilloana**, Tucuman, v. 12, p. 183-252, 1951.

LAZZARI, S. M.; LAZZAROTTO, C. M. Distribuição altitudinal e sazonal de afídeos (Hemiptera, Aphididae) na Serra do Mar, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 22, n. 4, p. 891-897, 2005.

LEVIEUX, J.; LOUIS, D. Food of tropical ants. II. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 22, n. 4, p. 391-404, 1975.

LEVIEUX, J. Food of tropical ants. I. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 22, n. 4, 381-390, 1975.

LIERE, H.; PERFECTO, I. Cheating on a mutualism: indirect benefits of ant attendance to a coccidophagous coccinellid. **Environmental Entomology**, College Park, v. 37, n. 1, p. 143-149, 2008.

LOHMAN, D. J.; LIAO, Q.; PIERCE, N. E. Convergence of chemical mimicry in a guild of aphid predators. **Ecological Entomology**, London, v. 31, p. 41-51, 2006.

MACKAUER, M.; VÖLKL, W. Regulation of aphid populations by aphidiid wasps: does parasitoid foraging behaviour of hyperparasitism limit impact? **Oecologia**, Berlin, v. 94, p. 339-350, 1993.

MAIA, A. H. N.; LUIZ, A. J. B.; CAMPANHOLA, C. Statistical inference on associated fertility life table parameters using jackknife technique: computational aspects. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 93, n. 2, p. 511-518, 2000.

MAJERUS, M. E. N. *Coccinella magnifica* (Redtenbacher): a myrmecophilous ladybird. **British Journal of Entomology and Natural History**, London, v. 2, p. 97-106, 1989.

MAJERUS, M. E. N. **Ladybirds**. N. 81, New Naturalist Series. London: Harper Collins, 1994.

MAJERUS, M. E. N.; SLOGGETT, J. J.; GODEAU, J. F.; HEMPTINNE, J. L. Interactions between ants and aphidophagous and coccidophagous ladybirds. **Population Ecology**, Tokyo, v. 49, p. 15-27, 2007.

MALTAIS, J. B.; AUCLAIR, J. L. Occurrence of amino acids in the honeydew of the crescent-marked lily aphid, *Myzus circumflexus* (Buck.). **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 30, n. 4, p. 191-193, 1952.

MARKIN, G. P. Food distribution within laboratory colonies of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). **Insectes Sociaux**, Paris, v. 17, p. 127-158, 1970.

MARPLES, N. M. 1993. Is the alkaloid in 2 spot ladybirds (*Adalia bipunctata*) a defence against ant predation? **Chemoecology**, Basel, v. 4, p. 29-32, 1993.

MARROQUÍN, C.; OLMOS, A.; GORRIS, M. T.; BERTOLINI, E.; MARTÍNEZ, C.; CARBONELL, E. A.; HERMOSO DE MENDONZA, A.; CAMBRA, M. Estimation of the number of aphids carrying *Citrus Tristeza Virus* that visit adult citrus trees. **Virus Research**, Amsterdam, v. 100, p. 101-108, 2004.

MCLAIN, D. K. Relationships among ants, aphids, and coccinellids on wild lettuce. **Journal of the Georgia Entomological Society**, Athens, v. 15, p. 417-418, 1980.

MEYER, J. S.; IGERSSOLL, C. G.; MCDONALD, L. L.; BOYCE, M. S. Estimating uncertainty in population growth rates: jackknife vs. bootstrap techniques. **Ecology**, Tempe, v. 67, p. 1.156-1.166, 1986.

MICHAUD, J. P.; BROWNING, H. W. Seasonal abundance of the brown citrus aphid, *Toxoptera citricida* (Homoptera: Aphididae) and its natural enemies in Puerto Rico. **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 82, p. 424-447, 1999.

MICHAUD, J. P. A review of the literature on *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) (Homoptera: Aphididae). **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 81, p. 37-61, 1998.

MICHAUD, J. P. Sources of mortality in colonies of brown citrus aphid, *Toxoptera citricida*. **BioControl**, Dordrecht, v. 44, p. 347-367, 1999.

MICHAUD, J. P. Development and reproduction of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) on the citrus aphids *Aphis spiraecola* Patch and *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) (Homoptera: Aphididae). **Biological Control**, Orlando, v. 18, n. 3, p. 287-297, 2000.

MOORE, B. P.; BROWN, W. V.; ROTHSCHILD, M. Methylalkylpyrazines in aposematic insects, their hostplants and mimics. **Chemoecology**, Basel, v. 1, p. 43-51, 1990.

MORAIS, R. M. **Artrópodes predadores em copas de *Citrus deliciosa* Tenore (Rutaceae) var. Montenegrina, sob manejo orgânico, em Montenegro, RS**. Porto Alegre, UFRGS, 2006. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 2006.

MÜLLER, G. W.; NEGRI, J. D.; AGUILAR-VILDOSO, C. I.; MATTOS JR., D.; POMPEU JR., J. SOBRINHO, J. T.; CARVALHO, S. A.; GIROTTO, L. F.; MACHADO, M. A. Morte súbita dos citros: uma nova doença na citricultura brasileira. **Laranja**, Cordeirópolis, v. 23, n. 2, p. 371-386, 2002.

NAULT, L. R. Arthropod transmission of plant viruses: a new synthesis. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 90, p. 522-541, 1997.

NEVO, E.; COLL, M. Effect of nitrogen fertilization on *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae): variation in size, color, and reproduction. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 94, p. 27-32, 2001.

NOVAK, H. The influence of ant attendance on larval parasitism in hawthorn psyllids (Homoptera: Psyllidae). **Oecologia**, Berlin, v. 99, p. 72-78, 1994.

OFFENBERG, J. Balancing between mutualism and exploitation: the symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 49, p. 304-310, 2001.

OLIVER, T. H.; MASHANOVA, A.; LEATHER, S. R.; COOK, J. M.; JANSEN, V. A. A. Ant semiochemicals limit

apterous aphid dispersal. **Proceedings of the Royal Society of London B**, London, v. 274, p. 3127-3131, 2007.

ORTIZ, M. S. Aphididae (Homoptera) from the jungle edge: Tingo Maria (Huanuco, Peru). **Revista Peruana de Entomologia**, Lima, v. 23, p. 119-120, 1981.

PASTEELS, J. M.; DEROE, C.; TURSCH, B.; BRAKEMAN, J. C.; DALOZE, D.; HOOTELE, C. Distribution et activites des alcaloides defensifs des Coccinellidae. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 19, p. 1.771-1.784, 1973.

PEÑA-MARTINEZ, R. Identificación de afidos de importância agrícola. In: URIAS, M. C.; RODRÍGUEZ, M.; ALEJANDRE, A. T. (Eds.) **Afidos como vectores de virus en México**. México: Centro de Fitopatología, 1992, v. 2, p.1-135.

PONTIN, A. J. Some records of predators and parasites adapted to attack aphids attended by ants. **Entomologist's Monthly Magazine**, Oxford, v. 95, p. 154-155, 1959.

PRIMIANO, E. L. V. **Dinâmica populacional de afídeos (Hemiptera: Aphididae) em árvores cítricas no município de Nova Granada – SP**. Piracicaba: ESALQ, 2005. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” /Universidade de São Paulo, Piracicaba. 2005.

RAUCH, G.; SIMON, J. C.; CHAUBET, B.; HAACK, L.; FLATT, T.; WEISSER, W. W. The influence of ant-attendance on aphid behaviour investigated with the electrical penetration graph technique. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 102, n. 1, p. 13-20, 2002.

REIMER, N. J.; COPE, M.; YASUDA, G. Interference of *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae) with biological control of *Coccus viridis* (Homoptera: Coccidae) in

coffee. **Biological Control**, Orlando, v. 22, p. 483-488, 1993.

REMAUDIÈRE, G.; REMAUDIÈRE, M. **Catalogue des Aphididae du Monde, Homoptera Aphidoidea**. Paris: INRA, 1997.

RETANA, J.; CERDA, X.; ALSINA, A.; BOSCH, J. Field observations of the ant *Camponotus sylvaticus* (Hymenoptera: Formicidae): Diet and activity patterns. **Acta Oecologica**, Paris, v. 9, n. 1, p. 101-109, 1988.

RICHARDS, A. M. Defence adaptations and behaviour in *Scymnodes lividigaster* (Coleoptera: Coccinellidae). **Journal of Zoology**, London, v. 192, n. 2, p. 157-168, 1980.

RICHARDS, A. M. Biology and defensive adaptations in *Rodatus major* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey, *Monophlebus pilosior* (Hemiptera: Margarodidae). **Journal of Zoology**, London, v. 205, n. 2, p. 287-295, 1985.

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

RICO-GRAY, V.; STERNBERG, L. Carbon-isotopic evidence for seasonal change in feeding habits of *Camponotus planatus* Roger (Formicidae) in Yucatan, Mexico. **Biotropica**, Washington, v. 23, n. 1, p. 93-95, 1991.

RICO-GRAY, V. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, Mexico. **Biotropica**, Washington, v. 25, p. 301-315, 1993.

ROCHA-PEÑA, M. A.; LEE, R. F.; LASTRA, R.; NIBLETT, C. L.; OCHOA-CORONA, F. M.; GARNSEY, S. M.; YOKOMI, R. K. *Citrus tristeza virus* and its aphid vector *Toxoptera citricida*: Threats to citrus production in the Caribbean and Central and North America. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 79, p. 437-443, 1995.

RODRIGUES, W. C.; SPOLIDORO, M. V.; ZINGER, K.; CASSIANO, P. C. R. Forrageamento de formigas em colônias de *Toxoptera citricida* e *Toxoptera aurantii* (Sternorrhyncha, Aphididae) associados a cultivo orgânico de tangerina cv. poncã. In: Congresso Brasileiro de Entomologia, 21. **Resumos...** Universidade Federal Rural de Pernambuco: Recife. 2006.

ROISTACHER, C. N.; BAR-JOSEPH, M. Aphid transmission of tristeza virus: a review. **Phytophylactica**, Pretoria, v. 19, p. 163-167, 1987.

ROISTACHER, C. N. Observations on the decline of sweet orange trees in coastal Peru caused by stem-pitting tristeza. **FAO Plant Protection Bulletin**, Rome, v. 36, n. 1, p. 19-26, 1988.

ROISTACHER, C. N. **Graft-transmissible disease of citrus: handbook for detection and diagnosis**. Rome: FAO, 1991.

ROMAN, M. P.; CAMBRA, M.; JUAREZ, J.; MORENO, P.; DURAN-VILA, N.; TANAKA, F. A. O.; ALVES, E.; KITAJIMA, E. W.; YAMAMOTO, P. T.; BASSANEZI, R. B.; TEIXEIRA, D. C.; JESUS, W. C.; AYRES, A. J.; GIMENES-FERNANDES, N.; RABENSTEISN, F.; GIROTTO, L. F.; BOVE, J. M. Sudden death of citrus in Brazil: a graft-transmissible, bud union disease. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 88, n. 5, p. 453-467, 2004.

SACCHETT, F.; BOTTON, M.; DIEHL, E. Testes para determinar as espécies de formigas associadas à dispersão dos cistos da pérola-da-terra *Eurhizococcus brasiliensis* (Hempel, 1922) em duas áreas de viticultura no Rio Grande do Sul. p. 203-204. In: **Anais do XVII Simpósio de Mirmecologia – Biodiversidade e Bioindicação**. Campo Grande, MS. 2005.

SACCHETT, F. BOTTON, M.; DIEHL, E. Ant species associated with the dispersal of *Eurhizococcus brasiliensis* (Hempel in Wille) (Hemiptera: Margarodidae) in vineyards of the Serra Gaúcha, Rio Grande do Sul, Brazil. **Sociobiology** 54(3): 943-954. 2009.

SAMESHIMA, S.; HASEGAWA, E.; KITADE, O.; MINAKA, N.; MATSUMOTO, T. Phylogenetic comparison of endosymbionts with their host ants based on molecular evidence. **Zoological Science**, Tokyo, v. 16, p. 993-1.000, 1999.

SAS INSTITUTE INC. **SAS/STAT® 9.2** – User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc, 2008.

SAUER, C.; STACKEBRANDT, E.; GADAU, J.; HÖLLDOBLER, B.; GROSS, R. Systematic relationships and cospeciation of bacterial endosymbionts and their carpenter ant host species: proposal of the new taxon *Candidatus Blochmannia* gen. nov. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, Reading, v. 50, n. 5, p. 1.877-1.886, 2000.

SCHUMACHER, E.; PLATNER, C. Nutrient dynamics in a tritrophic system of ants, aphids and beans. **Journal of Applied Entomology**, Berlin, v. 133, p. 33-46, 2008.

SCHWARZ, R. E. Aphid-borne virus diseases of citrus and their vectors in South Africa. B. Flight activity of citrus aphids. **South African Journal of Agricultural Science**, Pretoria, v. 8, p. 931-940, 1965.

SHINDO, M. Relation between ants and aphids in a citrus orchard. **Proceedings of the Association for Plant Protection of Kyushu**, Tokyo, v. 18, p. 69-71, 1972.

SLOGGETT, J. J.; MAJERUS, M. E. N. Aphid-mediated coexistence of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) and the

wood ant *Formica rufa*: seasonal effects, interspecific variability and the evolution of a coccinellid myrmecophile. **Oikos**, Copenhagen, v. 89, p. 345-359, 2000.

SLOGGETT, J. J.; MAJERUS, M. E. N. Adaptations of *Coccinella magnifica*, a myrmecophilous coccinellid to aggression by wood ants (*Formica rufa* group). II. Larval behaviour, and ladybird oviposition location. **European Journal of Entomology**, Branisovska, v. 100, p. 337-344, 2003.

SLOGGETT, J. J. **Interactions between coccinellids (Coleoptera) and ants (Hymenoptera: Formicidae), and the evolution of myrmecophily in *Coccinella magnifica* Redtenbacher**. Cambridge: University of Cambridge, 1998. Thesis (PhD) – University of Cambridge, Cambridge. 1998.

SLOGGETT, J. J.; WOOD, R. A.; MAJERUS, M. E. N. Adaptations of *Coccinella magnifica* Redtenbacher, a myrmecophilous coccinellid, to aggression by wood ants (*Formica rufa* group). I. Adult behavioral adaptation, its ecological context and evolution. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 11, p. 889-904, 1998.

SORENSEN, A. A.; VINSON, S. B. Quantitative food distribution studies within laboratory colonies of the imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 28, p. 129-160, 1981.

SOUZA-SILVA, C. R.; ILHARCO, F. A. **Afídeos do Brasil e suas plantas hospedeiras (lista preliminar)**. São Carlos: EDUFSCar, 1995.

SQUIRE, F. Entomological problems in Bolivia. **International Journal of Pest Management**, London, v. 18, n. 3, p. 249-268, 1972.

STADLER, B.; DIXON, A. F. G. Costs of ant attendance for aphids. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 67, p. 454-459, 1998.

STADLER, B.; DIXON, A. F. G. Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? **Ecological Entomology**, London, v. 24, p. 363-69, 1999.

STADLER, B.; DIXON, A. F. G. **Mutualism: ants and their insect partners**. Cambridge: Cambridge University Press, 2008.

STADLER, B.; DIXON, A. F. G.; KINDLMANN, P. Relative fitness of aphids: effects of plant quality and ants. **Ecology Letters**, Oxford, v. 5, p. 216-222, 2002.

STADLER, B.; FIEDLER, K.; KAWECKI, T. J.; WEISSER, W. W. Costs and benefits for phytophagous myrmecophiles: when ants are not always available. **Oikos**, Copenhagen, v. 92, p. 467-478, 2001.

STADLER, B.; MICHALZIK, B.; MÜLLER, T. Linking aphid ecology with nutrient fluxes in a coniferous forest. **Ecology**, Oxford, v. 79, p. 1.514-1.525, 1998.

STECHMANN, D. H., VÖLKL, W.; STARY, P. Ant-attendance as a critical factor in the biological control of the banana aphid *Pentalonia nigronervosa* Coq. (Hom. Aphididae) in Oceania. **Journal of Applied Entomology**, Berlin, v. 120, p. 119-123, 1996.

STRAKA, J.; FELDHAAR, H. Development of a chemically defined diet for ants. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 54, p. 100-104, 2007.

STRONG, F. E. Detection of lipids in the honeydew of an aphid. **Nature**, London, v. 205, p. 1.242, 1965.

SYMES, C. B. Notes on the black citrus aphid. **Rhodesia Agricultural Journal**, Salisbury, v. 11, p. 612-626, 1924.

TAKEDA, S.; KINOMURA, K.; SAKUAI, H. Effects of ant-attendance on the honeydew excretion and larviposition of the cowpea aphid, *Aphis craccivora* Koch. **Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 17, p. 133-135, 1982.

TIMMER, L. W.; SCORZA, R.; LEE, R. F. Incidence of tristeza and other *Citrus* diseases in Bolivia. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 65, p. 515-517, 1981.

TSAI, J. H.; WANG, K. H. Life table study of brown citrus aphid (Homoptera: Aphididae) at different temperatures. **Environmental Entomology**, College Park, v. 28, p. 412-419, 1999.

TSAI, J. H. Development, survivorship, and reproduction of *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) (Homoptera: Aphididae) on eight host plants. **Environmental Entomology**, College Park, v. 27, n. 5, p. 1190-1195, 1998.

VAN REGENMORTEL, M. H. V.; FAUQUET, C. M.; BISHOP, D. H. L.; CARSTENS, E.; ESTES, M. K.; LEMON, S.; MANILLOF, J.; MAYO, M. A.; MCGEOTH, D. J.; PRINGLE, C. R.; WICKER, R. **Virus Taxonomy**. Classification and Nomenclature of Viruses. Seventh Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. San Diego: Academic Press, 2000.

VENDRAMIM, J. D.; NAKANO, O. Aspectos biológicos de *Aphis gossypii* Glover, 1877 (Homoptera: Aphididae) em algodoeiro. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v. 10, n. 2, p. 163-173, 1981.

VINSON, S. B.; SCARBOROUGH, T. A. Impact of the imported fire ant on laboratory populations of cotton aphid

(*Aphis gossypii*) predators. **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 72, p. 107-111, 1989.

VINSON, S. B.; SCARBOROUGH, T. A. Interactions between *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera: Aphididae), and the parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera: Aphidiidae). **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 84, p. 158-164, 1991.

VÖLKL, W. Aphids or their parasitoids: who actually benefits from ant-attendance? **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 61, p. 273-281, 1992.

VÖLKL, W. Behavioral and morphological adaptations of the coccinellid, *Platynaspis luteorubra*, for exploiting ant-attended resources (Coleoptera: Coccinellidae). **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 8, p. 653-670, 1995.

VÖLKL, W.; WOODRING, J.; FISCHER, M.; LORENZ, M. W.; HOFFMANN, K. H. Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. **Oecologia**, Berlin, v. 118, p. 483-491, 1999.

WAY, M. J. Mutualism between ants and honeydew-producing homoptera. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v. 8, p. 307-344, 1963.

WESTFALL, P. H.; TOBIAS, R. D.; ROM, D.; WOLFINGER, R. D.; HOCHBERG, Y. **Multiple Comparisons and Multiple Tests Using the SAS System**. SAS Institute Inc, Cary, NC, 1999.

WHEELER, W. M. **Ants: their structure, development and behavior**. New York: Columbia University Press, 1910.

YAO, I.; SHIBAO, H.; AKIMOTO, S. Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. **Oikos**, Copenhagen, v. 89, p. 3-10, 2000.

YOKOMI, R. K. Potential for biological control of *Toxoptera citricidus* (Kirkaldy). In: LASTRA, R.; OCHOA, F. L.; LEE, R. F.; NIBLETT, C. L.; ROCHA-PEÑA, M. A.; GARNSEY, S. M.; YOKOMI, R.K. (Eds.). **Citrus tristeza virus and Toxoptera citricidus in Central America: Development of Management Strategies and the Use of Biotechnology for Control**. Maracay, Venezuela: CATIE-University of Florida-INIFAP/SAH-Universidad de Central de Venezuela-USDA, 1992, p. 194-198.

YOKOMI, R. K.; LASTRA, R.; STOETZEL, M. B.; DAMSTEEGT, D.; LEE, R. F.; GARNSEY, S. M.; GOTTWALD, T. R.; ROCHA-PEÑA, M. A.; NIBLETT, C. L. Establishment of the Brown citrus aphid (Homoptera: Aphididae) in Central America and the Caribbean Basin and transmission of the *Citrus tristeza virus*. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 87, p. 1.078-1.085, 1994.

YOO, H. J. S.; HOLWAY, D. A. Context-dependence in an ant-aphid mutualism: direct effects of tending intensity on aphid performance. **Ecological Entomology**, London, v. 36, doi: 10.1111/j.1365-2311.2011.01288.x, 2011.

ZIENTZ, E.; DANDEKAR, T.; GROSS, R. Metabolic interdependence of obligate intracellular bacteria and their insect hosts. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, New York, v. 68, p. 745-770, 2004.

## Formigas e Forídeos

*Elena Diehl*

*Luciane da Rocha*

Os indicadores biológicos, geralmente, são desenvolvidos pelos cientistas estando focados nos aspectos dos ecossistemas em que eles acreditam serem importantes para acessar as condições e que sejam entendidos pelo público, além de captar as complexidades de um ecossistema que sejam fáceis para comunicar um indicador e que possa ser rotineiramente medido. Mais ainda, o aceite do monitoramento e sua subsequente análise também devem ser levados ao conhecimento das agências estaduais e federais.

Quando se fala em dípteros, logo se pensa em moscas domésticas, mosquitos ou pernilongos, borrachudos, ou seja todos aqueles insetos voadores que nos incomodam, mas que são importantes indicadores ambientais. Por outro lado, não imaginamos que existam mosquinhas que podem ser consideradas nossas aliadas: os forídeos. Mas quem são elas? Na região neotropical, a família Phoridae (Diptera) concentra as espécies parasitóides que utilizam diversos insetos sociais como seus hospedeiros, principalmente as formigas e os cupins

(BORGMEIER, 1931; DISNEY, 1994). As interações forídeos/formigas ocorrem em nível de predação, comensalismo, mutualismo e parasitoidismo, sendo que esta último parece ser a forma mais comum (DISNEY, 1994). Os forídeos parasitóides podem ser especialistas em um ou mais gêneros de formigas ou em uma ou mais espécies de um gênero (BORGMEIER, 1931). As subfamílias de formigas mais atingidas são: *Ecitoninae*, *Formicinae*, *Ponerinae* e, principalmente, *Myrmicinae*, onde estão incluídas as formigas-cortadeiras e as lava-pés, cujas interações com os forídeos são bastante estudadas visando desenvolver estratégias de controle biológico (DISNEY, 1994; PORTER, 1996).

Durante o seu processo evolutivo, os forídeos desenvolveram vários tipos de adaptação alimentar, fazendo de *Phoridae* uma das maiores famílias em diversidade biológica. A maioria das espécies é parasita ou parasitoide no estágio larval, sendo bastante específica na escolha do hospedeiro ou dos recursos a serem explorados, o que favorece o uso destes dípteros para avaliar a diversidade da fauna e da flora de uma determinada área, bem como para utilizar algumas espécies como agentes de controle biológico de insetos-praga, dentre os quais algumas formigas e cupins (DISNEY 1990). Existem espécies de forídeos que são espécie-específicas, isto é, atacam e parasitam hospedeiros específicos, enquanto outras são generalistas. No Brasil, tem sido relatada uma grande diversidade de forídeos parasitando formigas, sendo que os primeiros registros desses dípteros em formigas cortadeiras

dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, foram feitos por Borgmeier nas décadas de 20 e 30 do século 19.

Especialmente em ambientes úmidos, é comum encontrar-se forídeos em diversas fases ontogenéticas (**Figura 1A**) junto aos olheiros dos ninhos das saúvas e nas trilhas de forrageamento atacando as operárias (ERTHAL & TONHASCA 2000; TONHASCA et al., 2001). Apesar de causarem a morte das operárias e dos soldados parasitados, causam pequeno impacto sobre a sobrevivência das colônias das espécies de *Atta*, certamente pela sua grande população intranidal. No entanto, os ataques dos forídeos podem alterar o comportamento e a sobrevivência de outras espécies, reduzindo a atividade de forrageamento (BRAGANÇA et al., 1998; TONHASCA & BRAGANÇA, 2000; TONHASCA et al., 2001) ou alterando o horário desta atividade, para que não coincida com a hora de atividade dos forídeos.



**Figura 1: A)** Fases do desenvolvimento dos forídeos. **B)** Larva de forídeo na cabeça de uma formiga.

Os ovos dos forídeos, em geral, são alongados, mas podem mudar de forma, de acordo com as diferentes si-

tuações ecológicas como, por exemplo, quando mimetizam os ovos de seus hospedeiros, como é o caso de algumas espécies que parasitam cupins. Os ovos podem ser colocados separados ou em grupos, sendo que o número de ovos por fêmea adulta varia de acordo com a espécie e as condições da fêmea, bem como com o tipo de hospedeiro. A grande maioria das larvas dos forídeos vive de forma parasitária em insetos como coleópteros, himenópteros, isópteros e lepidópteros, mas também em outros artrópodos como aracnídeos e miriápodos. As fêmeas dos forídeos mirmecófilos caracterizam-se por apresentar um ovopositor altamente quitinizado (BORGMEIER, 1931). Atacam, em geral, diretamente as operárias de formigas, mas podem parasitar larvas e pupas (DISNEY, 1994). No caso do parasitismo adulto, a mosca ovoposita um ou mais ovos na cabeça ou tórax da operária. Ao eclodir o ovo, a larva geralmente aloja-se na cabeça (**Figura 1B**) para se alimentar e completar seu desenvolvimento. No caso dos cupins, após a seleção do hospedeiro, a fêmea inocula uma secreção que provoca comatose (dormência). Só depois do cupim estar imobilizado, é que o forídeo ovoposita no abdômen do hospedeiro vários ovos, dos quais apenas um matura e eclode. A larva eclodida alimenta-se das estruturas internas do hospedeiro levando-o à morte (PORTER et al., 1995).

Quando adultos, os forídeos são bastante comuns em locais úmidos e onde há plantas em decomposição. Algumas espécies são ápteras, nesse caso, são comensais, vivendo em ninhos de cupins, de formigas e de outros insetos,

dividindo alimentos, principalmente os destinados às formas jovens. Em alguns casos, as larvas de forídeos envolvem o corpo das larvas de formigas e cupins que estão sendo alimentadas pelos operários, roubando-lhes o alimento (DISNEY, 1990, 1994). A fase pupal pode ocorrer no interior da cabeça no hospedeiro, entre as mandíbulas, nas inserções de patas, aderidas aos pelos, ou em outros locais do corpo. A seleção do hospedeiro pelo forídeo parasitoide parece decorrer de fatores tais como: estímulos visuais e/ou olfatórios, comportamento das formigas hospedeiras e distribuição das atividades, estação do ano e clima. Nas espécies de formigas com acentuado polimorfismo, as operárias maiores, em geral, são as mais atacadas, indicando seleção visual. Nas espécies monomórficas, a seleção do hospedeiro parece decorrer de estímulos olfatórios, havendo forídeos especializados em alguns feromônios.

Tem sido referido que as formigas que se alimentam do *honeydew* produzido pelos homópteros podem ser consideradas como herbívoras, uma vez que os homópteros são bioenergeticamente comparáveis por coletarem os fluídos vegetais diretamente das plantas. Entretanto, tanto as formigas cortadeiras quanto as formigas que atendem homópteros, adquirem sua nutrição via simbióticos intermediários, tais como fungos e homópteros. Assim, podem ser vistas como uma importante interação das espécies, de forma que uma nova perspectiva pode ser tirada daqui (SCHULTZ & MCGLYNN, 2000).

No decorrer do processo evolutivo, as formigas desenvolveram diferentes comportamentos para evitar o pa-

rasitismo. No caso das formigas cortadeiras, o mais comum é a presença de operárias mínimas sobre o fragmento vegetal forrageado (EIBL-EIBESFELDT, 1979). Durante o transporte, estas caroneiras executam diversos movimentos das antenas e patas para afastar os forídeos e, com isso, evitar a ovoposição. As caroneiras são recrutadas pelas operárias maiores através de vibrações estridulatórias no fragmento de folha, as quais podem ser captadas a grandes distâncias. Quando a ocorrência de forídeos é grande, as formigas podem adotar outras estratégias tais como a alteração dos turnos de forrageamento e o recrutamento de operárias menores para forragear (FEENER JR. & BROWN, 1993), o que dificulta a ovoposição.

Recentemente, foi descrita uma nova espécie de Diptera (Drosophilidae), encontrada no bioma Cerrado, a qual foi denominada *Rhinoleucophenga myrmecophaga*. As moscas adultas estão associadas com os nectários extraflorais (NE) de *Qualea grandiflora* onde ovopositam, sendo que as larvas são predadoras das formigas e de outros insetos visitantes dos NEs (VIDAL & VILELA, 2015). Na ecologia evolutiva uma questão que se apresenta no mutualismo facultativo nas interações formiga-planta é como outro membro da comunidade associada pode afetar a interação de forma que os benefícios recíprocos são rompidos. Quando visitam a *Qualea grandifolia* para coletar a solução açucarada nos NEs, as formigas repelem outros herbívoros, o que reduz os danos nas folhas. Assim, as mosquinhas permanecem pouco tempo nas folhas repletas de formigas (VIDAL et al., 2016).

## AGRADECIMENTOS

Ao CNPQ pela Bolsa de Mestrado e Auxílio Pesquisa concedidos, respectivamente, à LR e ED. Este texto resume parte da Dissertação de Mestrado da Bióloga Luciane da Rocha.

## Referências

ANDERSEN, A. N.; FISHER, A.; HOFFMANN, B. D.; READ, J. L.; RICHARDS, R.; Use of terrestrial invertebrates for biodiversity monitoring in Australian rangelands, with particular reference to ants. **Austral Ecology**, Sidney, v. 29, p. 87-92, 2004.

BORGMEIER, T. **Sobre alguns phorídeos que parasitam a saúva e outras formigas cortadeiras**. Archivos do Instituto Biológico de Defesa Agrícola e Animal 4. p. 209-228.

BRAGANÇA, M. A. L.; TONHASCA JR., A.; MOREIRA, D. D. O.; Parasitism characteristics of two phorid fly species in relation to their host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 31, n. 4, p. 241-244. 2002.

BRIAN, M. V.; Caste differentiation and division of labor. In: HERMANN, H. R. (Ed.). **Social Insects**, v. 1. New York: Academic Press, 1981, p. 122-221.

COLES DE NEGRET, H. R.; HOWSE, P. E. Chemical defense in termites. In: JAISSON, P. (Ed.). **Social insects in the tropics**, v. 2. Paris: Université Paris-Nord, 1982, p. 21-29.

BATTIROLA, L. D.; MARQUES, M. I.; ADIS, J.; DELABIE, J. H. C.; Composição da comunidade de *Formicidae* (Insecta, Hymenoptera) em copas de *Attalea phalerata* Mart. (Arecaceae),

no Pantanal de Poconé, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 49, n. 1, p. 107-117, 2005.

DEDERYN, G. B.; RAALJNAKERS, C. E.; ZOOMER, H. R.; BERG, M. F.; DE RULTE, P. C.; Using ants as bioindicators: **Nature**, New York, v. 422, n. 17, p. 711-713, 2003.

DISNEY, R. H. L. Some myths and reality of scuttle fly biology. **Antennae**, v. 14, n. 1, p. 64-67. Disponível em: <<https://en.wikipedia.org/wiki/antenna.1990>>.

DISNEY, R. H. L. Some myths and reality of scuttle fly biology. **Antenna** 14, p. 64-67, 1990.

DISNEY, R. H. L. **Scuttle Flies: The Phoridae**. London: Chapman & Hall, 1994.

DISNEY, R. H. L.; BRAGANÇA, M. A. L. Two new species of Phoridae (Diptera) associated with leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, Washington, v. 36, n. 1, p. 33-39, 2000.

DISNEY, R. H. L. **Scuttle flies: the Phoridae**. London: Chapman & Hall, 2004.

ERTHAL JR., M.; A. TONHASCA JR. Biology and oviposition behavior of the phorid *Apocephalus attophilus* and the response of its host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. **Entomol. Exp. Appl.**, Amsterdam, v. 95, n. 1, p. 71-75, onlinelibrary.wiley.com. 2000.

EIBL-EIBESFELDT, I. **Etologia**: Introducción al estudio comparado del comportamiento. Barcelona: Ed. Omega, 1979.

FEENER JR., T.; BROWN, B. V. Oviposition behaviour of ant parasitizing fly, *Neodohrmiphora anivinervis* (Diptera; Phoridae) and defense behaviour by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera; Formicidae). **Journal of Insect**

**Behaviour**, v. 6, p. 675-688, 1993. Disponível em: <[link.springer.com/journal/10905](http://link.springer.com/journal/10905)>.

HÖLDOBLER, B.; WILSON, E.O. **The Ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990.

PORTER, S. B. Possible use of phorid flies for classical biological control of imported fire ants in United States. **Anais do Vº SICONBIOL – Simpósio de Controle Biológico**. Foz do Iguaçu, 1996.

SCHULTZ, T. R.; MCGLYNN, T. P. The Interactions of Ants with Other Organisms. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, J. E.; SHULTZ, T. R. (Eds.). **Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2000, p. 35-44.

TONHASCA JR., A.; BRAGANÇA, M. A. L.; Effect of leaf toughness on the susceptibility of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* to attacks of a phorid parasitoid. **Insectes Sociaux**, Leuven, v. 47, p. 220-222, 2000.

TONHASCA JR., A.; BRAGANÇA, M. A. L.; ERTHAL JR., M. Parasitism and biology of *Myrmomicarius grandicornis* (Diptera, Phoridae) in relationship to its host, the leaf-cutting ant *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux**, Leuven, v. 48, p. 154-158, 2001.

VIDAL, M. C.; VILELA, C. R.; A new species of *Rhinoleucophaega* (Diptera: Drosophilidae) from the Brazilian cerrado biome associated with extrafloral nectaries of *Qualae grandiflora* (Vochysiaceae). **Ann.Entomol. Soc. Am.**, Washington, v. 108 n. 5, p. 932-940. DOI 10.1093(aesa)sav077. 2015.

VIDAL, M. C.; SENDOYA, S.; OLIVEIRA, P. S. Mutualism exploitation: predatory drosophilid larvae a sugar-trap ants and jeopardize facultative ant-plant mutualism. **Ecology**, Cambridge, v. 97, n. 7, p. 1.650-1.670, 2016.

# Formigas, Besouros e Lepidópteros

*Lucas Kaminski*

Diversos grupos de Artrópodes vivem associados com formigas como simbiontes, sendo que genericamente essa interação é chamada de mirmecofilia (que poderia ser traduzido como amizade pelas formigas) (HÖLDOBLER & WILSON, 1990; HUGHES et al., 2008). Tendo como base o balanço de custos e benefícios entre as espécies, as interações entre mirmecófilos e formigas podem ser divididas em três tipos: comensalismo, mutualismo e parasitismo. Nas interações comensalistas, os mirmecófilos recebem benefícios protetivos ao ocupar ambientes frequentados por formigas (espaço livre de inimigos) ou por se alimentar de seus descartes. Nas interações mutualistas, por outro lado, ocorrem benefícios mútuos entre os mirmecófilos e formigas, ou seja, os mirmecófilos potencializam os serviços protetivos das formigas pagando com recompensas calóricas (e.g., exsudações de pulgões). A partir de um ancestral comensal ou mutualista, pode evoluir o parasitismo, quando os mirmecófilos passam a explorar diretamente as formigas ou os seus recursos, acarretando custos para a colônia. A chave para

conviver com as formigas é a comunicação. Os organismos mirmecófilos se integram à sociedade das formigas simulando sinais químicos, morfológicos e/ou comportamentais utilizados na comunicação interespecífica entre as formigas (HÖLLDOBLER, 1971; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). O grau de mirmecofilia pode variar desde interações facultativas ou oportunistas até interações obrigatórias com alto grau de fidelidade espaço-temporal, onde o mirmecófilo depende das formigas para a sobrevivência (ORIVEL et al., 2004; KAMINSKI, 2008). Em Coleoptera e Lepidoptera, em especial, estas interações evoluíram diversas vezes independentemente. A proposta deste ensaio é apresentar brevemente alguns exemplos de mirmecofilia, traçando paralelismos e convergências entre a origem e evolução da simbiose com formigas nestas duas ordens megadiversas de insetos.

Os besouros (Coleoptera) compreendem aproximadamente 350.000 espécies descritas, sendo a ordem mais diversa de insetos (GRIMALDI & ENGEL, 2005). Hölldobler & Wilson (1990) citam 35 famílias de coleópteros mirmecófilos, que podem variar de simples comensais, a complexos parasitas. As principais famílias de besouros mirmecófilos são Carabidae, Histeridae, Nitidulidae, Scarabaeidae e Staphylinidae (KISTNER, 1982; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; O'KEEFE, 2000; PARKER, 2016). Nestas famílias, a mirmecofilia surgiu de forma independente, e isto pode ter sido facilitado pela sua predominância em ambientes edáficos (GRIMALDI & ENGEL, 2005). Segundo Parker (2016), existe uma série de atributos que

podem facilitar a evolução da mirmecofilia em besouros, tais como hábito ancestral predador, tamanho corporal pequeno e presença de estratégias defensivas (químicas e/ou físicas) que conferem proteção contra formigas. A partir destas pré-adaptações, a mirmecofilia surgiu diversas vezes em besouros, ilustrando um caso espetacular de evolução recorrente (MARUYAMA & PARKER, 2017).

A mirmecofilia em besouros ainda é muito pouco estudada na região neotropical, e a maioria dos sistemas conhecidos é do hemisfério norte. Hölldobler (1971) e Hölldobler & Wilson (1990), apresentam diversos exemplos de mirmecofilia em besouros europeus. Segundo estes autores, um estado inicial de mirmecofilia seria a capacidade de localizar as formigas, como ocorre em *Amphotis marginata* (Nitidulidae), que reconhece quimicamente as trilhas deixadas pelas formigas *Lasius fuliginosus* (Formicinae). Após localizar as formigas, o besouro intercepta as formigas na trilha e induz o regurgito (trofalaxia, ver **Figura 1a**) tocando as peças bucais das formigas com as antenas (HÖLLDOBLER & KWAPICH, 2017). Apesar de não apresentar mecanismos de apaziguamento, o besouro evita o ataque pela formiga recolhendo os apêndices (patas e antenas) e posicionando o corpo rente ao solo. Os besouros da família Staphylinidae apresentam diversos níveis de associação com as formigas hospedeiras (HÖLLDOBLER, 1971). Os *Myrmedonia*, por exemplo, possuem o mínimo de comunicação química com as formigas, o suficiente para permanecer como comensais nas “câmaras de descarte” do formigueiro alimentando-

se dos restos da colônia. Os besouros *Dinarda* habitam apenas câmaras periféricas do formigueiro, onde conseguem roubar algum alimento. Outros estafilínídeos apresentam mecanismos mais complexos de comunicação e conseguem habitar as câmaras de criação, como ocorre nos gêneros *Lomechusa*, *Xenodusa* e *Atemeles*. O exemplo mais estudado é do besouro *Atemeles pubicollis* (Staphylinidae), um cleptoparasito especializado, cujas larvas habitam formigueiros de *Formica* (Formicinae) no verão, e os adultos, ninhos de *Myrmica* (Myrmicinae) no inverno. Esta alternância ocorre, provavelmente, pelo fato de que as formigas *Myrmica* continuam criando larvas e armazenando alimentos durante o inverno, enquanto as *Formica* suspendem a criação durante este período. Nesse caso, a comunicação depende do mimetismo químico e comportamental, tanto das larvas quanto dos adultos. Inicialmente, a larva atrai quimicamente as formigas através de substâncias produzidas por glândulas especializadas (glândulas de adoção). Posteriormente, a formiga carrega a larva para o formigueiro, onde obtém proteção e alimento por meio de trofalaxia. O adulto também apresenta glândulas especializadas (de adoção e de apaziguamento). Desta forma, os besouros apaziguam o comportamento agressivo da formiga e são levados para o formigueiro onde habitam como cleptoparasitos (ladrões de alimento).

Algumas espécies de joaninhas (Coccinellidae) também são mirmecófilas (VANTAUX et al., 2012). Orivel et al. (2004) relataram um caso de associação obrigatória da joaninha *Thalassa saginata* com formigas *Dolichoderus*

*bidens* (Dolichoderinae). As larvas e pupas de *T. saginata* mimetizam compostos cuticulares das formigas hospedeiras e, assim, conseguem habitar colônias de *D. bidens*. Outro caso similar ocorre com o besouro *Diomus thoracicus*, que parasita formigueiros de *Wasmannia auropunctata* (Myrmicinae) alimentando-se das larvas das formigas (VANTAUX et al., 2010). Em geral, as joaninhas são predadoras de hemípteros trofobiontes, principalmente pulgões (VANTAUX et al., 2010). Hayashi et al. (2016) demonstraram que as joaninhas *Scymnus posticalis* mimetizam quimicamente os pulgões dos quais se alimentam. Desta forma, elas conseguem passar despercebidas das formigas que deveriam estar protegendo os pulgões. Estes trabalhos indicam que a mirmecofilia em Coccinellidae pode ter surgido a partir de um ancestral que participava de um sistema de interações multitróficas sobre a vegetação, envolvendo plantas, formigas e herbívoros. Esta rota evolutiva de entrada no formigueiro é completamente diferente do sugerido para outras famílias de besouros mirmecófilos que vivem em ambientes edáficos (ver PARKER, 2016).

As mariposas e borboletas (Lepidoptera) contam com aproximadamente 146.000 espécies descritas (GRIMALDI & ENGEL, 2005). Embora existam alguns casos de mirmecofilia em mariposas, associações entre formigas e larvas de Lepidoptera ocorrem amplamente em apenas duas famílias de borboletas (Lycaenidae e Riodinidae) (PIERCE et al., 2002). Diferente dos besouros, o estágio mirmecófilo principal em Lepidoptera é o estágio

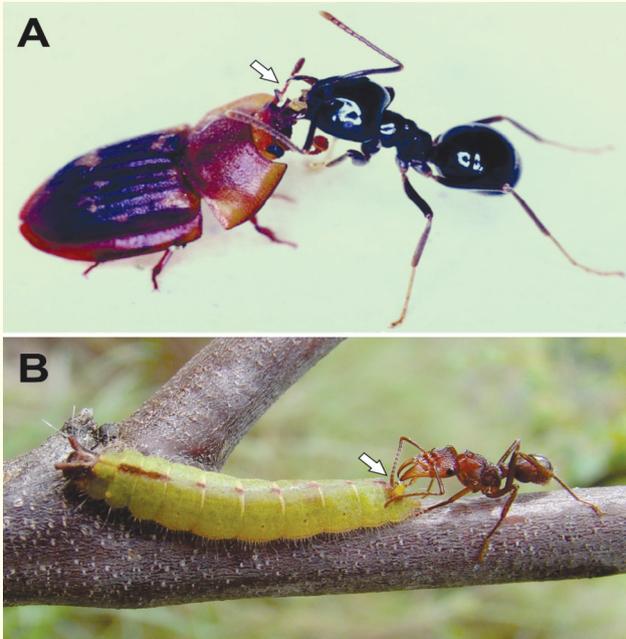
larval. A mirmecofilia em borboletas é mediada por órgãos larvais especializados na interação com as formigas (*ant-organs*). Tanto em Lycaenidae quanto em Riodinidae estão presentes glândulas envolvidas com a comunicação química, órgãos relacionados à comunicação vibracional, e glândulas que secretam um líquido que serve de alimento para as formigas (**Figura 1b**). Em contrapartida, as formigas protegem as larvas contra inimigos naturais (PIERCE et al., 2002). Tais órgãos mirmecofílicos estão presentes nas duas famílias e são funcionalmente semelhantes. A homologia destes órgãos é bastante discutida devido ao posicionamento dos órgãos em segmentos diferentes (DEVRIES, 1997). Ao estudar a evolução da mirmecofilia em Riodinidae, Campbell & Pierce (2003) sugeriram que é pouco parcimoniosa a hipótese de evolução independente da mirmecofilia em Lycaenidae e Riodinidae. Segundo estes autores, a falta de concordância no posicionamento dos órgãos pode ter ocorrido por mutações em genes homeóticos. Novos estudos, entretanto, com base em filogenias moleculares robustas e métodos filogenéticos comparativos, indicam origens independentes da mirmecofilia (SERAPHIM et al., em prep.).

O cenário ecológico para a evolução da mirmecofilia em Lepidoptera é semelhante àquele proposto para Coccinellidae, ou seja, ocorreu sobre as plantas e envolve interações com formigas e outros herbívoros (DEVRIES, 1992). As associações variam desde facultativas a obrigatórias, sendo o grau de mirmecofilia uma característica ecológica bastante plástica, e estratégias contrastantes po-

dem ocorrer entre espécies aparentadas (KAMINSKI et al., 2013). A associação obrigatória com formigas em algumas espécies pode estar relacionada à amplificação do número de plantas hospedeiras (polifagia). Nesses casos, a presença de determinada espécie de formiga pode ser mais importante no processo de seleção do local de oviposição que a espécie de planta. Um exemplo ocorre com a borboleta *Hallonympha paucipuncta* (Riodinidae) que possui mirmecofilia obrigatória com formigas *Crematogaster* (Myrmicinae), sendo que as larvas podem alimentar-se em mais de dez famílias de plantas hospedeiras diferentes (KAMINSKI, 2008). Fêmeas de borboletas mirmecófilas selecionam espaços livres de inimigos (locais com menor risco de morte para a prole) na vegetação. Para tal, ela utiliza pistas visuais e olfativas relacionadas com as formigas ou outros parceiros mutualistas, como observado em *Parrhasius polibetes* (Lycaenidae) (KAMINSKI et al., 2010).

Em outros lepidópteros, a maioria das larvas de Riodinidae e Lycaenidae é herbívora, no entanto a mirmecofilia parece modificar os hábitos alimentares das larvas (PIERCE et al., 2002). O hábito predador é raro em Lepidoptera, mas surgiu diversas vezes independentemente em borboletas mirmecófilas (COTTRELL, 1984; PIERCE et al., 2002). Em Riodinidae, o hábito predador parece estar associado ao alongamento das pernas protorácicas das larvas (DEVRIES & PENZ, 2000). De acordo com estes autores, as pernas alongadas são utilizadas na manipulação e obtenção das exsudações dos homópteros. Em Lycaenidae, o hábito predador parece ser mais difundido

que em Riodinidae (DEVRIES & PENZ, 2000; PIERCE et al., 2002). A subfamília Miletinae, por exemplo, é inteiramente entomófaga (predadora de pulgões, cochonilhas e cigarrinhas mirmecófilas): muitas espécies predam homópteros, como ocorre nos gêneros *Logania*, *Miletus* e *Allotinus*; outros gêneros como *Liphyr*a e *Euliphyr*a são mirmecófilos obrigatórios. *Euliphyr*a *mirifica* é mirmecófago, parasitando ninhos de *Oecophylla longinoda* (Formicinae) e alimentando-se das larvas.



**Figura 1:** Interações mirmecófilas entre besouros e borboletas. **A)** besouro *Amphostis marginata* recebendo alimento (trofalaxia) da formiga *Lasius fuliginosus*; **B)** larva de *Synargis galena* (Riodinidae) sendo atendida pela formiga *Ectatomma tuberculatum*. Note a glândula da larva evertida secretando néctar (seta). Foto **A** cortesia de Bert Hölldobler.

Como observado em outros lepidópteros, a maioria das larvas de Riodinidae e Lycaenidae é herbívora. No entanto, a mirmecofilia parece modificar os hábitos alimentares das larvas (PIERCE et al., 2002). O hábito predador é raro em Lepidoptera, mas surgiu diversas vezes independentemente em borboletas mirmecófilas (COTTRELL, 1984; PIERCE et al., 2002). Em Riodinidae, o hábito predador parece estar associado ao alongamento das pernas protorácicas das larvas (DEVRIES & PENZ, 2000). De acordo com estes autores, as pernas alongadas são utilizadas na manipulação e na obtenção das exsudações dos homópteros. Em Lycaenidae, o hábito predador parece ser mais difundido que em Riodinidae (DEVRIES & PENZ, 2000; PIERCE et al., 2002). A subfamília Miletinae, por exemplo, é inteiramente entomófaga (predadora de pulgões, cochonilhas e cigarrinhas mirmecófilas): muitas espécies predam homópteros, como ocorre nos gêneros *Logania*, *Miletus* e *Allotinus*; outros gêneros como *Liphyra* e *Euliphyra* são mirmecófilos obrigatórios. *Euliphyra mirifica* é mirmecófago, parasitando ninhos de *Oecophylla longinoda* (Formicinae) e se alimentando das larvas.

Da mesma forma que em Coleoptera, o parasitismo também evoluiu em Lepidoptera. As borboletas europeias do gênero *Phengaris* (= *Maculinea*) são o exemplo melhor conhecido (ALS et al., 2004). Inicialmente, as larvas utilizam flores de plantas das famílias Lamiaceae e Gentianaceae ou Rosaceae. A partir do 4º ínstar, as larvas deslocam-se para o solo, onde atraem formigas do gênero *Myrmica*, que adotam as larvas e as carregam para

dentro do formigueiro. Dentro do formigueiro pode haver dois tipos de comportamento alimentar dependendo da espécie: predador de larvas de formigas ou alimentação por trofalaxia. Als et al. (2004), a partir de um estudo detalhado da evolução destes dois tipos de comportamento, concluíram que o comportamento cleptoparasita em *Phengaris* é derivado de um comportamento ancestral predador. Além de mimetizar os compostos químicos da cutícula, as larvas de *Phengaris* também imitam os sons que as rainhas utilizam para se comunicar com as operárias, ou seja, do ponto de vista das formigas não existe diferença entre a larva parasita e a rainha (BARBERO et al., 2009). No sul do Brasil e da Argentina existe uma espécie de borboleta parasita que apenas recentemente teve desvendada sua biologia (KAMINSKI et al., em prep.). Fêmeas de *Aricoris arenarum* (Riodinidae) ovipositam apenas em plantas com homópteros e formigas *Camponotus punctulatus* (Formicinae) onde larvas nos ínstares iniciais alimentam-se de secreções de homópteros que roubam das formigas. Após o terceiro ínstar, a larva se desloca para dentro do formigueiro, alimentando-se e completando seu ciclo apenas com os regurgitos das formigas.

As incríveis adaptações morfológicas e comportamentais dos organismos mirmecófilos ilustram a diversidade de histórias de vida que podem ser geradas por processos coevolutivos de interação entre espécies. Segundo Hölldobler (1971), a análise comparativa de espécies mirmecófilas com diferentes níveis de associação com as formigas é a chave para compreender os detalhes da evolu-

ção das associações e dos sistemas de comunicação em organismos mirmecófilos. Recentemente diversos trabalhos têm analisado a evolução da mirmecofilia de maneira comparativa, com o apoio de filogenias e métodos filogenéticos comparativos (*e.g.* ALAS et al., 2004). A utilização deste tipo de análise tem se mostrado bastante útil no entendimento da evolução das modificações impostas aos organismos mirmecófilos para conviver com as formigas e precisa ser ampliado. A região neotropical, incluindo o Brasil, constitui o maior vazio de conhecimento sobre organismos mirmecófilos. Atualmente, o grande desafio é conhecer e desvendar a biologia destes organismos antes que eles desapareçam.

O objetivo deste texto não foi fazer uma revisão extensiva da literatura, mas apenas apresentar alguns casos e discutir alguns aspectos da ecologia e da evolução das interações de formigas e outros invertebrados. Mesmo assim, espero que esse curto ensaio possa ajudar a incentivar mais pessoas a conhecer e estudar as interações entre besouros, borboletas e formigas.

## **AGRADECIMENTOS**

A Dra. Elena Diehl pela oportunidade e convite para escrever esse ensaio. Ao Luan D. Lima pela leitura crítica e a Bert Hölldobler por gentilmente ceder a foto de *Amphotis marginata*. Ao programa PNPd-CAPES pela concessão da bolsa.

## Referências

ALS, T. D.; VILA, R.; KANDUL, N. P.; NASH, D. R.; YEN, S.-H.; HSU, Y. -F.; MIGNAULT, A. A.; BOOMSMA, J. J.; PIERCE, N. E. The evolution of alternative parasitic life histories in Large Blue butterflies. **Nature**, v. 432, 2004, p. 386-390. Disponível em: <[www.nature.com/nature](http://www.nature.com/nature)>.

BARBERO, F.; HOMAS, J. A.; BONELLI, S.; BALLETO, E.; SCHÖNROGGE, K. Queen ants make distinctive sounds that are mimicked by a butterfly social parasite. **Science**, v. 323, 2009, p. 782-785. Disponível em: <[www.sciencemag.org/](http://www.sciencemag.org/)>.

CAMPBELL, D. L.; PIERCE, N. E. Phylogenetic relationships of the Riodinidae: implications for the evolution of ant association. In: BOGGS, C. L.; WATT, W. B.; EHRLICH, P. R. (Eds.). **Butterflies: ecology and evolution taking flight**. Chicago: University of Chicago, 2003, p. 395-408.

COTTRELL, C. B. Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 79, 1984, p. 1-57. Disponível em: <[Onelinelibrary.Wiley.com/journal/10.1111.\(issn\)1096-3642](http://Onelinelibrary.Wiley.com/journal/10.1111.(issn)1096-3642)>.

DEVRIES, P. J. Singing caterpillars, ants and symbiosis. **Scientific American**, Washington, v. 267, p. 56-62, 1992.

DEVRIES, P. J. **The butterflies of Costa Rica and their natural history II: Riodinidae**. Princeton: Princeton University, 1997.

DEVRIES, P. J.; PENZ, C. M. Entomophagy, behavior, and elongated thoracic legs in the myrmecophilous Neotropical butterfly *Alesa amesis* (Riodinidae). **Biotropica**, Washington, v. 32, p. 712-721, 2000.

GRIMALDI, D.; ENGEL, M. S. **Evolution of the Insects**. New York: Cambridge University Press, 2005.

HAYASHI, M.; NOMURA, M.; NAKAMUTA, K. Efficacy of chemical mimicry by aphid predators depends on aphid-learning by ants. **Journal of Chemical Ecology**, v. 4, 2016, p. 236-239. Disponível em: <<https://link.springer.com/journal/10886>>.

HÖLLDOBLER, B. Communication between ants and their guests. **Scientific American**, v. 224, 1971, p. 86-93. Disponível em: <<https://www.scientificamerican.com/>>.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Belknap/Harvard, Cambridge, 1990.

HÖLLDOBLER, B.; KWAPICH, C. L. *Amphotis marginata* (Coleoptera: Nitidulidae) a highwayman of the ant *Lasius fuliginosus*. **PLoS ONE** 12: e0180847, 2017.

HUGHES, D. P.; PIERCE, N. E.; BOOMSMA, J. J. Social insect symbionts: evolution in homeostatic fortresses. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 2, 2008, p. 672-677. Disponível em: <[www.sciencedirect.com/science/journal/01695347](http://www.sciencedirect.com/science/journal/01695347)>.

KAMINSKI, L. A. Polyphagy and obligate myrmecophily in the butterfly *Hallonympha paucipuncta* (Lepidoptera: Riodinidae) in the Neotropical Cerrado savanna. **Biotropica**, v. 40, 2008, p. 390-394. Disponível em: <[Onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(issn\)1744-7429](http://Onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(issn)1744-7429)>.

KAMINSKI, L. A.; FREITAS, A. V. L.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between mutualisms: Ant-tended butterflies exploit enemy-free space provided by ant-treehopper associations. **American Naturalist**, v. 176, 2010, p. 322-334. Disponível em: <[www.journals.uchicago.edu/toc/an/current](http://www.journals.uchicago.edu/toc/an/current)>.

KAMINSKI, L. A.; MOTA, L. M.; FREITAS, A. V. L.; MOREIRA, G. R. P. Two ways to be a myrmecophilous butterfly: natural history and comparative immature-stage mor-

phology of two species of *Theope* (Lepidoptera: Riodinidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 108, 2013, p. 844-870. Disponível em: <[Onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(issn\)1095-8312](http://Onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(issn)1095-8312)>.

KISTNER, D. H. The social insects' bestiary. In: HERMANN, H. R. (Ed.). **Social insects**, v. 3. New York: Academic Press, 1982.

MARUYAMA, M.; PARKER, J. Deep-time convergence in rove beetle symbionts of army ants. **Current Biology**, v. 27, 2017, p. 920-926. Disponível em: <[www.cell.com/current-biology/home](http://www.cell.com/current-biology/home)>.

O'KEEFE, S. T. Ant-like stone beetles, ants, and their associations (Coleoptera: Scymaenidae; Himenoptera: Formicidae; Isoptera). **Journal of the New York Entomological Society**, v. 108, New York, 2000, p. 273-303.

ORIVEL, J.; SERVIGNE, P.; CERDAN, P.; DEJEAN, A.; CORBARA, B. The ladybird *Thalassa saginata*, an obligatory myrmecophile of *Dolichoderus bidens* ant colonies. **Naturwissenschaften**, v. 91, 2004, p. 97-100. Disponível em: <[www.springer.com >home>lifesciences](http://www.springer.com/home/lifesciences)>.

PARKER, J. Myrmecophily in beetles (Coleoptera): evolutionary patterns and biological mechanisms. **Myrmecological News**, v. 22, 2016, p. 65-108. Disponível em: <<https://myrmecologicalnews.org/>>.

PIERCE, N. E.; BRABY, M. F.; HEATH, A.; LOHMAN, D. J.; MATHEW, J.; RAND, B. R.; TRAVASSOS, M. A. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). **Annual Review of Entomology**, v. 47, 2002, p. 733-771. Disponível em: <[www.annualreviews.org](http://www.annualreviews.org)>.

VANTAUX, A.; ROUX, O.; MAGRO, A.; GHOMSI, N. T.; GORDON, R. D.; DEJEAN, A.; ORIVEL, J. Host-specific myrmecophily and myrmecophagy in the tropical coccinellid *Diomus thoracicus* in French Guiana. **Biotropica**, v. 42, 2010, p. 622-629. Disponível em: <[Onlinelibrary.wiley.com/jjournal/10.1111/\(issn\)1744-7429](http://Onlinelibrary.wiley.com/jjournal/10.1111/(issn)1744-7429)>.

VANTAUX, A.; ROUX, O.; MAGRO, A.; ORIVEL, J. Evolutionary perspectives on myrmecophily in ladybirds. **Psyche: A Journal of Entomology**, p. 1.

# Formigas e Cupins

*Elena Diehl*

*Laura V. Avestaran Menzel*

*Luciane Kern Junqueira*

*Daniela Farias Florencio*

Estudos prévios sobre os efeitos dos fatores ambientais, tais com altitude, latitude, temperatura, desmatamento e fragmentação florestal, fogo e inundações sobre a estrutura das comunidades dos cupins e das formigas foram conduzidos em diversas regiões de Brasil (CONSTANTINO, 1998; 2005; MIRANDA et al., 2004), mas poucos foram realizados no Rio Grande do Sul. Neste estado, eram conhecidos 17 táxons de cupins, mas este número foi ampliado para 20, com o registro de três novas espécies. Em relação às formigas, estão descritas 63 espécies e 90 morfoespécies, das quais 25 são novos registros. Assim, o número de formigas atinge 246 táxons de formigas conhecidas que ocorrem no estado. No entanto, tanto o número de cupins quanto o de formigas deve aumentar à medida que novos levantamentos forem realizados, bem como pelo uso de mais técnicas de coleta.

Todos os cupins pertencem à ordem Isoptera, sendo que ela reúne 2.800 espécies conhecidas em todo mundo. Recentemente, no nordeste brasileiro, foram descritos um novo gênero e uma nova espécie de cupim da família Nasutitermitidae (CANCELO & MYLE, 2000). Praticamente, todos os cupins são importantes pragas da madeira, beneficiada ou não, e de diversos outros materiais ricos em celulose. São detritivos e exercem funções importantes na ciclagem de nutrientes e na formação do solo (EGGLETON et al., 1998; JUNQUEIRA et al., 2009). Os cupins têm um marcante efeito sobre a estrutura do solo tropical, onde muitas espécies movimentam a matéria orgânica da superfície do solo para diferentes níveis inferiores, aumentando e mantendo a porosidade e a aeração do solo (LAVELLE et al., 1997; MIRANDA et al., 2004; SCHMIDT & DIEHL, 2008). Eles podem ser arborícolas havendo um ninho maior no alto de uma árvore e ninhos menores, ou satélites, localizados em outras árvores, ligados entre si através de túneis subterrâneos que, quando atingem outras árvores, são construídos sobre os troncos. Os ninhos ainda podem ser construídos sob ou no interior das árvores, ser subterrâneos sob as construções, com túneis sob o solo até atingir uma grande distância, quando então podem forragear nas raízes de outras plantas ou sair através de canais quase invisíveis para forragear na superfície do solo ou para sair para o vôo nupcial (BERTI FILHO, 1993; MENZEL & DIEHL, 2010).



**Figura 1:** A) Ninho arborícola de *Nasutitermes* sp. B) Casal de cupins

Entre os diversos insetos que vivem no subsolo, os cupins e as formigas são considerados *engenheiros do solo* porque misturam os distintos níveis do solo, transportam porções de plantas, cadáveres ou partes de outros animais para as câmaras mais profundas, o que tem como consequência o enriquecimento do solo (ANDERSEN et al., 1996; SCHMIDT & DIEHL, 2008).



**Figura 2:** A) Ninho de *Acromyrmex ambiguus* mostrando várias entradas nos montes de terra. B) Ninho de *Acromyrmex balzani* com apenas uma entrada em forma de um pequeno tubo de palha.

No caso das formigas, todas elas pertencem a uma única família Formicidae (Hymenoptera, Insecta), sendo que estão descritas mais de 13.000 espécies. Embora Hölldobler & Wilson (1990) estimem a existência de mais de 20.000. Assim como os cupins (BANDEIRA & VASCONCELOS, 2002; MIRANDA et al., 2004) constroem ninhos (**Figura 2**) com uma ou várias câmaras subterrâneas, ninhos epigeos também com uma ou mais câmaras, cobertos por palha ou pedaços de plantas secas, pequenos pedregulhos, areia ou terra e, finalmente ninhos arborícolas, muitas vezes um grande onde pode estar a rainha, ligado a diversos outros ninhos menores que são considerados como satélites (WILSON 1971; 1987).

Como esperado, a riqueza de formigas é muito maior do que a de cupins. Por outro lado, a baixa riqueza de ambos os grupos em relação aos estados do norte e do nordeste, além de ser decorrente da latitude (KUZNEZOV, 1957) e da temperatura reflete a maior amostragem em diversos biomas (DIEHL et al., 2004a). Também se considera que a baixa riqueza encontrada no sul do país pode ser consequência do clima subtropical a temperado, sendo que a maior porção do estado está a menos de 30° de latitude e as áreas de coletas acima de 500 m de altitude. É comum encontrar-se nos termiteiros de uma a cinco espécies de cupins, juntamente como uma a dez espécies de formigas, mas tanto os cupins quanto as formigas deslocam-se através de diferentes túneis, portanto, sem haver encontros dos dois (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Caso contrário, eles lutam, e, em geral, as formi-

gas é que mordem os cupins, matando-os ou deixando-os seriamente feridos (CONSTANTINO, 1998; BANDEIRA & VASCONCELOS, 2002). Paralelamente, é bastante comum os termiteiros abrigarem outros insetos além das formigas, assim como lagartos e pequenos mamíferos (DeSOUZA et al., 2003), o que facilita a sobrevivência destes organismos nos períodos em que o fogo natural toma conta do Cerrado. O mesmo também tem sido observado nos Campos de Cima da Serra no Rio Grande do Sul, onde o fogo é colocado como forma de retirar a vegetação velha e permitir a rebrota. Por sua vez, no Cerrado o fogo faz parte de um ciclo natural, sendo que ele pode afetar as comunidades ecológicas pela eliminação direta ou alterando a disponibilidade dos recursos, seja aumentando, diminuindo ou alterando a riqueza. Apesar de se saber destas possíveis alterações, pouco ainda é conhecido sobre os efeitos do fogo, especialmente sobre os invertebrados do Cerrado (DeSOUZA et al., 2003).

Dois casos interessantes de formigas atacando cupins e de cupins atacando formigas foram descritos, o primeiro por Mill (1983) e o segundo por Darlington (1985). No primeiro caso, defesas químicas contra a predação são bem desenvolvidas nos artrópodos, e inúmeros insetos possuem secreções químicas usadas principalmente contra formigas predadoras. A defesa química dos cupins foi estudada em diversas espécies, principalmente contra formigas predadoras. Através de bioensaios, foi avaliada a toxicidade e a atividade biológica de dez espécies de térmitas neotropicais sobre duas espécies de formigas pre-

dadoras: uma Ponerinae (*Ectatomma* sp.) e uma Pseudomyrmicinae (*Pseudomyrmex termitarius*). Os resultados obtidos mostraram que as secreções de *Coptotermes* e de *Ruptitermes* são apenas adesivas, enquanto a de *Syntermes calvus* atua como um vapor ativo, mas com pouca atividade tóxica. Por sua vez, os venenos de diversas espécies de *Armitermes* são repelentes de formigas, ao mesmo tempo que têm efeito venenoso quando aplicados topicamente. Finalmente, as secreções usadas pelas espécies de *Nasutitermes* combinam efeito adesivo, capacidade de enrolar as formigas, propriedades estas aliadas com a toxicidade de um veneno topicamente ativo, além de serem repelentes de formigas (MILL, 1983).

No segundo caso, durante e após o voo nupcial, inúmeros predadores oportunistas e onívoros atacam, mesmo no ar, os cupins. Quando no solo, os alados dos cupins são atacados por moscas califórídeas que são parasitas, mas que causam poucos danos. Os cupins se protegem usando passagens subterrâneas, ou construindo túneis sob a vegetação. O predador de cupins mais importante de todos parece ser a formiga *Megaponera foetens* (Ponerinae) que é significativa destruidora dos ninhos jovens de *Macrotermes*, mas que parece não causar qualquer dano nos cupinzeiros adultos (DARLINGTON, 1985). Martius (1998) sugeriu a possibilidade de que algumas espécies de cupins possam ser controladas por outros agentes biológicos, além das formigas.

## AGRADECIMENTOS

A Luciane Kern Junqueira que gentilmente me introduziu ao mundo dos cupins e muito me auxiliou no laboratório, ainda quando aluna da graduação, e me apoiou nos momentos difíceis.

## Referências

- ANDERSEN, A. N.; MORRISON, S.; BELBIN, L. The role of ants in minesite restoration in the Kakadu region of Australia's northern territory, with particular reference to their use as bio-indicators. **Final Report to the Environmental Research Institute of the Supervising Scientist**. Sidney, 1996.
- BANDEIRA, A. G.; VASCONCELOS, A. A quantitative survey of térmitas in gradient of disturbed highland forest in northeaster Brazil. **Sociobiology**, Uberlândia, v. 39, p. 429-439, 2002.
- BERTI FILHO, E. (Coord.). **Cupins ou Térmitas: Manual de Pragas em Florestas**, v. 3. IPEF/SIF. ESALQ/USP e UFV. Piracicaba, 1993.
- CANCELLO, E. M.; MYLE, T. C. *Noirotitermes noiroti* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitidae): A new genus and new species from northeastern Brazil. **Sociobiology**, Uberlândia, v. 36, n. 3, p. 531-546, 2000.
- CONSTANTINO, R. Catalog of the termites of the New World (Insecta: Isoptera). **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, v. 35, n. 2, p. 135-231, 1998.
- CONSTANTINO, R. Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado. Cap. 19, p. 320-333, 2005.

DARLINGTON, J. P. E. C. Attacks by Doriline Ants and Termites nest defences (Hymenoptera: Formicidae; Isoptera, Formicidae). **Sociobiology**, Tempe, v. 11, n. 2, p. 189-200, 1985.

DeSOUZA, O. F. F.; BROWN, V. K. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology**, v. 10, p. 195-206. Disponível em: <[https://www.cambridge.org.core/.../journal-of-tropical-ecology](https://www.cambridge.org/core/.../journal-of-tropical-ecology)>, 1994.

DeSOUZA, O. F.; ALBUQUERQUE, L. B.; TONELLO, V. M.; PINTO, L. P.; REIS JUNIOR. Effects of fire on termite generic richness in a savana-like ecosystem ('Cerrado') of Central Brazil. **Sociobiology**, Uberlândia, v. 42, n. 2, p. 639-649, 2003.

EGLETON, P.; BIGNEL, D. E.; SANDS, W. A.; MAWDSLEY, N. A.; LAWTON, J. H.; WOOD, T. G.; BIGNEL, N. C. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, London, v. 351, p. 245-51-68, 1998.

FLORENCIO, D. F.; DIEHL, E. Termitofauna (Insecta, Isoptera) em remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual em São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil. **Rev. Bras. de Entomol.**, Curitiba, v. 50, p. 505-511, 2006.

JUNQUEIRA, L. K.; BERTI FILHO, E.; FLORENCIO, D. F.; DIEHL, E. Efficiency of subterranean baits for termites sampling in eucalyptus forests. **Bioikos**, Campinas, v. 20, p. 3-7, 2006.

JUNQUEIRA, L. K.; DIEHL, E.; BERTI FILHO, E. Termite (Isoptera) diversity in *Eucalyptus*-growth areas and in forest

fragments. **Sociobiology**, v. 53, n. 3, p. 805-828. Disponível em: <<http://www.mg.gov.br/>>, 2009.

LAVELLE, P.; BIGNEL, D.; LEPAGE, M.; VOLTERS, V.; ROGER, P.; INESI, P.; HEAL, O. W.; DHILLION, S. Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystems engineers. **Eur. J. Soil Biol.**, v. 33, p. 159-193. Disponível em: <<https://www.journals.elsevier.com/european-journal-of-soil-biology>>, 1997,

MARTIUS, C. Perspectivas do controle biológico de cupins (Insecta, Isoptera). **Rev. bras. Ent.**, Curitiba, v. 41, p. 179-194, 1998.

MENZEL, L. V. A.; DIEHL, E. Soil choice for colony foundation by *Cortaritermes fulviceps* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v. 55, n.2, p. 471-487. Disponível em: <<http://www.mg.gov.br/>>, 2010.

MILL, A. E. Behavioural and toxic effects of termite defensive secretions on ants. **Physiological Entomology**, v. 8, p. 413-418. Disponível em: <[Onlinelibrary.wiley.com](http://Onlinelibrary.wiley.com)>, 1983.

MIRANDA, C. S.; VASCONCELOS, A.; BANDEIRA, A. G. Termites in sugar cane in northeast Brazil: Ecological aspects and pest status. **Neotropical Entomology**, Curitiba, v. 33, n. 2, p. 237-241, 2004.

SCHMIDT, F. A.; DIEHL, E. What is the effect of the soil use on ant communities? **Neotropical Entomology**, Curitiba, v. 37, n. 4, p. 381-388, 2008.

WILSON, E. O. **The Insectes Societies**. Cambridge: Belknap Press, 1971.

WILSON, E. O. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: A first assessment. **Biotropica**, Washington, v. 19, p. 245-251, 1987.

WILSON, E. O. A situação atual da diversidade biológica. p. 3-24. In.: WILSON, E. O.; PETER, F. M. (Eds.). **Biodiversidade**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997.

WILSON, E. O. Foreword. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. E. **Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2000, p. XV-XVI.

## Formigas e Vertebrados

*Eduardo Diehl-Fleig †*

Neste texto sobre relações interespecíficas animais, pretendo apresentar apenas uma revisão sobre algumas relações e exemplos de comensalismo formigas e vertebrados descritas na literatura. Deve ser lembrado que o comensalismo é uma interação interespecífica que se caracteriza por ser uma relação em que uma espécie se beneficia enquanto que a outra não tem perdas nem ganhos. Portanto, para esta segunda espécie, a relação é neutra. A mirmecofilia é um fenômeno encontrado quase que exclusivamente entre os invertebrados (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), enquanto que, para a grande maioria das espécies de vertebrados, as formigas são apenas uma importante fonte de alimento. Porém, para algumas espécies de anfíbios, répteis, aves e mamíferos, os ninhos das formigas servem não apenas como local para obtenção de alimento, mas como sítio de nidificação.

São raros os trabalhos relatando algum tipo de associação entre anuros e formigas. Anuros de duas espécies, *Phrynomantis microps* e *Kassina fusca*, já foram encontrados no interior de ninhos de representantes da subfamília Ponerinae, especialmente de *Megaponera foetens* e de

*Paltothyreus tarsatus*. Nesse caso, parece que as formigas não estariam sendo beneficiadas nem prejudicadas por essa relação já que não foi observada predação por *P. microps* nem por *K. fusca*. Cabe ressaltar que, embora *K. fusca* seja encontrada muitas vezes em ninhos daquelas duas espécies de Ponerinae, é um anuro que se alimenta exclusivamente de uma espécie de cupim. Assim, para essas duas espécies, provavelmente a utilização dos ninhos de formigas deva-se à busca de proteção contra a dessecação, já que os locais com maior umidade em geral são dominados pelas formigas (RÖDEL & BRAUN, 1999).

Em muitos trabalhos sobre anfíbios habitantes dos ninhos de formigas não é claro como eles sobrevivem aos encontros potencialmente agressivos com as formigas, ou se tais associações são vantajosas para um ou ambos os organismos. Outra questão interessante é que não foram observados anuros ferroados ou sendo atacados pelas formigas. Rödel & Braun (1999) sugerem que os indivíduos de *P. microps* não são atacados pelas operárias devido a uma substância química presente na pele, que funcionaria como um “inibidor de ferroadada”. Observação semelhante foi feita em relação ao sapo *Lithodytes lineatus* que cohabita ninhos de *Atta cephalotes* e que apresenta um odor característico (SCHLÜTER & REGÖS, 1996). Também já foi relatado que a cobra *Leptotyphlops dulcis*, que habita os ninhos da sua presa *Neivamyrmex nigrescens*, também não é ferroadada pelas formigas devido a uma substância repelente encontrada na sua pele (WATKINS et al., 1969).

Uma espécie de anfisbenídeo do Suriname é relatada como predadora de parasitas e de artrópodos comensais coabitantes dos ninhos de formigas onde também habita (HOOGMOED, 1973). Outro exemplo é o de *Amphisbaena alba*, uma espécie de anfisbenídeo de Trinidad, que vive nos ninhos de *Atta cephalotes* e que preda coleópteros coabitantes (RILEY et al., 1986). Porém, segundo Laison (2003), na região Amazônica, *A. alba*, além de coabitante dos ninhos, é um predador das larvas de *Atta sexdens* (WILSON, 1971).

Para diversas espécies de répteis, já foi relatada a incubação de ovos em ninhos de diversas espécies de *Acromyrmex* (BRANDÃO & VANZOLINI, 1985; DIEHL-FLEIG, observ. pess.), de *A. cephalotes* (RILEY & WINCH, 1985) e em ninhos de *Anochetus faurei* (MASON & ALEXANDER, 1996). Algumas espécies de colubrídeos e de lagartos são inquilinos dos ninhos de *Acromyrmex subterraneus* (OLIVEIRA & DELLA-LUCIA, 1993), de *Acromyrmex heyeri* (Diehl, comun. pess.) de *Formica fusca* (LARSEN & HARE, 1992) e dos ninhos de *Formica (Coptoformica) exsecta* (BLISS et al., 2000). Há também registros de espécies de tartarugas associadas a ninhos de *Formica obscuriventris* (BURKE et al., 1993).

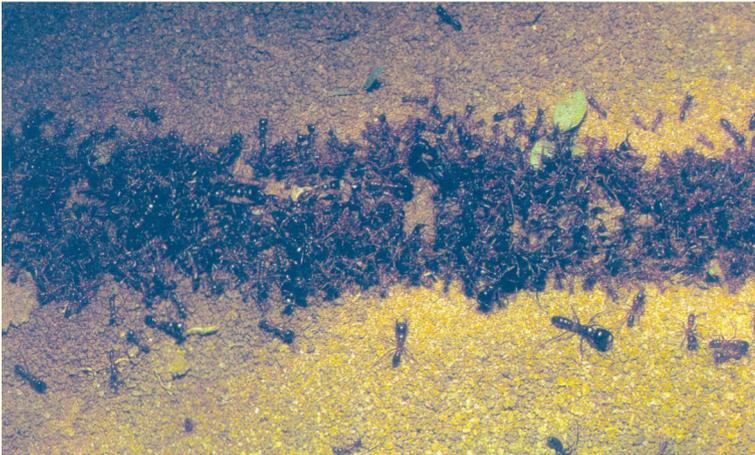
A grande movimentação dos organismos habitantes da serrapilheira provocada pela passagem das formigas-de-correição ou formigas legionárias, *Eciton burchelli* e *Labidus praedator*, da subfamília Ecitoninae, nas florestas tropicais das Américas, proporciona alimento para muitas espécies de vertebrados. Rylands et al. (1989) refe-

rem um trabalho em que um autor distribuiu armadilhas sobre o solo da floresta e observou um aumento de até sete vezes no peso seco de insetos nas armadilhas quando ocorria a passagem das formigas-de-correição. Os insetos passantes, ao se encontrarem diante de legião de formigas, tentam salvar-se saltando para lados opostos e distantes da correição. Alguns anfíbios (*Bufo marinus*), lagartos (*Ameiva* sp. e *Kentropyx* sp.) e de iguanas (*Anolis frenatus*) podem ser encontrados obtendo alimento nos locais por onde estão passando as colunas das formigas-de-correição (WILLIS & ONIKI, 1992). Macacos da família Callitrichidae, como *Callithrix humeralifer* e *Callithrix kuhli*, já foram registrados forrageando nos locais onde passam estas formigas, alimentando-se de grilos, gafanhotos, baratas e aranhas (RYLANDS, 1981; RYLANDS et al., 1989).

Diversas espécies de aves, por sua vez, exercem uma forte pressão predatória sobre os alados de formigas durante as revoadas, especialmente sobre as fêmeas, uma vez que estas são maiores e contêm mais proteínas e lipídeos que os machos. É comum poder-se observar à distância, no início do dia e/ou no final da tarde, quando ocorrem revoadas das formigas dos gêneros *Acromyrmex* e *Atta*, pela grande concentração de aves tais como Bem-te-vi (*Pitangus sulphuratus*), Suiriri-cavaleiro (*Machetornis rixosus*), Andorinha-de-testa-branca (*Notiochelidon cyano-leuca*) e Andorinha-de-bando (*Hirundo rustico*), dentre diversas outras espécies voando em círculos e visivelmente caçando os alados. Embora as operárias de formigas sejam ricas em quitina e pobres em proteínas, muitas vezes

podem ser observadas algumas aves, como por exemplo, o Bem-te-vi e o João de-barro (*Cinclodes pabsti*), alimentando-se de formigas diretamente sobre os ninhos desses insetos (Diehl, com. pess.).

Apesar de, quase sempre, as aves serem referidas como predadoras das formigas, outras aves acompanham o deslocamento das formigas-de-correição para obtenção de alimento, sendo que algumas obtêm cerca de 50% da sua dieta, então consideradas seguidoras especializadas (WILLIS & ONIKI, 1992). Já outras, oportunistas, realizam apenas o forrageamento quando a correição passa dentro do seu território (ROBERTS et al., 2000). O tamanho das assembleias de aves seguidoras de formigas-de-correição (**Figura 1**) varia conforme a região, sendo a maior diversidade de espécies dessas aves encontrada na Amazônia brasileira (WILLIS & ONIKI, 1992; WILSON, 1997).



**Figura 1:** Coluna da formiga legionária (= formiga-de-correição) *Labidus* sp.

Dentre as 69 espécies, distribuídas em sete famílias de aves, consideradas como seguidoras regulares das formigas-de-correição, segundo Chesser (1995), cinco são seguidoras obrigatórias. Destas, quatro pertencem à família Formicariidae – *Phegopsis nigromaculata*, *Myrmeciza fortis*, *Rhegmatorhina melanosticta*, *Gymnopathys salvini* e uma à família Dendrocolaptidae, *Dendrocincla merula*. Estas espécies seguidoras obrigatórias podem entrar em processo de extinção decorrente da redução da densidade populacional das formigas-de-correição ou, em casos mais extremos, de desaparecimento desses insetos, que via de regra estão associados com o desmatamento e a fragmentação das florestas (WILSON, 1997). Creio que estes poucos exemplos apresentados abrem novos caminhos de pesquisa, especialmente em ambientes de matas ciliares, matas de altitude, Mata Atlântica e áreas de reflorestamento.

## AGRADECIMENTOS

*In memoria* de meu filho que sempre me incentivou e a quem devo a ideia de escrever este livro.

## Referências

BLISS, P.; KATZERKE, A.; RESETARITZ, A. Slow-worms (*Anguis f. fragilis*) in nests of the narrow-headed ant *Formica (Coptoformica) exsecta*. **Zeitschrift fuer Feldherpetologie**, Bielefeld, v. 7, n. 1-2, p. 230-233, 2000.

BRANDÃO, C. R. F.; VANZOLINI, P. E. Notes on incubatory inquilinism between Squamata (Reptilia) and the Neotropical fungus-growing ant genus *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 36, n. 3, p. 31-36, 1985.

BURKE, V. J.; NAGLE, R. D.; OSENTOSK, M.; CONGDON, J. D. Common snapping turtles associated with ant mounds. **Journal of Herpetology**, Danbury, v. 27, n. 1, p. 114-115, 1993.

CHESSER, R. T. Comparative diets of obligate ant-following birds at a site in Northern Bolivia. **Biotropica**, Washington, v. 27, n. 3, p. 382-390, 1995.

DIEHL, E. **Formigas**: Organização social e ecologia comportamental. São Leopoldo: Ed. Unisinos, 1995.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990.

HOOGMOED, M. S. Notes on the herpetofauna of Surinam IV. The lizards and amphisbaenians of Surinam. **Biogeographica**, The Hague, v. 4, p. 1-419, 1973.

LAISON, R. Some coccidial parasitoids of the lizard *Amphisbaena alba* (Reptilia: Amphisbaenia: Anphisbaenidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, São Paulo, v. 98, n. 7, p. 927-936, 2003.

LARSEN, K. W.; J. F. HARE; Criddle's riddle: where do young garter snakes hibernate? **Herpetological Review**, Danbury, v. 23, n. 2, p. 39-41, 1992.

MASON, M. C.; ALEXANDER, G. J. Oviposition site selection in *Tetradactylus africanus africanus*: a relationship with the ant *Anochetus faurei*. **African Journal of Herpetology**, Durban North, v. 45, n. 1, p. 31-37, 1996.

OLIVEIRA, M. A. de; DELLA-LUCIA, T. M. C. Inquilinismo de *Phylodrias olfersii* (Reptilia, Squamata, Colubridae) em ninhos de *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 37, n. 1, p. 113-115, 1993.

RILEY, J.; WINCH, J. M.; *Tripanurgos compressus* (Trinidad pseudofalse coral snake) – eggs. **Herpetological Review**, Danbury, v. 16, n. 1, p. 29, 1985.

RILEY, J.; WINCH, J. M.; STIMSO, A. F.; POPE, R. D. The association of *Amphisbaena alba* (Reptilia: Amphisbaenia) with the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in Trinidad. **Journal of Natural History**, London, v. 20, n. 2, p. 459-470, 1986.

ROBERTS, D. L.; COOPER, R. J.; PETIT, L. J. Flock characteristics of ant-following birds in premontane moist forest and coffee agroecosystems. **Ecological Applications**, Tempe, v. 10, n. 5, p. 1.414-1.425, 2000.

RODEL, M.-O.; BRAUN, U. Associations between anurans and ants in a West African Savanna (Anura: Microhylidae, Hyperoliidae, and Hymenoptera: Formicidae). **Biotropica**, Washington, v. 31, n.1, p. 178-183, 1999.

RYLANDS, A. B. Preliminary field observations on the marmoset, *Callithrix humeralifer intermedius* (Hershkovitz, 1977), at Dardanelos, Rio Aripuana, Mato Grosso. **Primates**, Inuyama, v. 22, p. 46-59, 1981.

RYLANDS, A. B.; CRUZ, M. A. O. M.; FERRARI, S. F. An association between marmosets and army ants in Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 5, n. 1, p. 113-116, 1989.

SCHLÜTER, A.; REGÖS, J. The tadpole of *Lithodytes lineatus* – with notes on the frogs' resistance to leaf-cutting ants

(Amphibia: Leptodactylidae). **Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A**, Stuttgart, v. 536, p. 1-4, 1996.

WATKINS, J. F.; GEHLBACH, F. R.; KROLL, J. C.; Attractant-repellant secretions in blind snake (*Leptotyphlops dulcis*) and their army ant prey (*Neivamyrmex nigrescens*). **Ecology**, Tempe, v. 5, p. 1.098-1.102, 1969.

WILLIS, E. O.; ONIKI, Y. As aves e as formigas de correição. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, Sér. Zool., Belém, v. 8, n. 1, p. 123-150, 1992.

WILSON, E. O. **The Insectes Societies**. Cambridge: Belknap Press, 1971.

WILSON, E. O.; A situação atual da diversidade biológica. p. 3-24. In: WILSON, E. O.; PETER, F. M. (Eds.). **Biodiversidade**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997.

# Formigas e Espécies Arbóreas

*Elena Diehl*

*Laura V. Ayesteran Menzel*

*Fabiana Haubert*

As formigas estão presentes nos mais diversos habitats, apresentando alta abundância e grande importância funcional nos ecossistemas, o que faz com que possam ser úteis como agentes bioindicadores das condições e do estado de conservação, degradação ou de recuperação de um ambiente e da sua biodiversidade (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; SILVA & BRANDÃO, 1999). De acordo com Stork (1987), as formigas representam cerca de 18% da fauna de artrópodes arborícolas, apresentando inúmeras formas de interações com as plantas. Muitas são anti-herbívoras, algumas são dispersoras de sementes e ainda outras podem atuar como produtoras de macronutrientes, dentre diversas outras funções. As plantas, por sua vez, podem atrair as formigas pela liberação de metabólitos secundários, pelo fornecimento de alimento e pela disponibilidade de locais para a nidificação. Essas interações são interessantes, tanto para as formigas quanto para as plantas (OLIVEIRA & DELLA LUCIA, T. M. C., 1991), no entanto, o grau de benefícios e de perdas de cada uma dependerá das condições bióticas e abióticas locais (HUXLEY & CUTLER, 1991).

A embaúva, *Cecropia pachystachya* Trecul (Cecropiaceae), é uma espécie arbórea nativa do Rio Grande do Sul que tem sua floração de setembro a novembro e frutificação de maio a junho. É uma espécie perenifólia, heliófita, além de ser seletiva higrófila, o que caracteriza a sua preferência por solos úmidos (LORENZI, 1992). Por ser pioneira, auxilia no desenvolvimento da vegetação secundária de uma área até o seu sombreamento (ALVAREZ-BUYLLA & MARTINEZ-RAMOS, 1992; LORENZI, 1992). Considerando a importância dessa essência florestal nativa no processo de sucessão vegetal, foram identificadas as espécies de formigas em *C. pachystachya* e comparadas com as que ocorrem junto a três outras espécies arbóreas em duas áreas (Área 1 e Área 2) de conservação (29°47'S; 51°09'W) no município de São Leopoldo, RS.

As coletas foram realizadas de maio de 2003 a fevereiro de 2004, no período diurno (11h-15h). No mês intermédio de cada estação e em cada área, as formigas foram coletadas em dez árvores de *C. pachystachya* e em dez árvores das seis espécies mais próximas de cada embaúva e que apresentavam DAP (diâmetro na altura do peito) similar, as quais foram consideradas como testemunhas: aroeira-vermelha, *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), camboatá-branco, *Matayba eleaginoides* Radlk. (Sapindaceae), canafistula, *Senna multijuga* (Rich.) Irwin et Barn. (Leguminosae-Cesalpinoideae), capororoca, *Rapanea ferruginea* (Ruiz et Pav.) Mez. (Myrsinaceae), goiabeira exótica, *Feijoa sellowiana* Berg. (Myrtaceae) e goia-

beira-do-mato, *Securinea guaraiuva* Kuhl. (Euphorbiaceae). Destas, especialmente a aroeira-vermelha, o camboatá-branco, e a goiabeira-do-mato possuem hábitos heliófitos, o que explica, pelo menos em parte, o fato de serem pioneiras no processo de sucessão vegetal.

Para as coletas, foi utilizado aspirador entomológico, durante cinco minutos, simultaneamente, em cada par de árvores (uma de *C. pachystachya* e uma testemunha), tendo sido coletadas todas as formigas encontradas no tronco das árvores no intervalo entre 1,40 m e 1,60 m acima do solo. A identificação foi feita em nível de gênero de acordo com Bolton (1994; 2003), e até espécie ou morfo-espécie por comparação com a Coleção de Formicidae do Laboratório de Insetos Sociais da Unisinos, onde o material testemunho encontra-se depositado. Das seis árvores testemunhas, apenas três espécies vegetais, aroeira-vermelha, *S. terebinthifolius*, camboatá-branco, *M. eleaginoides* e goiabeira-do-mato, *S. guaraiuva*, apresentaram maior abundância e riqueza, num total de 17 espécies de formigas pertencentes a nove gêneros, oito tribos e cinco subfamílias. Dentre todas as espécies vegetais amostradas a maior riqueza de formigas (S=15) foi encontrada em *C. pachystachya*, seguida por *S. guaraiuva* (S=5), *S. terebinthifolius* (S=4) e por *M. eleaginoides* (S=4).

As espécies *Crematogaster* sp.1 (Myrmicinae), *Crematogaster* sp.2, *Camponotus* sp. (Formicinae) e *Procrystocerus* sp. (Myrmicinae) foram as mais comuns na embaúva. Por sua vez, *Dorymyrmex* sp. (Dolichoderinae), *Heteroponera mayri* (Ponerinae), *Paratrechina* sp. (Formicinae), *Procryst-*

*tocerus* sp.1, *Camponotus mus* e *Pheidole* sp.7 (Myrmicinae) poderiam ser consideradas visitantes estacionais, das quais as quatro primeiras eram visitantes só no outono, e as demais, apenas na primavera.

Nas árvores testemunhas, a maior frequência de ocorrência foi de *Camponotus* sp., *Crematogaster* sp.2 e *Pseudomyrmex* sp.4 (Pseudomyrmecinae) durante a primavera. Na Área 1, a aroeira-vermelha (*S. terebinthifolius*) apresentou a maior frequência de ocorrência destas espécies de formigas, enquanto que na Área 2, as maiores ocorrências foram na goiabeira-do-mato (*S. guaraiuva*) e no camboatá-branco (*M. eleagnoides*).

Exceto no verão, *Camponotus* sp. foi encontrada apenas na Área 1 e nas três espécies aroeira-vermelha, camboatá-branco e goiabeira-do-mato. Na aroeira-vermelha, foram encontradas *Camponotus* sp.6 no inverno e *Crematogaster quadriformis* no outono. Na Área 2, no camboatá-branco, foi registrada a presença de *Pseudomyrmex acanthobius* na primavera. Por sua vez, em ambas as áreas amostradas foram encontradas operárias de *Crematogaster* sp.1, na aroeira-vermelha e no camboatá-branco. *Crematogaster* sp.2 foi coletada na goiabeira-do-mato e no camboatá-branco durante a primavera, enquanto *Pseudomyrmex* sp. 4 foi coletada no camboatá-branco no outono.

A riqueza e a composição de formigas, tanto na embaúva quanto nas árvores testemunhas, variou de acordo com as estações do ano. No entanto, em todas elas a maior e a menor diversidade foram observadas, respectivamente, na primavera e no inverno. Paralelamente, o fato

da embaúva (*C. pachystachya*) ter apresentado a maior riqueza de espécies de formigas, em relação à observada nas demais espécies arbóreas, pode estar relacionado com a presença dos nectários extra-florais, cuja secreção é utilizada como fonte energética pelas formigas. Também o fato dos caules e ramos serem ocos favorece sua utilização como refúgio e/ou local para nidificação. Assim, esses dois fatores conjuntamente podem explicar os resultados obtidos. A maioria das formigas são carnívoras, mas algumas espécies são totalmente herbívoras, enquanto outras, embora carnívoras também, se alimentam de produtos disponíveis nos nectários florais e nos extraflorais. Finalmente, algumas poucas espécies como *Solenopsis* e *Atta* utilizam a seiva e os sucos dos frutos (SCHULTZ & McGLYNN, 2000).

Inventários biológicos são importantes para levantamentos iniciais da diversidade, bem como para o monitoramento de alterações ambientais. No entanto, se a intenção for a de entender a estrutura funcional de um organismo ou de uma espécie, é necessário obter dados mais diretos sobre o uso de recursos tanto para alimentação quanto para nidificação, uma vez que inventários taxonômicos não são suficientes para o monitoramento (LEWINSOHN et al., 2001). As formigas exercem funções ecológicas essenciais nos ecossistemas, dentre as quais destaca-se a sua influência sobre a estrutura trófica, atuando como predadoras, dispersoras, granívoras, fungicultoras ou como base alimentar para outros consumidores (ALONSO, 2000).

O uso de testes com recursos vegetais e/ou animais permite observar o hábito alimentar das espécies de formigas encontradas em diferentes ambientes. Assim, dentre os diversos recursos alimentares de origem animal, os isópteros têm sido muito utilizados. Por exemplo, Oliveira et al. (1987) e Junqueira et al. (2001) utilizaram térmitas para simular herbívoros e determinar a ação anti-herbívora das formigas, respectivamente, em *Qualea grandiflora* e *Ilex paraguariensis* (**Figura 1**).



**Figura 1: A)** Castas de *Nasutitermes* **B)** Testes de anti-herbivoria com cupins colados nas folhas de erva-mate.

As formigas são responsáveis pela dispersão de inúmeras essências florestais, pois carregam sementes de 0,5 cm a 3,0 cm, que é a faixa de tamanho de 50% destas espécies (KALIF et al., 2002). Além disso, devido a alta abundância das formigas, sua dieta extremamente variada (LEAL & OLIVEIRA, 1998) e sua grande capacidade de recrutamento (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), elas são capazes de remover, predação ou dispersar uma grande diversidade e biomassa de sementes. Trabalho realizado por Leal & Oliveira (1998) sobre a interação formigas-

frutos-sementes, demonstrou que espécies da tribo Attini, além de retirarem a polpa da semente, também as transportam a longas distâncias. Por sua vez, os gêneros *Pheidole*, *Pogonomyrmex*, *Solenopsis* e *Zacryptocerus* (Myrmicinae), bem como *Ectatomma* e *Odontomachus* (Ponerinae) utilizam partes de sementes em sua dieta, favorecendo o sucesso germinativo.

Dada a diversidade de funções biológicas e a consequente importância ecológica e papel econômico das formigas, é necessário conhecer a estrutura funcional destes insetos, para que se possa incrementar programas de manejo e conservação da biodiversidade de um ambiente. Foi realizado um trabalho por Haubert (2006) considerando as formigas coletadas no solo por três métodos (iscas=I; Winkler=W; Direta=D), tendo sido registradas 21 espécies pertencentes a 14 gêneros e a seis subfamílias (**Tabela 1**). A subfamília Myrmicinae apresentou a maior riqueza de espécies (10), seguida por Ponerinae (5), Dolichoderinae e Formicinae (2) e, por último, Ectatomminae e Pseudomyrmecinae (1).

A partir dos testes com escolha de recursos, as espécies *Gnamptogenys moelleri*, *Linepithema* sp.1, *Pheidole fimbriata*, *Pheidole* sp.5, *Pheidole* sp.6 e *Solenopsis* sp.6 foram encontradas visitando tanto as sementes de *I. marginata* quanto os operários de *Nasutitermes*. Por sua vez, *Solenopsis* sp.3 e *Pseudomyrmex* sp. foram encontradas exclusivamente visitando os térmitas, enquanto que *Acromyrmex* sp., *Odontomachus chelifer* e *Paratrechina* sp.3 foram observadas somente nas sementes.

**Tabela 1:** Espécies de formigas coletadas por iscas de sardinha (**I**), extrator de Winkler (**W**) e direta em placas-teste (**D**), identificando o recurso visitado (**X**) em uma mata secundária no morro Alto Ferrabraz, município de Sapi-ranga, RS.

Subfamília	Espécie	Técnica de Coleta			Recurso	
		I	W	D	Semente	Térmita
<i>Dolichoderinae</i>	<i>Linepithema</i> sp.1	I	-	D	X	X
<i>Ectatomminae</i>	<i>Gnamptogenys moelleri</i>	I	W	D	X	X
<i>Formicinae</i>	<i>Camponotus</i> sp.2	I	-	-	-	-
	<i>Paratrechina</i> sp.3	-	W	D	X	-
<i>Mirmycinae</i>	<i>Acromyrmex</i> sp.	-	W	D	X	-
	<i>Cyphomyrmex</i> sp.1	-	W	-	-	-
	<i>Octostruma</i> sp.	-	W	-	-	-
	<i>Pheidole fimbriata</i>	I	-	D	X	X
	<i>Pheidole</i> sp.5	-	W	D	X	X
	<i>Pheidole</i> sp.6	-	W	D	X	X
	<i>Strumigenys</i> sp.	-	W	-	-	-
	<i>Solenopsis</i> ( <i>Diplorhoptrum</i> ) sp.	I	W	-	-	-
	<i>Solenopsis</i> sp.3	-	W	D	-	X
<i>Solenopsis</i> sp.6	I	W	D	X	X	
<i>Ponerinae</i>	<i>Hypoponera foreli</i>	-	W	-	-	-
	<i>Odontomachus chelifer</i>	I	-	D	X	-
	<i>Pachycondyla crenata</i>	-	W	-	-	-
	<i>Pachycondyla harpax</i>	I	-	-	-	-
	<i>Pachycondyla</i> sp.2	-	W	-	-	-
<i>Pseudomyrmecinae</i>	<i>Pseudomyrmex</i> sp.	-	-	D	-	X
<b>6</b>	<b>21</b>	<b>9</b>	<b>14</b>	<b>11</b>	<b>9</b>	<b>8</b>

As formigas encontradas visitando os dois tipos de recursos, pelo seu hábito alimentar, são predadoras e/ou onívoras, sendo que *Linepithema* sp.1 também se alimen-

ta de líquidos e pólen (BATTIROLA et al., 2005). A presença de operárias de *Acromyrmex* sp. apenas nas sementes de ingá-feijão é explicada por serem formigas fungicultoras e que trabalham em grupo sobre um recurso cortando partes das plantas (folhas, flores, frutos e sementes) para utilizar como substrato ao fungo simbiótico do qual se alimentam. Finalmente, as demais espécies de formigas não foram observadas visitando qualquer um dos dois recursos alimentares. Do total de sementes e de térmitas utilizados nos testes, a frequência de remoção dos térmitas foi significativamente superior ao de sementes retiradas ( $t=2,54$ ; g.l.=163,4;  $P<0,05$ ). Esse resultado, provavelmente, decorre das diferenças de tamanho entre os recursos pois, segundo Diaz et al. (1999), a remoção de um recurso é maior quanto menor for o seu tamanho. No entanto, não pode ser descartada a possibilidade de que os próprios térmitas sejam mais atrativos, pois, além de serem menores, são mais leves e mais fáceis de transportar do que as sementes de ingá-feijão. A partir dos dados obtidos neste estudo e de acordo com a importância das formigas para a conservação da biodiversidade, tornam-se necessários mais levantamentos taxonômicos com avaliação da estrutura funcional das formigas em ecossistemas nativos, o que permite fornecer informações importantes para o entendimento da interação formigas-plantas.

Outro caso de formigas e plantas envolve a erva-mate, *Ilex paraguariensis* St. Hil. (Aquifoliaceae). Esta também é uma espécie nativa do Rio Grande do Sul, compondo um dos sistemas agrofloretais mais antigos e ca-

racterísticos da região sul do Brasil, assumindo também significativa importância ambiental e socioeconômica. A existência de uma diversidade vegetal junto à erva-mate, aliada à presença de inimigos naturais, mantém baixos os níveis populacionais de insetos fitófagos, ao contrário do que ocorre no monocultivo, em que há uma eliminação drástica de plantas que servem de abrigo e alimento àqueles organismos, aumentando os níveis populacionais dos insetos fitófagos. Da mesma forma, o uso indiscriminado de agrotóxicos para o controle de pragas pode tanto reduzir as populações de insetos praga quanto afetar as populações de inimigos naturais.

As formigas são dominantes em biomassa e número (DAVIDSON, 1997), o que é determinado pela alta capacidade de colonização pela ocupação de diferentes nichos e pelas relações ecológicas que elas mantêm com outros táxons (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Elas podem ser notáveis predadoras de outros artrópodes, inclusive dos insetos, os quais podem ser a maior fonte de proteínas para suas colônias. O forrageamento nas plantas ocorre principalmente nos períodos em que as presas são mais abundantes. Levando-se em conta que parte dos indivíduos atacados pelas formigas são herbívoros, elas acabam protegendo as plantas.

Segundo Mody & Linsenmair (2004), a associação formigas/plantas tem sido documentada, principalmente quando as plantas possuem nectários extraflorais, cuja secreção fornece uma fonte rica em carboidratos, o que pode fazer com que parte dos insetos utilize o néctar ex-

trafloral (**Figura 2**) como item alimentar. No caso de algumas formigas, em troca elas passam a fornecer proteção contra herbívoros (BENTLEY, 1977). Experimentos realizados em *Pseudocedrela kotschy* (Meliaceae) demonstraram que a presença de formigas reduzia a abundância de determinados grupos de artrópodes, como Araneae, Blattodea, Coleoptera, Homoptera e Hymenoptera (não Formicidae). Paralelamente, outros insetos, tais como, Heteroptera, Lepidoptera, Orthoptera e Thysanoptera parecem não ser afetados pela presença das formigas (MODY & LINSENMAIR, 2004).



**Figura 2:** Folha de *Passiflora* sp. mostrando dois nectários extraflorais com formigas *Cephalotes* sp. alimentando-se neles.

No caso das folhas da erva-mate, elas possuem nectários extraflorais microscópicos na face inferior das folhas (MARIAT et al., 1995). No entanto, Junqueira et al.

(2001) observaram que a nidificação de formigas nas erva-veiras não estava relacionada com a presença dessas glândulas, mas, sim, com as cavidades formadas pela larva de um cerambicídeo (*Hedypathes betulinus*) no caule. Cabe destacar que as formigas também exercem ação protetora naquelas plantas em que constroem seus ninhos (BENTLEY, 1977).

Considerando a importância econômica da erva-mate para o Rio Grande do Sul e o fato de haver distintas formas para o cultivo dessa espécie arbórea (IEDE & MACHADO, 1989), foi comparada a mirmecofauna ocorrente em duas de suas formas de cultivo. As coletas foram realizadas em duas áreas de cultivo de erva-mate, uma consorciada com vegetação nativa e outra com aplicação sistemática de herbicidas, ambas no município de Ilópolis (28°55'43"S; 52°7'29"W; altitude 800 m). Mensalmente, em 2003, em cada forma de cultivo, foram feitas coletas em dez árvores aleatórias, utilizando guarda-chuva entomológico com esforço amostral de 20 batidas por erva-veira. As formigas foram identificadas segundo Bolton (1994, 2003), em nível de gênero e em nível de espécie por comparação com a Coleção de *Formicidae* do Laboratório de Insetos Sociais da Unisinos. A separação em nível de morfoespécie seguiu os padrões estabelecidos na referida coleção, onde o material testemunho encontra-se depositado.

No total, foram coletadas 22 espécies pertencentes a cinco subfamílias. A subfamília que apresentou maior riqueza de espécies foi *Myrmicinae* (10), seguida por For-

micinae (7), Ponerinae (2), Pseudomyrmecinae (2) e Dolichoderinae (1). Por sua vez, o gênero com maior número de espécies foi *Camponotus* (4). O gênero *Pheidole* foi o segundo em número de espécies (3), o que certamente decorre do fato desses dois gêneros serem os mais ricos em espécies (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Das 22 espécies de formigas coletadas, 12 foram comuns às duas formas de cultivo, enquanto três foram exclusivas do cultivo com aplicação de herbicida, *Acromyrmex lundii*, *Gnamptogenys moelleri* e *Pseudomyrmex acanthobius*. Apenas no cultivo consorciado com vegetação nativa foram coletadas sete espécies: *Camponotus* sp.11, *Crematogaster* (*Orthocrema*) *quadriformis*, *Myrmelachista* sp.1, *Pachycondila crenata*, *Pheidole triconstricta*, *Pheidole* sp.6 e *Wasmania* sp. A riqueza de espécies em cultivo de erva-mate consorciada com vegetação nativa foi maior (19), do que na com aplicação de herbicidas (15).

Os resultados obtidos já eram esperados, pois é bem conhecido que ambientes homogêneos e de baixa complexidade na estrutura vegetacional, apresentam menor riqueza de formigas do que aqueles com maior complexidade (MATOS et al., 1994). Por outro lado, o aumento da comercialização da erva-mate possibilitou que seu cultivo se expandisse nos últimos anos, tornando-se uma excelente opção, para pequenos e médios produtores. Porém, essa expansão ocorreu às custas da redução e/ou perda de espécies florestais nativas, além de propiciar a perda de inimigos naturais.

## AGRADECIMENTOS

Aos ex-alunos Luis E. Sttefens, Fabiana Haubert, Fernando A. Schmitz, Laura V. Ayestaran Menzel e Luciane Kern Junqueira responsáveis pelas coletas em campo e auxílio em laboratório. Ao CNPQ e à FAPERGS pelos Auxílios-Pesquisa e pelas Bolsas de Iniciação Científica concedidas.

## Referências

ALVAREZ-BUYLLA, E. R.; MARTINEZ-RAMOS, M. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, Neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax – pioneer paradigm for tropical rain forests. **Journal of Ecology**, v. 80, 1992, p. 275-290. Disponível em: <onlinelibrary.wiley.com/journal.10.1111/ddi>.

ALONSO, L. E. Ants as indicators of diversity. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. R. (Eds.). **Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2000, p. 80-88.

BATTIROLA, L. D.; MARQUES, M. I.; ADIS, J.; DELABIE, J. H. C.; Composição da comunidade de Formicidae (Insecta, Hymenoptera) em copas de *Attalea phalerata* Mart. (Arecaceae), no Pantanal de Poconé, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 49, n. 1, p. 107-117, 2005.

BENTLEY, B. L. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana*. **Journal of Ecology**, n. 65, p. 27-38, 1977. Disponível em: <onlinelibrary.wiley.com/journal>.

BOLTON, B. **Identification guide to the ant genera of the world**. London: Harvard University Press, 1994.

BOLTON, B. **Synopsis and classification of Formicidae**. The American Entomological Institute. Washington, 2003.

DAVIDSON, D. W. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. **Journal of the Linnean Society**, London, v. 61, p. 153-181, 1997.

DÍAZ, I.; PAPIC, C.; ARMESTO, J. J. An assessment of post-dispersal seed predation in temperate rain forest fragments in Chiloé Island, Chile. *São Leopoldo: Oikos*, v. 87, p. 228-238, 1999.

HÖLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990.

HUXLEY, C. R.; CUTTLER, D. F. **Ant-plant interactions**. New Jersey: Oxford Science Publications, Oxford, 1991.

IEDE, E. T.; MACHADO, D. C. Pragas da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) e seu controle. **Boletim de Pesquisa Florestal**. EMBRAPA/CNPQ, Colombo, n. 18/19. p. 51-60, 1989.

JUNQUEIRA, L. K.; DIEHL, E.; DIEHL-FLEIG, Ed. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) visitantes de *Ilex paraguariensis* (Aquifoliaceae). **Neotropical Entomology**, Curitiba, v. 30, n. 1, p. 161-164, 2001.

KALIF, K.; MOUTINHO, A. B. P. R. de S.; AZEVEDO-RAMOS, C.; MALCHER, S. A. O. Formigas em florestas alteradas. **Ciência Hoje**, São Paulo, v. 32, n. 187, p. 70-72, 2002.

LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation

in southeast Brazil. **Biotropica**, Washington, v. 30, n. 2, p. 170-178, 1998.

LEWINSOHN, T. M.; PRADO, P. I. K. L.; ALMEIDA, A. M. Inventários bióticos centrados em recurso: insetos fitófagos e plantas hospedeiras. In: GARAY, I.; DIAS, B. F. S. (Orgs.). **Conservação da biodiversidade em ecossistemas tropicais**. Petrópolis: Vozes, 2001, p. 174-189.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. São Paulo: Plantarum, 1992.

MARIAT, J. F. A.; COELHO, C. G.; SANTOS, R. P.; HEUSER, F. D.; AYUR, F. D.; COCUCCHI, A. E. Aspectos anatômicos e embriológicos das espécies do gênero *Ilex*. In: WINGE, H.; FERREIRA, A. G.; MARIAT, J. F. A.; TARASCONI, L. C. **Erva-mate**: biologia e cultivo no Cone Sul. Porto Alegre, 1995, p. 263-279.

MATOS, J. Z.; YMANAKA, C. N.; CASTELLAN, T. T.; LOPES, B. C. Comparação da fauna de formigas de solo em áreas de plantio de *Pinus elliottii*, com diferentes graus de complexidade estrutural (Florianópolis, SC). **Biotemas**, Florianópolis, v. 7, n. 1-2, p. 57-64, 1994.

MODY, K.; LINSENMAYER, K. E. Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. **Ecological Entomology**, n. 29, 2004, p. 217-225. Disponível em: <onlinelibrary/wiley.com/jornal/10.1111/ (issn)1365-2311>.

OLIVEIRA, P. S.; DA SILVA, A. F.; MARTINS, A. B. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. **Oecologia**, Berlin, v. 74, p. 228-230, 1987.

OLIVEIRA, P. S.; DELLA LUCIA, T. M. C. Distribution of extrafloral nectaries in the wood flora tropical communities in Western Brazil. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W.; BENSON, W. W. (Eds.). **Plant-animal interactions**: evolutionary ecology in tropical and temperate regions, J. Wiley & Sons, Inc. Washington, 1991, p. 163-175.

SCHULTZ, T. R.; McGLINN. The interactions of ants with other organisms. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. R. (Eds.). **Ants**: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Washington: Smithsonian Institution Press, 2000, p. 35-44..

SILVA, R. R.; BRANDÃO, C. R. F. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) como indicadores de qualidade ambiental da biodiversidade de outros invertebrados terrestres. **Biotemas**, Florianópolis, v. 12, n. 2, p. 55-73, 1999.

STORK, N. E. Guild structure of arthropods from Bornean rain forests trees. **Ecology Entomology**, v. 12, 1987, p. 69-80. Disponível em: <[onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/issn/ddi.1365.2311](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/issn/ddi.1365.2311)>.

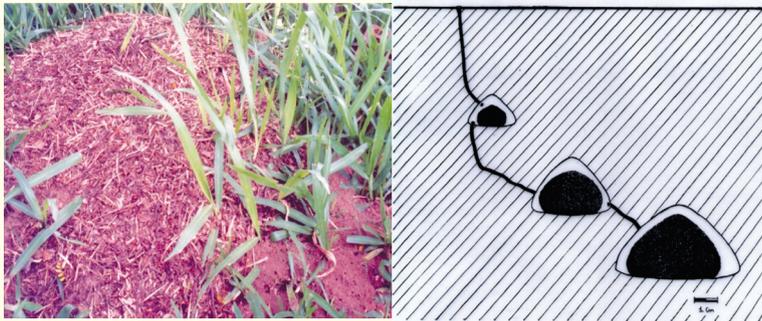
# Formigas e Queimadas

*Elena Diehl*

*Emília Z. de Albuquerque*

As formações campestres que ocorrem na região sul brasileira têm despertado pouca atenção das instituições ligadas ao estabelecimento das políticas e ações conservacionistas. Assim, perdem espaço para as formações florestais, especialmente as diversas formações da Floresta Atlântica, que são ricas em diversidade de ambientes e espécies (BROWN, 2000; SILVA, 2005). Considerando-se apenas os formicídeos, as variações entre tribos e mesmo entre espécies do mesmo gênero, tanto na localização dos ninhos quanto na sua construção é fantástica e muitas vezes pode ser considerado um caracter taxonômico. Uma espécie de acordo com o hábitat em que vive pode alterar seus hábitos, o nível de crescimento da colônia, o clima ou a localização geográfica. Nada é tão adaptável como uma formiga (JOLIVET, 1996). Pode-se ver a diversidade de hábitats das formigas dentro do mesmo gênero, tal com as espécies do gênero *Atta*, ou inclusive dentro da mesma espécie, tal como ocorre com *Acromyrmex heyeri* que pode construir ninhos recobertos por montes de palhas (**Figura 1A**), ou dentro ou sob troncos, ninhos

subterrâneos, ou ainda dentro de estruturas de construção, dependendo do hábitat ocupado. Diversas outras espécies de formigas constroem ninhos arborícolas, os quais são mais sensíveis às alterações ambientais, principalmente a predadores, clima e queimadas. Outras formigas, que são polidômicas, constroem ninhos subterrâneos apresentando inúmeras câmaras em diferentes profundidades e lateralidades (**Figura 1B**). Estão mais protegidas contra distúrbios naturais e podem apresentar uma grande variedade de genótipos, pois um ninho polidômico pode abrigar diversas rainhas (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; CROZIER et al., 1984; FARJI-BRENER et al., 2002).



**Figura 1: A)** Ninho de *Acromyrmex heyeri* com cobertura de palha; **B)** Esquema de um ninho de *Acromyrmex striatus* mostrando as câmaras em distintas lateralidades, profundidades e distintos tamanhos.

Os distúrbios naturais são eventos que afetam a estrutura das comunidades, sejam elas animais ou vegetais. O fogo pode ser considerado como um importante distúrbio, de origem antrópica ou natural, modificador e

simplificador do ambiente, que afeta tanto as comunidades vegetais quanto as animais (FARJI-BRENER et al., 2002). Esses distúrbios podem causar tanto uma redução da biomassa, criando variações na disponibilidade dos recursos, quanto uma alteração no número de espécies e/ou na relação de dominância. Contudo, se a riqueza de espécies irá aumentar ou diminuir, dependerá de fatores intrínsecos dos distúrbios, como frequência, intensidade de ação, bem como das características dos habitats perturbados e da estrutura das comunidades (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; FARJI-BRENER et al., 2002; ARAUJO et al., 2003).

No sul do Brasil, principalmente no Rio Grande do Sul, o fogo é frequentemente colocado na vegetação campestre amarelada pela ação do inverno rigoroso, visando facilitar a rebrota do tapete herbáceo, tornando-o, assim, mais palatável ao gado. No entanto, a flora e a fauna existente na região não possuem as mesmas adaptações das de outras regiões, tais como as do cerrado, onde o fogo faz parte de um ciclo natural e do qual as comunidades vegetais e animais dependem para sobreviver. As comunidades de formigas podem ser influenciadas de forma positiva, neutra ou negativa pelas queimadas (IZHAKI et al., 2003). De acordo com Zimmer & Parmenter (1998), o impacto do fogo nos campos do Novo México sobre *Pogonomyrmex rugosus* pode ser através da alteração da disponibilidade de sementes e insetos, mortalidade direta das operárias, modificação da arquitetura da vegetação rasteira (o que influencia as rotas de forrageamento), e potencial da alteração de regimes das temperaturas do

solo pela remoção da vegetação sombreadora e adição de cinzas à superfície.

Hatchford et al (2005) investigaram os efeitos do fogo em duas áreas, uma na Califórnia e outra no Oregon, avaliando duas comunidades de formigas, uma em cada ambiente. Observaram que o efeito do fogo sobre as comunidades dependia do tipo de hábitat (floresta), porém que não havia perda das comunidades. Após dois anos, ambas estavam completamente iguais ao período anterior ao fogo. As queimadas naturais não provocam grandes elevações de temperaturas do solo, por serem bruscas e de curta duração. Como na profundidade em que se encontram as raízes da maioria das plantas o aquecimento é de apenas alguns graus, ou nulo, tais estruturas praticamente nada sofrem com as queimadas, e talvez nem sintam a sua ocorrência. Da mesma forma, muitas espécies de formigas constroem os ninhos no subsolo e, sendo assim, não são afetadas pelas queimadas. Algumas espécies de formigas com ninhos subterrâneos provavelmente têm maior sobrevivência às queimadas do que as arbóricolas já que, mesmo a uma pequena profundidade no solo, o aumento da temperatura devido ao fogo é normalmente pequeno (MORAIS & BENSON, 1988; RODRIGUES, 2002). Por outro lado, os efeitos dessa perturbação podem não ser visíveis logo a seguir, aparecendo só mais tarde, devido à maior incidência de raios solares ao longo do tempo e alteração na disponibilidade de alimentos (IZHAKI et al., 2003). Para algumas espécies de formigas, como *P. rugosus*, as queimadas resultam em

um maior número de recursos alimentares decorrentes da rebrota, do florescimento precoce e da maior produção de sementes (ZIMMER & PARMENTER, 1998). Assim, a sobrevivência das formigas ao fogo está ligada à capacidade de proteção, à capacidade de tirar vantagens das condições pós-fogo e aos próprios hábitos de forrageamento (IZHAKI et al., 2003; ARAUJO et al., 2004).

Considerando o contexto acima, este trabalho comparou a riqueza e a composição de espécies de formigas, em duas áreas de campo nativo na região do Planalto das Araucárias e Campos de Cima da Serra, município de Cambará do Sul, a 1.200m de altitude, no Rio Grande do Sul. Em uma delas, a periodicidade das queimadas é anual ou bianual e, na outra, as queimadas não são feitas há cerca de 20 anos. O trabalho foi desenvolvido em oito parcelas de campo nativo, com histórico semelhante de uso da terra, das quais: quatro parcelas, cada uma com 4 ha (200 m X 200 m), em que o fogo é utilizado como forma de manejo para a renovação da pastagem e quatro sem queimadas há pelo menos 20 anos, situadas no Parque Nacional dos Aparados da Serra (IBAMA), também com 4 ha.

Em cada parcela foram delimitadas áreas centrais de 1 ha (100 m X 100 m), nas quais foram conduzidas as coletas de formicídeos por armadilhas do tipo *pitfalls* (**Figura 2A**). Estas consistiram em copos plásticos de 200 ml contendo álcool a 80% enterrados no solo até a borda superior. Por parcela, foram instalados dois transectos de 100 m, afastados entre si cerca de 50 m, nos quais as armadilhas foram dispostas a cada 10 m, totalizando 20

armadilhas/parcela. Após 24 horas, as formigas coletadas foram transferidas para vidros individuais contendo álcool a 80%, previamente identificados com os dados da coleta. Também foram utilizadas iscas de sardinha, distantes das armadilhas outros 10 metros, tendo sido recolhidas 2 horas após sua colocação e colocadas em vidros pré-identificados (ROMERO & JAFFÉ, 1989)

Em laboratório, após montagem em alfinetes entomológicos, foram identificadas em nível de gênero segundo Bolton (1994) e atualizadas em Bolton (2003). As espécies foram identificadas por comparação com a Coleção de Formicidae do Laboratório de Insetos Sociais da Unisinos, onde o material testemunho está depositado. Para a separação em nível de morfoespécie, foram utilizados os padrões estabelecidos na referida coleção. Para análise dos dados, a riqueza observada de espécies (Sobs) foi obtida a partir do somatório do número de espécies coletadas em cada parcela. A similaridade entre áreas foi avaliada pela análise de cluster (WILKINSON, 2000).



**Figura 2:** A) Esquema das armadilhas tipo *pittfall* e B) iscas de sardinha, ambas utilizadas para coletar formigas epígeas.

Na área foram coletadas 18 espécies de formigas de solo, das quais 14 nas parcelas onde o fogo é colocado de forma cíclica e 12 espécies onde não têm sido feitas queimadas há pelo menos 20 anos. Quando comparadas as comunidades, não foram encontradas diferenças significativas na riqueza de espécies ( $t = 0,190$ ; d.f = 6;  $p > 0,05$ ). Apesar de não haver diferença significativa nas riquezas observadas, a composição de espécies variou de uma área para outra. Nas áreas de campo onde continuam sendo feitas queimadas foram registradas seis espécies exclusivas: *Acropyga* sp., *Pheidole* sp.2, *Pheidole* sp.5, *Pheidole* sp.21, *Solenopsis invicta* e *Wasmannia* sp1. Na área onde não são realizadas queimadas há 20 anos, apenas quatro espécies foram exclusivas: *Acromyrmex crassispinus*, *Brachymyrmex* sp.2, *Paratrechina* sp.3 e *Tapinoma* sp.3. Dessas quatro, cabe destacar que, em geral, os ninhos de *A. crassispinus* contêm uma câmara superficial recoberta por um monte de palha seca, material de fácil combustão. Assim, os ninhos desta espécie apresentam maior chance de serem queimados e destruídos do que os ninhos de outras espécies (WILSON, 1987).

Do total das 18 espécies coletadas com armadilhas do tipo *pitfall*, apenas oito (44,4 %) foram comuns às duas áreas: *Camponotus* sp.12, *Cyphomyrmex* sp., *Linepithema* sp.1, *Pachycondyla striata*, *Pheidole* sp.3, *Pheidole* sp.6, *Pheidole* sp.15 e *Solenopsis (Diplorhoptrum)* sp. A análise de cluster mostra uma das parcelas submetidas às queimadas como a mais distante, e as demais sendo mais semelhantes entre si do que com a primeira. Certamente isso de-

corre daquela parcela ter apresentado a maior riqueza de espécies ( $S=10$ ), das quais duas exclusivas (*Acropyga* sp. e *Wasmannia* sp.1). A alta similaridade observada certamente está refletindo uma comunidade de formigas bastante homogênea nas áreas de campo no município de Cambará do Sul, mesmo diante de agentes estressores, tais como as queimadas (YORK, 2000). Os dados obtidos não permitem identificar um grande efeito negativo do fogo sobre essas comunidades, possivelmente por não terem sido avaliadas áreas onde esse evento jamais foi utilizado como forma de manejo das pastagens.

## AGRADECIMENTOS

Aos donos das terras em Cambará do Sul que gentilmente nos permitiram desenvolver nossas pesquisas. Ao CNPQ e à FAPERGS pelos Auxílios-Pesquisa concedidos.

## Referências

- ARAÚJO, M. S.; DELLA-LUCIA, T. M. C.; RIBEIRO, A. E.; KASUYA, M. C. M. Impacto da queima controlada da cana-de-açúcar na nidificação e estabelecimento de colônias de *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera, Formicidae). **Neotropical Entomology**, Curitiba, v. 32, p. 685-691, 2003.
- ARAÚJO, M. S.; DELLA-LUCIA, T. M. C.; PICANÇO, M. C. Impacto da queima da palha da cana-de-açúcar no ritmo diário de forrageamento de *Atta bisphaerica* Forel

(Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, São Carlos, v. 21, p. 33-38, 2004.

BOLTON, B. **Identification guide to the ant genera of the world**. London: Harvard University Press, 1994.

BOLTON, B. **Synopsis and classification of Formicidae**. Washington: The American Entomological Institute, 2003.

BRISTOT, A. Planalto das Araucárias – um ecossistema em perigo de extinção? **Agroecologia e Desenvolvimento Rural Sustentável**, v. 4, p. 24-31, 2001. Disponível em: <[www.emater.tche.br/site/multimedia/revista-agroecologica.php](http://www.emater.tche.br/site/multimedia/revista-agroecologica.php)>.

BROWN Jr., W. L. Diversity of ants. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. R. (Eds.). **Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2000.

CROZIER, R. H.; PAMILO, P.; CROZIER, Y. C. Relatedness and microgeographic genetic variation in *Rhytidoponera mayri*, an Australian arid-zone ant. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, v. 15, p. 143-150, 1984. Disponível em: <<https://link.springer.com/journal265>>.

FARJI-BRENER A, G.; CORLEY, J. C.; BETTINELLI, J. The effects of fire on ant communities in north-western Patagonia: the importance of habitat structure in a regional context. **Diversity and Distribution**, v. 8, p. 235-243, 2002. Disponível em: <[Onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/.\(issn\)1472.4642](http://Onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/.(issn)1472.4642)>.

HATCHFORD J. S.; ITTMANN, S. E.; JULES, E. S.; ELLISON, A. M.; GOTELLI, N. J.; SANDERS, N. J. The effect of fire, local environment and time on ant assemblages in ferns and forests. **Diversity and Distributions**, v. 11, p. 487-

497, 2005. Disponível em: <Onlinelibrary. wiley.com/journal/10.1111/(issn) 1472.4642>.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, Y. C. **The ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990.

IZHAKI, I.; LEVEY, D. J.; SILVA, W. R. Effects of prescribed fire on an ant community in Florida pine savanna. **Ecological Entomology**, v. 28; p. 439-448, 2003. Disponível em: <Onelibrary/wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2311>.

JOLIVET, P. **Ants and Plants: An example of Coevolution**. Backhuis Publishers Leiden, 1996.

MORAIS, H. C.; BENSON, W. W. Recolonização de vegetação de cerrado após queimada, por formigas arborícolas. **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 48, p. 459-466, 1988.

RODRIGUES, C. A. G. Queima controlada no Pantanal. In: RODRIGUES, C. A. G.; CRISPIM, S. M.; COMASTRI FILHO, J. A. (Eds.). **Documento 35**, Embrapa Pantanal, Corumbá, 2002.

ROMERO H.; JAFFÉ, K. Comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera: Formicidae) in savannas. **Biotropica**, Washington, v. 21, p. 348-352, 1989

SILVA, S. M. **Aspectos fitogeográficos dos campos sulinos do Brasil**. Disponível em: <<http://www.planetaverde.org.br/Floresta.htm>>. Acesso em: 27 dez. 2005.

WHELAN, R. J. **The ecology of fire**. Cptdir.loc.gov(caldir)/samples/cam o31/94094034787. Pdf.

WILKINSON, L. **SYSTAT: The system for statistics**. Illinois: Evanston, 2000.

WILSON, E. O. **The Insects Societies**. Cambridge: Belknap Press, 1971.

WILSON, E. O. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: A first assessment. **Biotropica**, Washington, v. 19, p. 245-251, 1987.

YORK, A. Long-term effects of frequent low-intensity burning on ant communities in coastal blackbutt forests of southeastern Australia. **Austral Ecology**, v. 2, p. 83-98, 2000. Disponível em: <OnelineLibrary:wiley.com/journal/(issn)10.1111/(issn)1442-9993>.

ZIMER, V.; PARMENTER, V. **O impacto do fogo sobre os campos do Novo México**. 1998. Disponível em: <https://old.friends.co.school.php?3=13848>.

# Formigas e Altitude

*Elena Diehl*

*Eduardo Diehl-Fleig †*

*Laura V. Ayestaran Menzel*

Um dos padrões observados na riqueza de espécies, em diferentes ecossistemas, é o seu aumento nas áreas tropicais, certamente por serem ambientes mais produtivos, apresentarem menor variação climática e maior estabilidade. Dados obtidos em estudos de vários grupos animais e vegetais indicam que essas condições oferecem oportunidades de especialização, favorecendo a evolução e reduzindo as extinções de espécies (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). A fauna de formigas também pode ser utilizada para evidenciar o padrão de aumento da riqueza de espécies, à medida que diminui a latitude (KUSNEZOV, 1957; KASPARI, 2000).

Também tem sido relatado para vários organismos, inclusive para formigas, a correlação negativa entre altitude e riqueza de espécies (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; WARD, 2000). De acordo com Ward (2000), em áreas tropicais e subtropicais, a correlação existente entre latitude e número de espécies de formigas é dependente da altitude. Assim, nas latitudes inferiores a 30° e abaixo

de 500 m, ocorre uma correlação positiva entre a altitude e a riqueza de espécies, enquanto nas latitudes superiores a 30° e em altitudes acima de 500 m, esta correlação é negativa. Também deve ser considerado que modificações dos ecossistemas por atividades agro-silvo-pastoris e pela urbanização podem favorecer a introdução de espécies exóticas, podendo levar muitas espécies nativas à extinção e simplificar rapidamente a comunidade local.

Visando avaliar como está distribuída a riqueza e a composição de espécies de formigas epigeicas ao longo de um gradiente altitudinal no Rio Grande do Sul, clima subtropical, foram comparados dados obtidos a 1.200 m; 29°10'S – 50°11'W; a 930 m; 29°23'S – 50°25'W; a 370 m; 29°36'S – 50°31'W; a 26 m; 29°47'S – 51°09'W; e ao nível do mar; 29°20'S – 49°44'W. Apesar da pequena diferença de latitude, os dados obtidos nestes cinco locais (lat. 29°S) foram comparados com os de uma área situada a 30°27'S – 50°50'W e altitude em torno de 10 m acima do nível do mar nos pontos amostrados.

Por ambiente, foram traçados, em média, 15 transectos de 100 m, afastados entre si, no mínimo, 20 m, ao longo dos quais foram distribuídas, a cada 10 m, iscas de sardinha em óleo vegetal e, na mesma linha, mas afastadas outros 20 m, armadilhas tipo *pitfall* (**Figura 1**). Em cada ambiente, também foram feitas, durante 30 a 60 minutos, coletas diretas das formigas encontradas no solo. Nos locais de mata, ainda foram realizadas coletas em serrapilheira utilizando extrator de Winkler. As formigas foram identificadas em nível de gênero segundo BOLTON

(1994) e atualizadas em BOLTON (2003). A separação em espécie e morfoespécie foi feita por comparação com a Coleção de Formicidae do Laboratório de Insetos Sociais da Unisinos, onde o material testemunho está depositado.

No total dos ambientes foram registradas 125 espécies, pertencentes a 40 gêneros, 21 tribos e sete subfamílias. As maiores riquezas, 63, 59 e 51 espécies, foram encontradas, respectivamente, a 10 m de altitude, seguindo-se 26 m e nível do mar. Nas altitudes de 930 m, 370 m e 1.200 m foram encontradas as menores riquezas, respectivamente, 36, 34 e 21 espécies de formigas. Apesar de estar em altitude inferior as outras duas, a área a 370 m possivelmente apresentou maior riqueza pelo constante uso do solo para agricultura e monocultura de acácia. Outro fator que pode ter alterado a riqueza, é a introdução de espécies exóticas, que muitas vezes acompanham a transferência de plantas (HUMAN & GORDON, 1996). Plantas intencionalmente introduzidas podem levar muitas espécies nativas à extinção local, simplificando rapidamente uma comunidade.

De acordo com Kaspari (2000), em ambientes perturbados, a riqueza de formigas no início pode sofrer um aumento esporádico o que, além da altitude, poderia ter concorrido para a grande riqueza de espécies encontrada a 26 m e ao nível do mar. As áreas amostradas nestas duas localidades são bastante alteradas, algumas por sofrerem inundações periódicas e outras por estarem sob impacto da urbanização recente. Por sua vez, a área loca-

lizada a 10 m acima do nível do mar, por estar em latitude superior a 30° e possuir grande diversidade e complexidade vegetacional, apresentou a maior riqueza de espécies, tal como proposto por diversos autores (KASPARI, 2000; WARD, 2000).

Nos ambientes avaliados no Rio Grande do Sul, independente da altitude, a riqueza e a abundância de espécies foram mais baixas do que aquelas registradas em outras regiões brasileiras, em especial, no norte e no nordeste (MAJER et al., 1997; DELABIE, et al. 2000). Possivelmente, essas diferenças são decorrentes da latitude e do clima, bem como de outras condições ambientais, tal como proposto por Kusnezov (1957), Kaspari (2000) e Ward (2000). Tem sido referida correlação positiva entre biodiversidade e latitude, sendo que Kusnezov (1957) já havia relatado a relação direta entre latitude e riqueza de formigas, havendo um aumento em direção ao Equador com diminuição drástica em direção às regiões mais frias, como o Alasca e a Terra do Fogo. Porém, para áreas da região Temperada, não tem sido registrada uma clara correlação entre latitude e riqueza de espécies de formigas. Por outro lado, estas relações não são tão evidentes quando o número de gêneros é correlacionado com a latitude e/ou com a altitude (WARD, 2000), indicando que não há uma resposta comum para explicar as relações observadas entre gradientes altitudinais, outras variáveis ambientais e riqueza de espécies de formigas.

Quanto à composição das comunidades de formigas, do total das 125 espécies registradas, quatro (3,2%)

foram comuns aos seis pontos altitudinais: *Camponotus rufipes*, *Pheidole* sp.5, *Solenopsis invicta* e *Solenopsis (Diploproctrum)* sp. A ocorrência destas espécies nas diversas altitudes, mostra claramente que, além de serem generalistas, têm uma plasticidade genética muito grande que lhes permite invadir e colonizar os mais diferentes ambientes.



**Figura 1:** Vista geral de uma mata (ambiente fechado) cercada por campo aberto.

Altitude, latitude, temperatura, umidade e outras características ambientais, tais como composição e estrutura vegetal, por exercerem influência na riqueza e na composição da entomofauna, devem ser consideradas para a avaliação e/ou monitoramento ambiental (ANDERSEN, 1990; 1997; MAJER & DELABIE, 1994; MAJER et al., 1997). Ressalta-se ainda a necessidade de um profundo conhecimento bioecológico e biogeográfico dos

grupos de insetos empregados como indicadores do estado de conservação, perturbação ou recuperação ambiental, pois podem fornecer informações aparentemente contraditórias, mas que são decorrentes da resposta específica de cada grupo às condições bióticas e abióticas locais.

## AGRADECIMENTOS

A Emília Z. de Albuquerque e Fernando Schmidt, pelo auxílio constante nas atividades de campo e de laboratório. Ao CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa e tecnologia) e à FAPERGS (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul, pelos Auxílios-Pesquisa concedidos.

## Referências

- ANDERSEN, A. N. The use of ant community to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe. **Proceedings of the ecological society of Australia**, Sidney, v. 16, p. 347-293, 1990,
- ANDERSEN, A. N. Using ants as bioindicators: Multiscale issues in ant community ecology. **Conservation Ecology [online]** 1 Artigo 8. 1997.
- BOLTON, B. **Identification guide to the ant genera of the world**. Cambridge: Harvard University Press, 1994.
- BOLTON, B. **Synopsis and classification of Formicida**. Gainesville: The American Entomological Institute, 2003.
- DELABIE, J. I. C.; NASCIMENTO, I. C. DO; MARIANO, C. DOS S. F. Importance de l'agriculture cacaoyère pour le

mainien de la biodiversité; étude comparée de la myrmécofaune de différents milieux du sud-est de Bahia, Brésil (Hyménoptère: Formicidae). In: **Proceedings of the 12<sup>th</sup> International Cocoa Research Conference**, Lagos, Nigeria, 2000.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990.

HUMAN, K.; GORDON, D. Exploitative and interference competition between the Argentine ant and native ant species, **Oecologia**, Berlin, v. 105, p. 405-412 1996.

KASPARI, M. A. Rimer on ant ecology. p. 9-24. In: AGOSTI, V.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULZ, T. R. (Eds.). **Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington: Smithsonian Inst. Press, 2000.

KUSNEZOV, N. Numbers of species of ants in faunae of different latitudes. **Evolution**, New Jersey, v. 11, p. 298-299, 1957.

MAJER, J. D.; DELABIE, J. H. C. Comparison of the ant communities of annually inundated and terra firme forests at Trombetas in the Brazilian Amazona. **Insectes Sociaux**, Leuven, v. 41, p. 343-359, 1994.

MAJER, J. D.; DELABIE, J. H. C.; MCKENSEY, N. L. Ant litter fauna of forests edges and adjacent grasslands in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. **Insectes Sociaux**, Leuven, v. 44, p. 255-266, 1997.

WARD, P. S. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULZ, T. R. (Eds.). **Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington: Smithsonian Inst. Press, 2000, p. 99-121.

# Formigas e Inimigos Naturais

*Elena Diehl*

*Heloisa Luciano*

*Marcia Eloisa da Silva*

*Alexandre Specht*

Um interessante tipo de interação entre organismos é aquele em que, de um lado, estão as formigas, cujo sucesso evolutivo baseia-se na sua elevada organização social e, de outro lado, os seus inimigos, que podem ser predadores, parasitas ou patógenos. Supõe-se que, no processo evolutivo, as formigas (assim como outras presas ou hospedeiros) tenham desenvolvido sistemas de defesa, os quais seus inimigos necessitam romper ou superar, para poderem sobreviver. Como consequência, são encontradas modificações, não apenas morfológicas, estruturais e fisiológicas, mas também comportamentais, que podem proporcionar uma vantagem em relação ao seu inimigo.

Apesar do pouco conhecimento da ação dos mirmecófilos sobre a longevidade das colônias de formigas, de acordo com Wojcik (1990) estes organismos reduzem razoavelmente o ajuste das colônias ao usurparem de seus recursos. Mirmecófilos que comem ou parasitam as larvas e pupas de formigas (tais como besouros estafilídios,

vespas, moscas) causam malformações e morte destas formas imaturas; os que utilizam o recurso alimentar das formigas (tais como ácaros, besouros) podem ocasionar um estresse adicional às colônias (HÖLLDOBLER, 1978). Possivelmente, uma forma de evitar estes organismos seja através de comportamentos especializados. Assim, Eibl-Eibesfeldt (1979) descreveu uma forma de defesa das operárias de *Atta cephalotes* aos ataques das moscas parasitas da Família Phoridae. Enquanto as operárias maiores cortam as folhas, portanto, ficando indefesas, as menores permanecem nas proximidades, com as mandíbulas abertas e prontas para atacar as moscas. Nos casos, em que há muitos forídeos, operárias mínimas ficam sobre o pedaço de folha que está sendo transportado e freneticamente mexem as antenas e as patas dianteiras para espantar os forídeos.

Os insetos representam um dos grupos animais mais antigos e bem-sucedidos, prosperando em ambientes repletos de competidores potenciais. Podemos encontrar nas espécies atuais um vasto resumo do sucesso de estratégias de defesa, especialmente contra as infecções. Há barreiras estruturais-corporais que impedem o contato com o patógeno, e há respostas fisiológicas do organismo, quando infectado. Os caminhos da contaminação por parasitas ou patógenos podem ser através do tegumento, de espiráculos ou do aparelho digestivo. Dos patógenos, aparentemente, apenas os fungos têm a capacidade de atuar sobre o tegumento dos insetos, que é a barreira protetora inicial (FERRON, 1978). No tegumento, as células epidérmicas são

recobertas pela cutícula, em que a parte mais externa – epicutícula – apresenta uma capa de cera, caracterizada por propriedades químicas antifúngicas (EVANS, 1982).

A patogenicidade de um organismo implica uma série de capacidades tais como a dispersão, a penetração e a invasão. Os fungos entomopatogênicos, além destas características, possuem enzimas quitinolíticas, proteolíticas, lipolíticas, que são utilizadas para penetrar através da cutícula (EVANS, 1982). Depois de atravessar a cutícula, o patógeno invade a hemolinfa, onde ocorre uma série de reações de defesa. Quando esta barreira for superada, o restante do organismo será conquistado. Após a morte do inseto, o fungo atravessa o tegumento para produzir, sobre o cadáver, os esporos. Insetos atacados por fungos, apresentam uma série de sintomas como mudanças na coloração, na estrutura interna, na fisiologia e no comportamento, tais como a perda do apetite e uma certa inquietação (FERRON, 1978).



**Figura 1:** Operária de *Atta sexdens* contaminada pelo fungo entomopatogênico *Beauveria bassiana*. Observe o fungo com os esporos saindo pelas articulações.

Moore (1986) referiu que o fungo *Dicrocoelium dendriticum* na fase adulta parasita ovelhas, enquanto nas demais fases parasita formigas. Estas, quando infectadas, sobem no alto de uma planta e aí ficam presas através das mandíbulas, pois o parasita se aloja na região do sistema nervoso que controla as peças bucais e as patas. A formiga (hospedeiro intermediário) normalmente não seria consumida pelas ovelhas (hospedeiro definitivo), mas o fato de ficar presa na parte superior da planta aumenta a chance de ser ingerida, juntamente com o pasto, o que garante ao parasita a continuidade do seu ciclo. Em outras espécies, algumas toxinas fúngicas alteram o comportamento das formigas infectadas, de maneira que estas sobem nas hastes das plantas, ficando presas pelas mandíbulas e patas e morrem nesta posição, favorecendo a dispersão do patógeno. Evans (1982) descreveu o caso de *Camponotus*, que, na África, quando as operárias estão contaminadas por *Cordyceps unilateralis*, morrem em posições expostas. No entanto, na América do Sul, as mesmas formigas, antes de morrerem, escondem-se por baixo das plantas. Além das reações descritas, o hospedeiro, quando contaminado, pode exibir uma série de comportamentos que caracterizam um mecanismo de defesa comportamental. As formigas, quando doentes, evitam o seu hábitat normal, provavelmente para prevenir a contaminação do restante da colônia. Operárias de *Cephalotes atratus* contaminadas são carregadas para uma única árvore, distante da colônia e dos carreiros, considerada como o centro do local da epizootia (EVANS, 1982).

O protozoário *Burenella dimorpha* produz esporos do tipo NPMB, que se desenvolvem na gordura do corpo das operárias de *Solenopsis geminata*. Embora a função seja ainda desconhecida, Jouvenaz (1983) sugeriu que estes esporos poderiam atuar como um mecanismo de transmissão do parasita entre as colônias. Segundo Jouvenaz et al. (1981), os esporos do tipo NPMB infectam apenas as pupas, nas quais se desenvolvem e destroem a hipoderme (surgem áreas claras na cabeça, pecíolo e gáster), e a cutícula, já fragilizada, rompe-se. Os adultos de *S. geminata* canibalizam estas e são mantidos os alimentos sólidos. Esta região está ausente nos ínstaes mais precoces, que se nutrem de alimentos líquidos. Desta forma, o quarto estágio larval é o único vulnerável à infecção por NPMB, sendo que *B. dimorpha* é letal apenas no estágio pupal (JOUVENAZ, 1983).

Evans (1974) encontrou um grande número de formigas e outros artrópodos infectados naturalmente por fungos entomopatogênicos em florestas tropicais, evidenciando um acentuado efeito regulatório nessas populações. Certas espécies de *Cordyceps* são importantes patógenos dos formicídeos nos ecossistemas de florestas tropicais. Evans (1982) coletou um grande número de formigas dos gêneros *Bothroponera*, *Dinoponera*, *Gnamptogenys*, *Pachycondyla*, *Paltothyreus*, *Paraponera*, *Phynoponera* (Ponerinae), *Pseudomyrmex* (Pseudomyrmicinae), *Atta*, *Cephalotes*, *Crematogaster*, *Macromischoides*, *Solenopsis* (Myrmicinae), *Camponotus*, *Polyhachis* e *Phasmomyrmex* (Formicinae) infectadas por *Cordyceps*. A formiga *Cephalotes atratus* so-

fre epizootias por *Cordyceps*, porém, em fazendas de cacau, onde é comumente encontrada, nenhuma infecção por este fungo foi observada, sugerindo que as condições microclimáticas não favorecem as epizootias neste ecossistema (EVANS & SAMSON, 1982). Em áreas sem cobertura florestal, os fungos *Metarhizium anisopliae* e *Beauveria bassiana* foram encontrados infectando *Solenopsis invicta* e *Atta sexdens* (ALLEN & BUREN, 1974).

As formigas, como insetos eussociais, apresentam muitas adaptações comportamentais tais como a limpeza do corpo, a higiene do ninho, a remoção de indivíduos doentes e cadáveres infectados, o que impede a disseminação de uma doença pela colônia (EVANS, 1982; KERMARREC et al., 1986; DIEHL & LUCHESE, 1991; OI & PEREIRA, 1993). Também existem defesas morfológico-estruturais. Assim, as regiões de *Acromyrmex octospinosus* de possível acesso para nematoides apresentam barreiras: a boca contém o filtro infrabucal, o ânus é protegido por pilosidades e os espiráculos geralmente possuem aberturas com dimensões menores que as dos nematoides (KERMARREC et al., 1986). No entanto, Jovenaz (1986) relatou a ocorrência de uma espécie (não identificada) de nematoide, além de microsporídeos (*Thelohania solenopsae*, *Burenella dimorpha*) e neogregaríneos (*Mattesia geminata*) infectando algumas espécies de *Solenopsis*. O uso de secreções antimicrobianas também reduz a possibilidade de infecção entre as formigas. Diversos autores constataram a presença de substâncias com atividade antimicrobiana nas secreções glandulares de

várias espécies de formicídeos (MASCHWITZ et al., 1970; MASCHWITZ, 1974; BROUGH, 1983; BEATTIE et al., 1986).

Os gêneros *Atta* e *Acromyrmex* revestem-se de grande importância devido aos danos econômicos que causam em áreas de reflorestamento, agricultura e pastagens. O uso de produtos químicos tem demonstrado inconveniências devido a sua alta toxicidade e falta de especificidade. Atualmente, o controle através de agentes biológicos tem se apresentado como uma alternativa promissora. Alguns fungos entomopatogênicos como *B. bassiana* e *M. anisopliae* têm demonstrado eficiência e outras vantagens sobre os produtos químicos no controle de pragas. Porém, a eficiência de agentes de controle microbiano contra as formigas pode ser reduzida devido aos mecanismos de defesa comportamentais, químicos e fisiológicos que estes insetos apresentam (DIEHL et al., 1986; 1987; 1988; 1993; ALVES & PEREIRA, 1989; OI & PEREIRA, 1993).

A falta de sucesso no controle biológico de formigas pode, em parte, ser atribuído ao comportamento destes insetos. A introdução de patógenos, incluindo nematoides, no ninho de formigas resulta em reações comportamentais que dificultam a disseminação do inóculo pela colônia e conseqüentemente afetam a taxa de infecção. Estes comportamentos incluem limpeza do corpo, secreção de antibióticos, higiene do ninho, mudanças na atividade, dispersão e evitação, bem como o abandono do próprio ninho. Assim, o conhecimento destas adaptações

comportamentais é essencialmente importante quando se deseja usar agentes biológicos para o controle de formigas. Lucchese (1989) detalhou qualitativamente as reações comportamentais apresentadas por operárias de *A. sexdens*, *Ac. heyeri* e *Ac. striatus* aos fungos *B. bassiana* e *M. anisopliae*, sugerindo que as formigas cortadeiras possivelmente reconhecem os entomopatógenos e procuram impedir sua disseminação através da colônia. Foram comparadas, quantitativamente, as reações comportamentais das operárias de *Ac. heyeri* e *Ac. striatus* diante de fungos entomopatogênicos (*B. bassiana*, *M. anisopliae*) e não entomopatogênicos (*Trichoderma viride* e *Penicillium* sp.) quando apresentados pareadamente. A diferença do número médio de operárias reagindo aos distintos estímulos não foi significativa, indicando que as operárias reagem de modo similar aos fungos filamentosos, independente de sua patogenicidade (Fritsch & Diehl, não public.)

A sequência de reações comportamentais aos diferentes fungos testados, aparentemente, não diferiu entre as duas espécies. Tanto em *Ac. heyeri* quanto em *Ac. striatus*, foram observadas reações comuns diante dos fungos *B. bassiana*, *M. anisopliae*, *T. viride* e *Penicillium* sp.: aproximação, parada, análise do material através de toques com as antenas (demorada ou rapidamente). Kermarrec et al. (1986) descreveram que a presença dos esporos de *B. bassiana*, *M. anisopliae* e *Paecilomyces* provocam nas operárias de *Acromyrmex octospinosus* a reação de alerta seguida de uma intensa exploração com as antenas. Provavelmente, os fungos são reconhecidos como deletérios através de

quimiorreceptores localizados nas antenas. Após o reconhecimento, são observadas reações das formigas como o distanciamento, a transferência do material para longe da colônia, operárias orientando-se em direção à fonte de perturbação, aparente agitação e agressividade.

O comportamento de alarme-defesa nas formigas consiste não apenas de uma reação comportamental simples, mas de várias respostas tais como a reação de alerta, a corrida rápida, a atração e o ataque. Os componentes dos feromônios, devido as suas diferentes volatilidades e concentrações de limiar de resposta, possivelmente regulam esta sequência de reações comportamentais (HÖLLDOBLER, 1978). A resposta comportamental ao sinal de alarme varia no tempo e no espaço, diferindo também entre grupos e castas sociais. Por exemplo, se um sinal for emitido perto da colônia, ele desencadeia o comportamento agressivo, mas, quando liberado a uma maior distância, provoca o comportamento de fuga nas formigas (HÖLLDOBLER, 1978). Além disso, operárias jovens normalmente retornam ao ninho quando percebem o sinal de alarme, enquanto as mais velhas e os soldados, vão à frente e demonstram comportamento agressivo (WILSON, 1975). Algumas espécies de formigas organizam a defesa da colônia recrutando companheiras com o auxílio de trilhas químicas até o inimigo. Wilson (1975b) demonstrou que *Pheidole dentata* é capaz de identificar a sua maior inimiga, a formiga *Solenopsis invicta*, sendo que a presença de apenas uma única operária é capaz de desencadear o “alarme-recrutamento” de *P. dentata*.

Nos testes realizados por Fritsch & Diehl (não publ.), a transferência do material com fungo, independente da espécie ou linhagem empregada, indica que as operárias de *Ac. heyeri* e de *Ac. striatus* provavelmente reconhecem organismos que podem representar perigo à colônia. Kermarrec et al. (1986) sugeriram que as operárias de *Ac. octospinosus* são capazes de distinguir materiais “perigosos” dos “não perigosos” através de quimiorreceptores nas antenas. Estes autores observaram que os diversos materiais contendo esporos de fungos oferecidos às formigas foram imediatamente destruídos e tirados da área do ninho, ao passo que os não contaminados (controle) não foram retirados.

O reconhecimento dos fungos como deletérios pode estar relacionado com a produção e a liberação de toxinas pelos próprios fungos. Diversos compostos tóxicos foram isolados e identificados em culturas de *B. bassiana* e *M. anisopliae* (FERRON, 1981). As toxinas estão presentes tanto no substrato quanto no esporo em germinação e, antes de matarem, causam paralisia nos insetos infectados. A produção de metabólitos altamente fungistáticos em *T. viride* foi relatada por Brian (1985), de maneira que este fungo pode representar um perigo ao fungo simbiótico das formigas cortadeiras. Machado et al. (1988) relataram as reações comportamentais apresentadas por *Acromyrmex* spp. após a inoculação com os fungos entomopatogênicos *B. bassiana* e *M. anisopliae*. Em *Ac. heyeri*, *Ac. striatus* e *Ac. crassispinus*, a primeira reação observada foi o abandono dos olheiros, seguida pela abertu-

ra de outros, sendo que aqueles que foram abandonados não mais foram utilizados pelas operárias.

Wilson & Regnier (1971) descreveram o “alarme pânico” e o “alarme agressivo” como formas de defesa às perturbações na colônia de formigas. Certas reações comportamentais exibidas pelas espécies de *Acromyrmex* analisadas, após o provável reconhecimento dos fungos como prejudiciais, assemelham-se ao “alarme agressivo” em que as operárias ficam excitadas e muitas correm com padrões erráticos, mas a maioria se movimenta em direção aos pontos de perturbação e reagem contra o inimigo. Análises eletroantegráficas conduzidas por Kermarrec et al. (1986) demonstraram que o 2-heptanona provoca, em *Ac. octospinosus*, uma reação de alarme semelhante àquela desencadeada pelo feromônio de alarme das formigas, sendo que, conforme a concentração, provoca os comportamentos de atração e alerta, agressão ou repulsão. Estes autores referiram que o 2-heptanona também é produzido pelos esporos de *Aspergillus*, *Paecilomyces* e *Scapulariopsis*. Também foi demonstrado que o 2-heptanona possui forte efeito fungistático sobre *Hyphomycetes*, tais como *Paecilomyces*. Por sua vez, o fungo simbiótico das formigas cortadeiras secreta este composto (para revisão vide Kermarrec et al., 1986).

Nos experimentos por nós conduzidos, a transferência do material estímulo ocorreu independente do fungo empregado, com ou sem atrativo. Provavelmente, a concentração de atrativo não foi suficiente para “mascarar” os componentes químicos dos fungos testados. A transfe-

rência de material em direção oposta a dos carreiros, ou pelo carreiro em direção oposta a do ninho, por algumas operárias, e até mesmo por uma única operária, poderiam servir para evitar a disseminação do patógeno pela colônia. Evans (1982) descreveu formigas doentes abandonando a colônia, enquanto outras, aparentemente saudáveis, removiam cadáveres infectados e indivíduos doentes, sugerindo estes comportamentos como sendo altruísticos. Lucchese (1989), após as aplicações dos fungos *B. bassiana* e *M. anisopliae*, também observou as operárias de *A. sexdens*, *Ac. heyeri* e *Ac. striatus* retirando e afastando o material contaminado.

Após a aproximação e toque com as antenas no fungo, as operárias de *Acromyrmex*, apresentaram uma sequência de movimentos envolvendo as mandíbulas, patas e antenas que possivelmente indicam etapas de retirada dos esporos aderidos ao tegumento. Wilson & Regnier (1971) descreveram o processo de limpeza como uma atividade envolvendo o uso dos pentes tibiais, fricção de patas e “lambidas” para manter a superfície do corpo limpa. As formigas limpam seus corpos e os dos outros indivíduos da colônia com muita eficiência. Após duas horas da inoculação de *S. invicta* com conídios de *B. bassiana*, não mais foram encontrados conídios no tegumento dos adultos e das larvas (OI & PEREIRA, 1993). O material inoculado não é ingerido, mas, sim, retido na cavidade infrabucal e expelido como um “pellet” juntamente com outros fragmentos (SIEBENEICHER et al., 1992). Assim, os fungos podem ser removidos através da limpeza, e os espo-

ros podem ser filtrados na cavidade infrabucal. No caso das formigas cortadeiras, a cavidade infrabucal das operárias, máxima e média, filtra partículas de até 30  $\mu\text{m}$  e da mínima as menores de até 10  $\mu\text{m}$ .

Oi & Pereira (1993) destacaram que o simples ato de evitar o inóculo é um comportamento que dificulta a disseminação de doenças pela colônia, e relataram que *S. invicta* evita iscas contendo conídios de *B. bassiana*. Também observamos que o distanciamento das operárias de *Ac. heyeri* e *Ac. striatus* aos fungos testados foi um dos comportamentos mais frequentes. Mesmo quando foram utilizados *B. bassiana* e *M. anisopliae* com atrativo (2% de *Hovenia dulcis*), as operárias, de modo geral, emitiram os comportamentos de alarme, retirada e afastamento de material. Provavelmente, a concentração de *H. dulcis* não foi suficiente para “mascarar” os entomopatógenos, pois Lucchese (1989) constatou que a presença de *H. dulcis* dificulta o reconhecimento dos fungos entomopatogênicos. Specht et al. (1992) também verificaram que iscas de *B. bassiana* com atrativo (*H. dulcis* ou *Aleurites fordii*) eram carregadas pelas operárias de *Acromyrmex* para o interior de seus ninhos.

É importante destacar que fatores externos, tais como temperatura, umidade, vento e espécies vegetais forrageadas também podem ter influenciado nas diferentes reações comportamentais apresentadas pelas operárias de *Ac. heyeri* e *Ac. striatus*. Observamos que algumas operárias aparentemente “ignoravam” o material-estímulo, talvez porque o odor característico das plantas que es-

tavam sendo cortadas, dificultasse a detecção do material estímulo ou porque se apresentava como mais atrativo. Também é necessário ressaltar que os resultados aqui apresentados em relação aos comportamentos de aproximação, distanciamento, transferência e carregamento exibidos pelas operárias frente aos diferentes fungos filamentosos foram essencialmente qualitativos. Uma análise quantitativa poderia mostrar diferenças de nuances ou intensidades destes comportamentos frente aos distintos estímulos.

Em laboratório, Luciano et al. (1995) isolaram os organismos, e identificaram os gêneros de fungos filamentosos, presentes em distintos substratos (fungo simbiótico, lixo seco, lixo úmido e forragem) de uma colônia de *Ac. heyeri* mantida em um ninho artificial em laboratório (**Figura 2**). Junto ao fungo simbiótico foram isolados *Penicillium*, *Aspergillus*, *Beauveria*, *Nigrospora* e um quinto gênero de fungo filamentoso não identificado. Junto ao lixo seco, em cinco das seis análises realizadas, foi isolado apenas *Rhizopus*. Ácaros, bactérias e nematoides foram encontrados em amostras de lixo úmido. A partir da forragem, foram isolados *Penicillium*, *Aspergillus*, *Nigrospora*, *Beauveria*, *Paecilomyces*, *Fusarium*, *Rhizopus*, *Ulocladium*, *Curvularia*, *Mortierella* e *Trichotecium*. O pH do lixo úmido teve seus limites entre 6,6 e 8,7; o do lixo seco oscilou entre 6,1 e 7,3, e o fungo simbiótico apresentou pH mínimo de 4,5 e máximo, 5,3. Os valores de pH, medidos nos três substratos, quando comparados pelo teste H de Kruskal-Wallis, mostraram diferenças significativas.



**Figura 2:** Ninho artificial contendo uma colônia de *Acromyrmex heyeri* mostrando arena de forrageamento (bacia branca ao fundo) câmaras com o fungo simbiótico e câmaras com lixo seco e lixo úmido.

É importante destacar que, apesar da presença de vários fungos, especialmente junto ao simbionte, em nenhum momento constatamos o seu desenvolvimento dentro do ninho, em condições de laboratório. Cabe ressaltar que a diferença entre os gêneros de fungos presentes nos diversos substratos sugere a existência de um processo de análise e seleção dos organismos presentes na forragem, através do qual esporos de alguns fungos têm apenas a germinação inibida, enquanto outros parece que são totalmente inativados. No primeiro caso, poderíamos pensar em um efeito fungistático e, no segundo caso, um efeito fungicida, possivelmente das secreções glandulares das

formigas. No entanto, não pode ser excluída a possibilidade de os diferentes gêneros de fungos, possuírem sensibilidades distintas. A forma utilizada para impedir ou diminuir o desenvolvimento de formas estranhas à cultura é de grande interesse em diversas áreas da biologia, no entanto ainda não está completamente esclarecida. Nas culturas realizadas com amostras de lixo úmido, houve o desenvolvimento de bactérias, ácaros e nematoides, sendo que apenas em uma ocasião foi constatada a presença de *Rhizopus*. Para a maioria das bactérias, o pH ótimo de crescimento situa-se entre 6,5 e 7,5 com variações mínimas e máximas, para a maioria das espécies, entre pH 4 e 9 (PELCZAR et al., 1981), de forma que o pH do lixo úmido deve ter favorecido o desenvolvimento da flora bacteriana.

A presença de um único gênero fúngico (*Rhizopus*), na quase totalidade de culturas realizadas com o lixo seco, pode ser um indicativo da influência do pH, em que somente formas mais resistentes apresentam condições de desenvolvimento. No entanto, a presença de *Rhizopus* pode estar relacionada com o baixo teor de umidade, pois este fungo sempre foi isolado a partir do lixo seco e apenas uma vez a partir do úmido. Por sua vez, a relativa variedade de fungos presentes em culturas do jardim de fungo simbiótico, indicam um meio favorável ao desenvolvimento fúngico. Diferentemente das bactérias, os fungos suportam variações de pH entre 2 e 9, sendo o pH ótimo em torno de 5,6 para a maioria das espécies (ALEXOPOULOS & MINS, 1985; PELCZAR et al., 1981).

Os resultados obtidos por Luciano et al. (1995) sugerem que as colônias de *Ac. heyeri* apresentam mecanismos que impedem ou diminuem o desenvolvimento de contaminantes, bem como formas de controle do pH dos substratos a elas relacionados. A identificação dos múltiplos organismos presentes na colônia e que, por algum motivo, apresentam seu desenvolvimento impedido ou diminuído é fundamental para um maior conhecimento sobre os mecanismos de defesa e assepsia apresentados pelas formigas cortadeiras. Este conhecimento poderá fornecer contribuições significativas para entender as diferenças de densidade populacional destas formigas em áreas distintas. Também poderá fornecer valiosos subsídios aos futuros programas de controle biológico e/ou de manejo integrado destes insetos. O caso mais complexo de simbiose pode ser onde ocorre um mutualismo obrigatório em que cada simbiótico, o parceiro, é influenciado pelo relacionamento coevolutivo. As formigas com crescimento de fungos são parte de uma simbiose complexa entre as formigas e seus microrganismos, onde as formigas *Attini* mantêm um mutualismo obrigatório com um basidiomiceto. Os fungos ou cultivares da tribo *Leucocoprineae* são cultivados como uma fonte única de alimento para a prole (KERMARREC et al., 1986).

Pelo menos três outros microrganismos evoluíram neste sistema, incluindo: 1) bactérias produtoras de antibióticos na ordem *Actinomycetales*, que são produtores de compostos que inibem o crescimento de patógenos fúngicos de formigas; 2) uma empresa especializada micropa-

rasita do cultivar no gênero *Escovopsis*; e 3) os simbiossomas menos estudados são leveduras negras, antagonistas das bactérias produtoras de antibióticos.

Infecções descontroladas do cultivar pelo patógeno *Escovopsis* sp. podem causar a morte de uma colônia de formigas inteira. Portanto, as formigas empregam uma diversidade de estratégias para manter uma colônia saudável, incluindo comportamento higiênico, imunidade social, gestão de resíduos e uso de compostos antimicrobianos. O sistema possui uma diversidade de pequenas moléculas que potencialmente medeiam interações entre os membros microbianos desta simbiose, e pode ser direcionalmente uma fonte rica de compostos para programas de descoberta de drogas.

Segundo Qui et al. (2016), as interações entre bactérias produtoras de antibióticos (gênero *Pseudonocardia* e *Streptomyces*) e as espécies mutualistas basidiomicetos e *Escovopsis* têm sido objeto de vários estudos. Tais estudos mostraram que algumas bactérias associadas às formigas são capazes de produzir compostos que inibem o crescimento de *Escovopsis* e de outros entomopatógenos, com e sem afetar o cultivar. Apesar do fato de que muitas dessas interações antagonistas foram descritas para o sistema de formigas cultivadoras de fungos, na maioria dos casos os produtos químicos responsáveis pelos efeitos inibitórios permanecem desconhecidos. Trabalhos anteriores sobre a química do produto natural das bactérias associadas com as formigas Attini mostram que alguns metabolitos bacterianos estão envolvidos na inibição de *Escovopsis*. De

acordo com Qui et al. (2016), os poucos produtos que foram elucidados até agora para o sistema incluem: dentigerumicina; cinco antibióticos de anguciclina (pseudonocardonas A-C, 6-desoxi-8-O-metilrabelomicina e X-14881 E), os antifúngicos (candicidina D, actinomicinas D e X, valinomicina, antimicina A1-A4 e vários metabolitos semelhantes a nistatina); dois antibióticos (urauchimicinas A e B).

Os microrganismos no sistema de antígeno Attini usam sua maquinaria biossintética para produzir metabólitos dedicados a interagir com o anfitrião, e também com outros simbiontes microbianos no sistema. No entanto, os propósitos específicos para que cada um desses metabolitos seja produzido, principalmente permanece desconhecido. Usando metabolitos, são prováveis os microrganismos de obterem acesso a nutrientes e também obter proteção e adaptação a diferentes nichos ecológicos (QUI et al.). As formigas Attini mantêm um sistema simbiótico complexo em que as interações microbianas possuem um papel fundamental para manter o equilíbrio na aptidão da comunidade, envolvendo relacionamentos com hospedeiro-simbionte e interações microbianas simbiotes e simbiotes. Nos insetos sociais, o comportamento social pode ser alterado pela presença de patógenos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

O caso mais complexo de simbiose pode ser onde ocorre um mutualismo obrigatório em que cada simbiótico é influenciado pelo relacionamento co-evolutivo. As formigas com crescimento de fungos são parte de uma

simbiose complexa entre elas e seus microrganismos, onde as Attini mantêm um mutualismo obrigatório com um basidiomiceto. Os fungos ou cultivares da tribo *Leucocoprineae*, que é cultivada como uma fonte única de alimento para a prole (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Pelo menos três outros microrganismos evoluíram neste sistema, incluindo: 1) bactérias produtoras de antibióticos na ordem *Actinomycetales*, que são produtores de compostos que inibem o crescimento de patógenos fúngicos de formigas; 2) uma empresa especializada em microparasitas do cultivar no gênero *Escovopsis*; e 3) os simbiotes menos estudados são leveduras negras, antagonistas das bactérias produtoras de antibióticos.

Infecções descontroladas do cultivar pelo patógeno *Escovopsis* sp. podem causar a morte de uma colônia de formigas inteira. Portanto, as formigas empregam uma diversidade de estratégias para manter uma colônia saudável, incluindo comportamento higiênico, imunidade social, gestão de resíduos e uso de compostos antimicrobianos. 1) O sistema possui uma diversidade de pequenas moléculas que potencialmente mediam interações entre os membros microbianos desta simbiose, e pode ser adicionalmente uma fonte rica de compostos para programas de descoberta de drogas. 2) Interações entre bactérias produtoras de antibióticos (gênero *Pseudonocardia* e *Streptomyces*) e as espécies mutualistas basidiomicetos e *Escovopsis* têm sido objeto de vários estudos. Tais estudos mostraram que algumas bactérias associadas às formigas são capazes de produzir compostos que inibem o cresci-

mento de *Escovopsis* e de outros entomopatógenos, afetando ou não o cultivar. Trabalhos anteriores sobre a química do produto natural das bactérias associadas com as formigas Attini mostram que alguns metabolitos bacterianos estão envolvidos na inibição de *Escovopsis*. 3) Os microrganismos no sistema de antígeno Attini usam sua maquinaria biossintética para produzir metabolitos dedicados a interagir com o anfitrião, e também com outros simbiontes microbianos no sistema (BARBOSA et al., 2014).

No entanto, os propósitos específicos para que cada um desses metabolitos são produzidos principalmente permanecem desconhecidos. Usando metabolitos, são prováveis os microrganismos de obterem acesso a nutrientes e também de obterem proteção e adaptação a diferentes nichos ecológicos. As formigas Attini mantêm um sistema simbiótico complexo em que as interações microbianas possuem um papel fundamental para manter o equilíbrio na aptidão da comunidade, envolvendo relacionamentos com hospedeiro-simbionte e interações microbianas simbiotes-e simbiotes. Nos insetos sociais, o comportamento social pode ser alterado pela presença de patógenos (BARBOSA et al. 2014).

## AGRADECIMENTOS

À FAPERGS (Fundação de Amparo à Pesquisa da Rio Grande do Sul) pelos Auxílios-Pesquisa à E.D. e M.E.da S. e pela Bolsa de Iniciação Científica à H.L.

## Referências

- ALEXOPOULOS, C. J.; MINS, C. W. **Introducción a la Micología**. Barcelona: Ediciones Omega, 1985.
- ALLEN, G. E.; BUREN, W.; Microsporidan and Fungal Diseases of *Solenopsis invicta*, Buren in Brazil. **J. New York Entomol. Soc.**, New York, v. 82, p. 125-130 , 1974.
- ALVES, S. B.; PEREIRA, R. M. Produção de *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) e *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill em bandejas **Ecossistema**, Campinas, v. 14, p. 188-192, 1989.
- GOFFRÉ, D.; FOLGARAIT, P. *Purpuciliun lilacinum* potential agent for biological control of the the leaf cutting ant *Acromyrmex lundii*. **J. Invertebrate Pathology**, v. 15, 130;/107-15. DOI: 10.1016/j.jip2915,07.008 Bpub 2015. Sep. Jul. 20.
- BEATTIE, A. J.; TURNBULL, C. L.; HOUGH, T.; KNOX, R. B. Antibiotic Production: A Possible Function for the Metapleural Gland of Ants (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of The Entomological Society of America**, Oxford, v. 79, n. 3, p. 448-450, 1986.
- BRIAN, M. V. **Social Insects: Ecology and Behavioural Biology**. New York: Chapman and Hall, 1985.
- BROUGH, E. J. The Antimicrobial Activity of the Mandibular Gland Secretion of a Formicinae Ant, *Calomyrmex* sp. (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Invertebrate**

**Phatology**, v. 42, p. 306-311, Oxford. Disponível em: <<https://www.journals.elsevier.com/journal-of-invertebrate>>.

CARROLL, C. R.; RISCH, S. An Evaluation of Ants as Possible Candidates for Biological Control in Tropical Annual Agroecosystems. In: GLIESSMAN, S. R. (Ed.). **Agroecology: researching the ecological basis for sustainable agriculture**. New York: Springer-Verlag, 1990, p. 30-46.

CRISTOPHER A.; BOYA, P. P.; FERNÁNDEZ-MARÍN, H.; MEJÍA, L. C.; C. S. P; DORRESTEIN, C.; GUTIÉRREZ, M. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1. December 2017. DOI: 10.1038/s41598-017-05515-6.

DIEHL, E.; SILVA, M. E. da; PACHECO, M. R. M. Testes de patogenicidade dos fungos entomopatogênicos *Beauveria bassiana* e *Metarhizium anisopliae* em *Atta sexdens piriventris* (Santschi, 1919) em diferentes temperaturas. **Ciência e Cultura**, São Paulo, v. 40, n. 11, p. 1103-1105, 1988.

DIEHL, E.; LUCHESE, M. E. de P. Reações comportamentais de operárias de *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae) na presença de fungos entomopatogênicos. **Revta. Bras. Ent.**, Curitiba, v. 35, n. 1, p. 101-107, 1991.

EIBL-EIBESFELDT, I. **Etologia: Introducción al estudio comparado del comportamiento**. Barcelona: Ed. Omega, 1979.

EVANS, H. C. Natural Control of Arthropods, with Special Reference to Ants (Formicidae), by Fungi in the Tropical High Forest of Ghana. **Journal of Applied Ecology**. v. 11, p. 37-49, 1974. Disponível em: <[Besjournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/.../10.../\(issn\)1365-266](https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/.../10.../(issn)1365-266)>.

EVANS, H. C. Entomogenous fungi in tropical forest ecosystems: an appraisal. **Ecol. Entomol.**, v. 7, p. 47-60, 1982.

Disponível em: <[Onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(issn\)1365-2311](http://Onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(issn)1365-2311)>.

EVANS, H. C.; SAMSON, R. A. *Cordyceps* Species and Their Anamorphs Pathogenic on Ants (Formicidae) in Tropical Forest Ecosystems. I. The *Cephalotes* (Myrmicinae) complex. **Trans. British Mycology Society**, v. 79, n. 3, p. 431-453, 1982. Disponível em: <[www.sciencedirect.com/science/journal/0007-6536](http://www.sciencedirect.com/science/journal/0007-6536)>.

FERRON, P. Biological Control of Insect Pests by Entomogenous Fungi. **Ann. Rev. Entomol.**, v. 23, p. 409-442, 1978. Disponível em: <[www.annualreviews.org](http://www.annualreviews.org)>.

FERRON, P. Pest Control by the Fungi *Beauveria* and *Metarhizium*. p. 465-481. In: BURGESS, H. P. (Ed.). **Microbial Control of Pest and Plant Diseases**. Academic Press, 1981.

GOFFRÉ, D.; FOLCARAIT, P. *Puercillnun lilacinum* potencial agen for control agent of the leal cutting ant *Acromyrmex lundii*, **J. Invertebrate Pathology**, v. 130; 10715. DOI; 10.1016/j.jip.2015.07.008 Ep up. 2015. Sep. Jul. 20.

HÖLLDOBLER, B. Ethological aspects of chemical communication in ants. **Adv. in the Study of Behavior.**, Washington, v. 8, p. 75-115, 1978.

JOUVENAZ, D. P.; LOFGREN, C. S.; ALLEN, G. E. Transmission and Infectivity of Spores of *Burenella dimorpha* (Microsporida: Burenellidae). **J. Invert. Path.**, v. 37, p. 265-268, 1981. Disponível em: <<https://www.journals.elsevier.com/journal-of-invertebrate-pathology>>.

JOUVENAZ, D. P. Natural Enemies of Fire Ants. **Florida Entomologist.**, Florida, v. 66, n. 1, p. 111-121, 1983.

JOUVENAZ, D. P.; Diseases of Fire Ants: Problems and Opportunities. In: LOFGREN, C. S.; VANDER MEER, R. K.

(Eds.). **Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management**. Westview Press Boulder and London, 1986, p. 339-356.

KERMARREC, A.; FEBVAY, G.; DECHARM, M. Protection of Leaf – Cutting Ants from Biohazards: Is there a Future for Microbiological Control? p. 339-356. In: LOFGREN, C. S.; VANDER MEER, R. K. (Eds.). **Fire Ants and Leaf-Cutting Ants**. London: Westview Studies in Insect Biology, 1986.

LUCCHESI, M. E. de P. **Reações comportamentais de três espécies da tribo Attini a fungos entomopatogênicos**. Trabalho de Conclusão em Biologia – Licenciatura Plena. Unisinos, São Leopoldo, 1989.

LUCIANO, H. M.; DIEHL, E.; SILVA, M. E. da. Organismos Associados a uma Colônia de *Acromyrmex heyeri* (Hymenoptera: Formicidae) Mantida em Laboratório. **Acta Biologica Leopoldensia** 17(2). São Leopoldo, 1995 (no prelo).

MACHADO, V.; DIEHL, E.; SILVA, M. E. da; LUCCHESI, M. E. de P. Reações observadas em colônias de algumas espécies de *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) quando inoculadas com fungos entomopatogênicos). **Ciência e Cultura**, São Paulo, v. 40, n. 11, p. 1.106-1.108, 1988.

MASCHWITZ, V.; KOOB, K.; SCHILDNECHT, H. Ein Beitrag zur Funktion der Metathoracaldrüse der Ameisen. **Journal of Insect Physiology**, v. 16, p. 387-404, 1970. Disponível em: <journals.elsevier.com/journal-of-insect-physiology>.

MASCHWITZ, V. Vergleichende Untersuchungen zur Funktion der Ameisenmetathoracaldrüse. **Oecologia**, Berlin, v. 16, p. 303-310, 1974.

MOORE, J. Parasitos que cambian el comportamiento de su patron. In: ROS, J. (Org.). **Comportamiento animal**. Barcelona: Prensa Científica, 1986, p. 93-103.

OI, D. H.; PEREIRA, R. M. Ant behavior and microbial pathogens (Hymenoptera: Formicidae) **Florida Entomologist**, Florida, v. 76, n. 1, p. 63-74, 1993.

PELCZAR, M.; REID, R.; CHAN, E. C. S. **Microbiologia**. V. 1. São Paulo: McGraw-Hill do Brasil, 1981.

QUI, OH. L.; HE, Y. H.; ZALUAHI, M. P.; HE, Y. P. *Metharizium anisopliae* infection and trophalactic behavior on the ant *Solenopsis invicta*. **Journal of the Invertebrate**, v. 138, p. 24-39, 2016. DOI: 10.1016/F; JIP/2016.0005

SIEBENEICHER, S. R.; VINSON, S. B.; KENERLEY, C. M. Infection of the red imported fire ant by *Beauveria bassiana* through various routes of exposure. **Journal of Invertebrate Pathology**, v. 59, p. 280-285, 1992. Disponível em: <[https://www.journals. Elsevier.com/journal-of-invertebrate](https://www.journals.elsevier.com/journal-of-invertebrate)>.

SPECHT, A.; DIEHL, E.; SILVA, M. E. da. Atratividade de iscas de *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. a formigas do gênero *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Curitiba, v. 23, n. 1, p. 99-104, 1992.

WILSON, E. O.; REGNIER JR., F. E. The evolution of the alarm-defense system in the formicine ant. **American Naturalist**, v. 105, n. 943, p. 279-289, 1971. Disponível em: <[www.Journals.uchicago.edu/toc/an/ current](http://www.Journals.uchicago.edu/toc/an/current)>.

WILSON, E. O. **The insectes societies**. Cambridge: Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1975a.

WILSON, E. O. Enemy specification in the alarm-recruitment system of an ant. **Science**, v. 190, p. 798-800, 1975b. Disponível em: <[www.sciencemag.org/](http://www.sciencemag.org/)>.

WOJCIK, D. P. Behavioral Interactions of Fire Ants and Their Parasites, Predators and Inquilines. In: VANDER MEER, R. K.; JAFFÉ, K.; CEDENO, A. (Eds.). **Applied Myrmecology: a World Perspective**. Boulder: Westview Press, 1998, p. 329-344.

## **Autores e Coautores**

Dr. ALEXANDRE SPECHT, Biólogo pela Unisinos; Mestre em Entomologia pela PUCRS; Doutor em Zoologia pela PUCRS.

Dr. EDUARDO DIEHL-FLEIG†, Biólogo pela Unisinos; Mestre em Entomologia pela Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”/USP, Piracicaba, São Paulo, SP; Doutor em Fitossanidade pela UFRGS, Porto Alegre, RS. Falecido em 15/8/2016.

Dra. ELENA DIEHL, Bióloga pela Unisinos, São Leopoldo, RS; Mestre em Genética e Doutora em Genética e Biologia Molecular pela UFRGS, Porto Alegre, RS; Pós-Doutora em Entomologia pela Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”/USP, Piracicaba, São Paulo, SP. E-mail: elenadiehl@gmail.com

Dra. EMILIA ZOPPAS DE ALBUQUERQUE, Bióloga; Mestre em Biologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pela Unisinos; Doutora em Zoologia, Ênfase em Entomologia pela USP. São Paulo, SP. E-mail: emilia\_albuq@hotmail.com

Ms. FABIANA HAUBERT, Bióloga; Mestre em Biologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pela Unisinos. São Leopoldo, RS. E-mail: fabiihaubert@gmail.com

Ms. FRANCIELE SACCHET, Bióloga; Mestre em Biologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pela Unisinos. São Leopoldo, RS. E-mail: fran.sacchett@gmail.com

HELOISA LUCIANO, Bióloga pela Unisinos. São Leopoldo, RS.

Ms. LUCIANE DA ROCHA, Bióloga; Mestre em Biologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pela Unisinos. São Leopoldo, RS.

Dr. LUCAS KAMINSKI. Biólogo; Mestre e Doutor em Zoologia pela UFRGS. Porto Alegre, RS. E-mail: [lucaskaminski@yahoo.com.br](mailto:lucaskaminski@yahoo.com.br)

Dra. MARCIA ELOISA DA SILVA, Bióloga pela Unisinos; Mestre em Microbiologia Agrícola e do Ambiente, UFRGS; Doutora em Botânica pela UFRGS. Porto Alegre, RS. E-mail: [casames@gmail.com](mailto:casames@gmail.com)

## **Agradecimentos especiais**

Aos ex-orientandos Dr. Eduardo Diehl-Fleigt†, filho querido que nunca esquecerei, Dra. Emília Zoppas, de Albuquerque de Belém (PA), Ms. Fabiana Haubert, de Sapiranga (RS), Ms. Franciele Sacchett, de Bento Gonçalves (RS), Biól. Heloisa Luciano e Dra. Marcia Eloisa da Silva, São Leopoldo (RS) que muito contribuíram na elaboração deste livro, e ao Dr. Lucas Kaminski da UFRGS (POA) responsável por um dos capítulos. Ao Dr. Evoneo Berti Filho, pela amizade e parte de minha formação. A Dra. Luciane Kern Junqueira, da PUC de Campinas (SP), pela identificação de diversos cupins. Ao Dr. Marcos Botton da Embrapa de Bento Gonçalves, pelas informações sobre os Hemípteros e o plantio e pragas da videira. Ao Ms. e amigo Paulo Saul †, pelas conversas e discussões gostosas e pelo incentivo constante na fase de pré-livro. A minha cuidadora Daiane de Oliveira Rodrigues pela ajuda na escolha das fotos e auxílio na montagem dos capítulos.

