UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE

EFEITO DE FORMIGAS PARABIÓTICAS *Crematogaster levior* Longino, 2003 e *Camponotus femoratus* (Fabricius, 1804) SOBRE A HERBIVORIA EM PLANTAS DE CLAREIRAS AMAZÔNICAS

CAMILA BENEDITA DA SILVA

CUIABÁ-MT
2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE

EFEITO DE FORMIGAS PARABIÓTICAS *Crematogaster levior* Longino, 2003 e *Camponotus femoratus* (Fabricius, 1804) SOBRE A HERBIVORIA EM PLANTAS DE CLAREIRAS AMAZÔNICAS

CAMILA BENEDITA DA SILVA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação, do Instituto de Biociências, para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

CUIABÁ-MT
2017

FICHA CATALOGRÁFICA

B463e Silva, Camila Benedita da.
Efeito de formigas parabióticas Crematogaster levior Longino, 2003 e Camponotus femoratus (Fabricius, 1804) sobre a herbivoria em plantas de Clareiras Amazônicas / Camila Benedita da Silva. -- 2017
x, 27 f. : il. color. ; 30 cm.

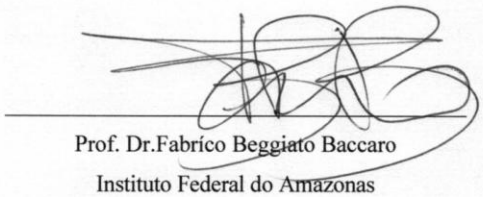
Orientador: Thiago Izzo Junqueira.
Co-orientador: Lucas Augusto Kaminski.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Cuiabá, 2017.
Inclui bibliografia.

1. Interação inseto-planta. 2. jardins de formigas. 3. clareiras. 4. herbivoria. I. Título.

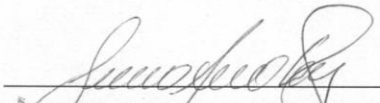
ORIENTADOR: PROF. DR. THIAGO IZZO JUNQUEIRA

CO-ORIENTADOR: DR. LUCAS AUGUSTO KAMINSKI (UFRGS)

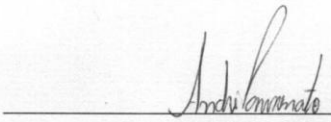
BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr.Fabríco Beggiato Baccaro
Instituto Federal do Amazonas
Examinador Externo



Profa. Dra. Lúcia Aparecida de Fátima Mateus
Universidade Federal de Mato Grosso
Examinadora Interna



Prof. Dr. André Pansonato
Universidade Federal de Mato Grosso
Examinador Interno

Prof. Dr. Leonardo Felipe Bairos Moreira
Universidade Federal de Mato Grosso
Examinador Suplente

Aos meus pais, Adriana e Domingos, e a meu esposo, Deanderson,

por todo apoio, incentivo e compreensão.

AGRADECIMENTOS

Agradeço,

primeiramente à Deus, por ter permitido a realização e conclusão de mais uma etapa de estudo em minha vida;

à minha família, em especial aos meus pais, pelo incentivo e amor;

às minhas irmãs (Bárbara, Walquiria e Priscila) por todo apoio;

à meu esposo, por todo amor, carinho, incentivo e parceria, principalmente nos momentos mais difíceis, obrigada por sempre estar ao meu lado;

ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da instituição Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT, pela oportunidade de estudo;

ao meu orientador Thiago e meu Co-orientador Lucas, por toda paciência, conhecimentos, correções, disponibilidade, incentivo e apoio durante toda a trajetória do mestrado, obrigado também por acreditarem na minha capacidade de realização deste trabalho;

ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudos, durante o mestrado;

aos colegas de Laboratório e da pós-graduação (Adarilda, Fernando, Ricardo, Gustavo, Juliana, Marina, Mirian, Ully e Rogério) por toda aprendizagem e apoio durante todo esse período de convivência;

à Ricardo, pela coleta de dados, conhecimentos, correções e por estar sempre disponível para ajudar;

à Joisiane e Cristian pelo auxílio na parte estatística;

à Daniela Santos Silva, da Universidade Federal de Viçosa (UFV) pela ajuda na identificação dos Orthoptera;

à Angélico e Adaiane pela ajuda na identificação e montagem dos Coleoptera, obrigada pela paciência e pela disposição em ajudar;

por fim, agradeço à todos os amigos, aos professores e colegas do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da instituição Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT, por todas as contribuições durante a realização do mestrado;

bem como a todas as pessoas que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho, muito obrigado.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 13

2. MATERIAIS E MÉTODOS 16

2.1 Área de estudo 16

2.2 Coleta de dados 16

2.3 Análise de dados 18

3. RESULTADOS 20

4. DISCUSSÃO 24

5. CONCLUSÃO 28

6- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 29

ANEXO 01..... 35

ANEXO 02..... 36

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Um exemplar de Jardim de formiga encontrado nos módulos do PPbio de Cláudia, (Mato Grosso), Brasil.....14

Figura 2. Mapa da área de estudo mostrando os dois módulos amostrados (pentágonos) no município de Cláudia, estado de Mato Grosso, Brasil.....16

Figura 3. Em detalhe imagens de satélite indicando as clareiras selecionadas em cada uma das áreas (círculos) correspondentes ao módulo 1 (A) e Módulo 2 (B). 17

Figura 4. A porcentagem média de área foliar removida entre clareiras com e sem jardins de formigas para plantas com e sem nectário extrafloral.....21

Figura 5. A proporção média de folhas danificadas em plantas com e sem nectário extrafloral, para as plantas com nectário extrafloral a proporção de folhas sem danos é maior comparada aquelas sem nectário extrafloral.....22

Figura 6. Número de indivíduos de insetos herbívoros (Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera e Orthoptera) encontrados em clareiras sem e com jardins de formiga, incluindo o desvio padrão.....23

Figura 7. Escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS), mostrando a composição da comunidade de herbívoros entre as clareiras amostradas: clareiras sem jardins de formigas (círculo aberto) e clareiras com jardins de formigas (círculo preenchido).....24

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Resultados dos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs), examinando o efeito dos jardins de formigas (JFs) e dos nectários extraflorais (NEFs) sobre a área foliar removida e presença/ausência de danos foliares em plantas de clareiras.....20

RESUMO

A herbivoria nas florestas tropicais ocorre principalmente em folhas em expansão, ricas em nitrogênio e água, e carente de defesas químicas e uma adaptação bastante comum para a defesa biótica dessas plantas são os nectários extraflorais (NEFs). As interações envolvendo NEFs são facultivas e condicionais, mas uma interação mutualística altamente especializada entre formigas e plantas são os jardins de formigas. Os jardins de formigas (JFs) são uma associação sofisticada de plantas epífitas com duas espécies de formigas parabióticas (*Crematogaster levior* e *Camponotus femoratus*), extremamente agressivas que ocorrem prioritariamente em clareiras naturais ou em vegetação ripária. Este estudo investigou o efeito das formigas parabióticas sobre os herbívoros e a herbivoria em plantas de clareiras com JFs. A hipótese é de que plantas de clareiras abrigando jardins de formigas possuem menos herbívoros e menor taxa de herbivoria comparadas àquelas em que os jardins estão ausentes. Em duas áreas de floresta amazônica em Cláudia (Mato Grosso, Brasil), ao longo de trilhas pré-existentes foram amostradas 33 clareiras (16 com JFs e 17 sem JFs). Em cada clareira, a proporção de área foliar removida foi obtida em plantas com nectário extrafloral (n=20) e sem nectário extrafloral (n=20). Não houve diferenças na porcentagem média de herbivoria observada nas plantas sem nectário extrafloral com a presença (12 % de herbivoria) ou ausência (11 % de herbivoria) de JFs. Para as plantas com nectário extrafloral (NEF), essa porcentagem foi menor na presença JFs (5 %) do que na sua ausência (7 %). Os insetos herbívoros registrados nas plantas estão distribuídos em quatro ordens: Coleoptera (n=117), Lepidoptera (n= 87), Hemiptera (n= 77) e Orthoptera (n=54). A média de herbívoros por clareira foi 10 indivíduos, mínimo de três e máximo de 21 herbívoros. As formigas parabióticas podem estender seu papel de defesa das plantas dos jardins para aquelas que se desenvolvem na mesma clareira, particularmente com a presença de nectários extraflorais. Contudo, não houve diminuição do número de herbívoros nas clareiras com formigas parabióticas, assim como, não há uma modificação na composição dos herbívoros quanto a presença ou ausência de JFs.

Palavras-chaves: Interação inseto-planta, jardins de formigas, clareiras e herbivoria.

ABSTRACT

The herbivory in tropical forests mainly occurs in expanding leaves, rich in nitrogen and water, and lacking chemical defenses and a quite common adaptation for the biotic defense of these plants are the extrafloral nectars (NEFs). Interactions involving NEFs are facultative and conditional, but a highly specialized mutualistic interaction between ants and plants are the ant gardens. Ants' gardens (JFs) are a sophisticated association of epiphytic plants with two species of parabiotic ants (Crematogaster levior and Camponotus femoratus), which are extremely aggressive, occurring primarily in natural clearings or in riparian vegetation. This study investigated the effect of parabiotic ants on herbivores and herbivory on JFs clearing plants. The hypothesis is that antler gardens sheltering plants have less herbivores and lower rates of herbivory compared to those in which gardens are absent. In two areas of Amazon forest in Cláudia (Mato Grosso, Brazil), 33 clearings were sampled along pre-existing tracks (16 with JFs and 17 without JFs). In each clearing, the proportion of leaf area removed was obtained in plants with extrafloral nectary (n = 20) and without extrafloral nectary (n = 20). There were no differences in the average percentage of herbivory observed in plants without extrafloral nectary with the presence (12% of herbivory) or absence (11% of herbivory) of JFs. For plants with extrafloral nectary (NEF), this percentage was lower in the presence of JFs (5%) than in their absence (7%). The herbivorous insects registered in the plants are distributed in four orders: Coleoptera (n = 117), Lepidoptera (n = 87), Hemiptera (n = 77) and Orthoptera (n = 54). The average herbivore per clearing was 10 individuals, minimum of three and maximum of 21 herbivores. Parabolic ants can extend their role as defense of the plants of the gardens to those that develop in the same clearing, particularly with the presence of extrafloral nectaries. However, there was no decrease in the number of herbivores in parabiotic ant clearings, nor was there a change in the composition of herbivores as to the presence or absence of JFs.

Keywords: Interaction insect-plant, ant gardens, clearings and herbivory.

1. INTRODUÇÃO

A herbivoria é uma importante força seletiva na evolução de defesa das plantas (MARQUIS, 1984, COLEY; BARONE, 2001; BIXENMANN et al., 2011). Para florestas tropicais a herbivoria foliar ocorre principalmente em folhas em expansão, ricas em nitrogênio e água, e relativamente carentes de defesas químicas (COLEY et al., 1985, COLEY; AIDE, 1991). Em ambientes de clareiras uma das estratégias utilizadas pelas plantas é crescer rápido e investir menos na defesa das folhas, o que pode garantir a essas plantas uma alta herbivoria (PRICE, 1991). Por exemplo, alguns indivíduos de espécies especialistas em clareiras chegam a perder mais de 48% da sua área foliar produzida anualmente (COLEY; BARONE, 1996). Logo, o investimento em defesa pelas plantas pode diminuir os danos por herbívoros, levando a vantagens para plantas de clareiras por permitir um aumento no crescimento pela menor perda de tecido fotossinteticamente ativo (COLEY et al., 1985).

As plantas apresentam diferentes tipos de estratégias de defesa anti-herbivoria, como defesas diretas, através da produção de compostos químicos do metabolismo secundário e defesas físicas por meio de tricomas (BIXENMANN et al., 2011; BIXENMANN et al., 2013). Além dessas defesas diretas, que atuam sobre o metabolismo do invasor, (BALLARÉ, 2014), existem também as defesas indiretas/e ou bióticas que envolvem interações com os inimigos naturais dos herbívoros (COLEY; BARONE, 2001; NASCIMENTO; DEL CLARO, 2010; HEIL, 2008).

Segundo Rico-Gray e Oliveira (2007), uma adaptação bastante comum para a defesa biótica em plantas de florestas tropicais são os nectários extraflorais (NEFs). Os NEFs são encontrados normalmente em partes vegetativas das plantas (HEIL, 2015) e produzem recompensas calóricas (néctar) que atraem formigas. Em consequência do recrutamento de formigas nas plantas pode haver a redução dos herbívoros e da herbivoria (NASCIMENTO; DEL CLARO, 2010; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007; ROSUMECK et al., 2009). As plantas com NEFs são encontradas em abundância em clareiras (BENTLEY, 1976). Dada a alta incidência de luz nas clareiras, a produção de néctar extrafloral (açúcares) se torna menos onerosa (COLEY; BARONE, 1996).

Interações mirmecófilas mediadas pela presença de nectários extraflorais são facultativas e condicionais (FIALA; LINSEMAIR, 1995, BRONSTEIN et al. 2006), pois os benefícios da interação dependem de fatores bióticos e abióticos, como por exemplo, a

espécie e o comportamento da formiga visitante. Por outro lado, uma interação mutualística bastante particular e especializada entre formigas e plantas, são os “Jardins de formigas” (Fig. 1). Esses jardins de formigas foram inicialmente descritos na Amazônia por Ule (1901), que observou que formigas buscavam sementes de epífitas e formavam um jardim no interior dos seus ninhos arborícolas (DAVIDSON 1988; LONGINO 1986). Os Jardins de formigas são ninhos arredondados ou elipsoides destas formigas, formados por matéria orgânica contendo restos de fezes de animais, folhas mortas e terra (DAVIDSON; EPSTEIN, 1989). As raízes das epífitas são utilizadas para oferecer sustentação ao ninho (DAVIDSON, 1988), que possuem diversos tamanhos, variando de seis a mais de 60 centímetros (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Figura 1. Um exemplar de Jardim de formiga encontrado nos módulos do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPbio) no Município de Cláudia, Mato Grosso, Brasil.

Os jardins se iniciam com sementes de epífitas selecionadas trazidas para o ninho pelas formigas durante o forrageamento, e, com o tempo, as raízes dessas epífitas formam as câmaras da colônia, dando suporte estrutural ao ninho (MADISON 1979; WEBER 1943; VANTAUX et al., 2007). Nesse sistema mutualístico complexo, as formigas se beneficiam da disponibilidade de locais para nidificação, da estabilidade estrutural do ninho, de condições microclimáticas e de recompensas alimentares, como elaiossomos e nectários extraflorais (LEROY et al., 2009; KAUFMANN, 2002). Enquanto as epífitas são favorecidas com um substrato rico em nutrientes, dispersão de sementes e defesa contra o ataque de herbívoros (ORIVEL; LEROY, 2011). Eventualmente a proteção contra danos por herbívoros também é esperado para a planta que sustenta os jardins (forófito), (KAUFMANN, 2002).

Jardins de formigas são conhecidos para a região Neotropical, por exemplo: Brasil, Guiana Francesa, Peru, Venezuela e México (BLÜTHGEN et al., 2001; DAVIDSON et al., 1990; MORALES-LINARES et al., 2016; ORIVEL; DEJEAN, 2000; VICENTE et al., 2014) e também para a região Oriental, no caso Java e Tailândia (KAUFMANN, 2001, KAUFMANN; MASCHWITZ, 2006). Uma característica importante desta interação é que os jardins de formigas são encontrados preferencialmente em ambientes ensolarados, como áreas de clareiras formadas por morte de árvores, estradas abandonadas e bordas de riachos (YU 1994, NIEDER et al., 2000, VICENTE et al., 2014). Na região Neotropical, já foram registradas 53 espécies de epífitas associadas a jardins de formigas, pertencentes a 12 famílias, entre elas: Araceae, Gesneriaceae e Pipereaceae (ORIVEL; LEROY, 2011).

Também na região neotropical estão associadas a jardins de formigas (JFs) vários gêneros de formigas, como e.g. *Crematogaster, Azteca, Odontomachus, e Camponotus* (ORIVEL; LEROY, 2011). Mas o par de espécies *Camponotus femoratus* (Fabricius, 1804) (Formicinae) e *Crematogaster levior* Longino, 2003 (Myrmicinae) são as mais comumente encontradas, compartilhando esses ninhos na região amazônica (LONGINO, 2003). Estas duas espécies de formigas desenvolveram uma interação chamada parabiose, que é uma simbiose em que ambas compartilham o mesmo ninho e trilhas de forrageamento, mas suas câmaras de criação são separadas (LONGINO, 2003; ORIVEL et al., 1997; VANTAUX et al., 2007).

As colônias das duas formigas são agressivas e dominantes em copas de árvores onde ocupam e possuem formigueiros polidômicos (LEROY et al., 2012). Com múltiplas rainhas na colônia, *Camponotus femoratus* (Formicinae) é poligínica e segue as trilhas de forrageamento de *Crematogaster levior* (Myrmicinae), se beneficiando da sua habilidade de localizar recursos (ORIVEL et al., 1997; SWAIN 1980). No entanto, *Crematogaster levior* possui colônias que podem ser monogínicas (uma rainha) ou poligínicas (mais de uma rainha), e, aparentemente perdeu sua defesa química, se beneficiando da agressividade de *Camponotus femoratus* (LONGINO, 2003).

O objetivo com este trabalho foi investigar se o papel mutualístico que *Camponotus femoratus* e *Crematogaster levior* tem com as plantas de seus jardins pode ser extrapolado para as demais plantas da área onde ocorrem. Para isso irei determinar o efeito das formigas parabióticas sobre os herbívoros e a herbivoria nas diversas plantas que ocorrem em clareiras que possuem Jardins de formigas. Mais especificamente, o objetivo é responder as perguntas a seguir: (I) A diminuição da herbivoria ocorre prioritariamente nas

plantas com nectário extrafloral? (II) As formigas diminuem a abundância e riqueza de herbívoros nas clareiras em que ocorrem? (III) A diminuição ocorre prioritariamente em um grupo de herbívoros específicos? A hipótese deste trabalho é de que plantas de clareiras abrigando jardins de formigas (com *Crematogaster levior e Camponotus femoratus*) possuem menos herbívoros e menor taxa de herbivoria comparadas àquelas em que os jardins estão ausentes.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A coleta de dados foi conduzida entre 27 de abril a 15 de maio de 2015, no município de Cláudia (módulo 1: 11°34'S, 55°17'W e módulo 2: 11°35'S, 55°17'W), no norte do estado de Mato Grosso, Brasil (Fig. 2). Esses módulos integram o Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPbio) (COSTA; MAGNUSSON, 2010) e estão localizados na fazenda "Continental", onde há histórico de corte seletivo de árvores (ALMEIDA et al., 2015). O clima da região é tropical, quente e úmido, tipo Am na classificação de Köppen (ALVARES et al., 2013), com temperatura média anual de 24°C e pluviosidade média de 2.200mm (GONÇALVES, 2012). A composição arbórea da região é formada por árvores perenes típicas de floresta amazônica (PRIANTE-FILHO et al., 2004).

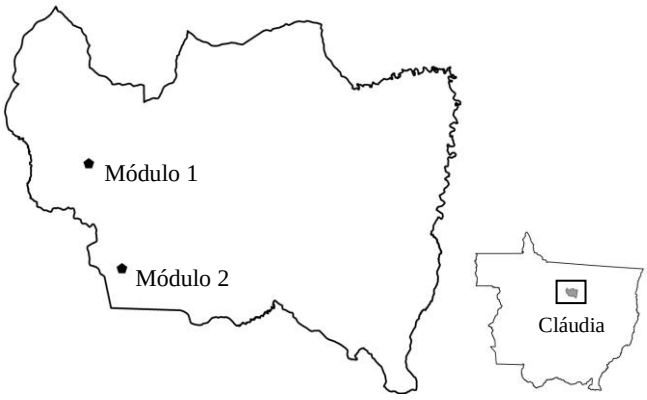


Figura 2. Mapa da área de estudo mostrando os dois módulos amostrados (pentágonos) no município de Cláudia, estado de Mato Grosso, Brasil.

2.2 Coleta de dados

As clareiras foram encontradas percorrendo a trilha principal de acesso que liga as parcelas, onde foram examinados 10 metros de cada lado da trilha (20 metros de largura) e

percorridos 12 km em cada módulo. Posteriormente foi selecionado um conjunto de clareiras com jardins de formigas e clareiras nas proximidades (com < de 10% de diferença em área) onde não havia jardins de formigas, totalizando 33 clareiras selecionadas, sendo que 16 possuíam JFs (Figura 3).

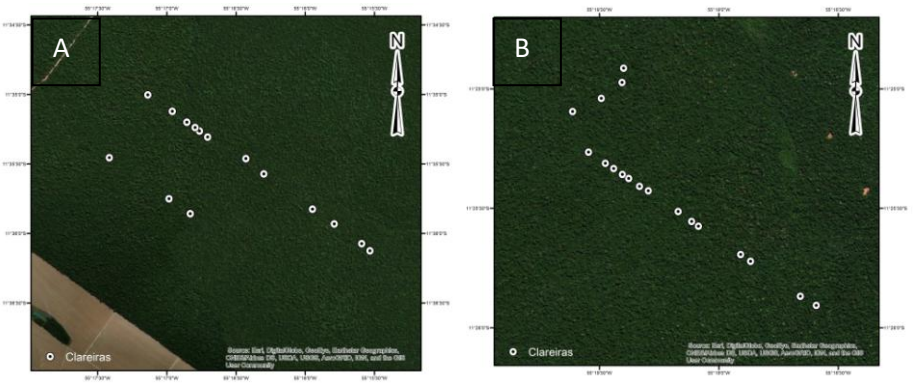


Figura 3. Em detalhe imagens de satélite indicando as clareiras selecionadas em cada uma das áreas (círculos) correspondentes ao módulo 1 (A) e Módulo 2 (B).

Em cada clareira foram registrados o número de jardins de formigas e a área (m^2) da clareira através de medidas do maior e do menor comprimento, e assumindo que as clareiras possuem formato arredondado foi utilizada a fórmula $A= \pi . B . C$, em que A= área da elipse, π =3,1416; B= raio maior e C= raio menor. Em estradas abandonadas, aqui também consideradas como clareiras, devido à dificuldade de mensurar a área com maior extensão, foi atribuído um valor arbitrário que fosse superior ao tamanho da maior clareira.

A proporção de área foliar removida por herbívoros foi medida em um plástico transparente milimetrado (e.g. VASCONCELOS, 1991) que foi colocado sobre cinco folhas apicais de aproximadamente 40 plantas por clareira entre um a três metros de altura, sendo 20 plantas com nectários extraflorais (NEFs) e em 20 sem NEFs. Essa medida foi realizada para 6530 folhas de 1306 plantas, para cálculo da porcentagem de área foliar removida. Foram escolhidas as folhas apicais porque a porcentagem total de danos nas folhas é maior enquanto ainda está se expandindo (COLEY; AIDE, 1991, AIDE 1993).

Em cada clareira também foi avaliada a composição de plantas, e realizada exsicatas dos indivíduos para posterior identificação em laboratório. As espécies vegetais foram identificadas com o auxílio de Adarilda Petini-Benelli e Márcia Cleia Vilela dos Santos e através de guias de identificação (e.g. RIBEIRO et al., 2002).

Os insetos herbívoros foram coletados com uma rede de varredura. Para cada clareira a vegetação do sub-bosque foi varrida ativamente por 15 min. Posteriormente as amostras foram individualizadas e guardadas em álcool para posterior identificação em

laboratório, onde os insetos foram identificados até o nível de ordem. Todos os indivíduos (adultos e imaturos) de Coleoptera, Orthoptera e Hemiptera foram separados em morfoespécies e posteriormente por família de acordo com Rafael et al. (2012) e Arnett e Thomas (2000). As larvas de Lepidoptera foram separadas em morfotipos. Os indivíduos de Coleoptera foram identificados com a ajuda do especialista Angélico Asenjo vinculado a Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT) e os de Orthoptera pela especialista Daniela Santos Martins Silva vinculada a Universidade Federal de Viçosa (UFV). Os espécimes foram depositados na Coleção Entomológica da UFMT.

2.3 Análise de dados

Considerando que a identidade da planta pode afetar a herbivoria pela presença de mecanismos químicos ou físicos de defesa da planta (COLEY; BARONE, 2001; BIXENMANN et al., 2011; BIXENMANN et al., 2013), a priori, se avaliou se a composição da comunidade de plantas variou entre clareiras com e sem JFs utilizando a análise permutacional de variância multivariada (PERMANOVA, com 999 permutações). Mas não foi observada diferença na composição da comunidade de plantas (PERMANOVA; F=0,5173; P=0,874).

O efeito da presença das formigas parabióticas sobre a herbivoria das plantas foi avaliado com modelos lineares generalizados mistos (GLMM), que é uma combinação de modelos lineares mistos (LMM) que incluem efeitos randômicos e modelos lineares generalizados (GLM). Esse tipo de abordagem é bastante utilizado para análise de dados não-normais que possuem fatores randômicos (BOLKER, 2008). O modelo foi testado através da função lmer implementada no pacote lme4 (BATES et al., 2015), disponível no programa R versão 3.2.5 (R CORE TEAM, 2016).

Como foi detectada sobredispersão (overdispersion= variância maior que a média (θ>1)) nos dados utilizando a distribuição de erro Poisson, a distribuição de erro utilizada no modelo final foi a binomial negativa, através da função glmer.nb do pacote lme4 (BATES et al., 2015) e o pacote MASS (VENABLES; RIPLEY 2002). Nas análises a variável resposta foi a porcentagem de área foliar removida em cada uma das cinco folhas avaliadas para cada planta e as variáveis explanatórias foram: 1) Presença de jardins de formigas; 2) Presença de nectário extrafloral e; 3) interação entre as duas variáveis. A identidade de cada clareira onde um grupo de plantas foi obtido e a identidade de cada

planta onde foram obtidos os dados de herbivoria foram incluídos como fatores aleatórios, com o intercepto variando entre clareiras e plantas aninhado dentro de clareiras (1|clareira/planta).

Além disso, também utilizamos GLMM para testar se o número de folhas com ou sem danos diferiam entre clareiras com e sem jardins de formigas. Para testar o modelo foi utilizado à função glmer, do pacote lme4 e a distribuição de erro binomial. A variável resposta foi a presença/ausência de danos em cada uma das cinco folhas avaliadas para cada planta e as variáveis explanatórias foram: 1) Presença de jardins de formigas; 2) Presença de nectário extrafloral e; 3) interação entre as duas variáveis. A identidade de cada clareira e a identidade de cada planta foram incluídas como fatores aleatórios (1|clareira/planta).

Para testar o efeito das formigas parabióticas sobre a abundância de herbívoros foi utilizado modelo linear generalizado (GLM), assumindo o número de herbívoros como variável resposta, e como variáveis explanatórias, a área total da clareira e o número de jardins de formigas. Por se tratar de dados de contagem (número de herbívoros por clareira), primeiramente foi utilizada a distribuição de erro Poisson e a função de ligação log. Mas devido à sobredispersão exibida nos dados, foi utilizada a distribuição de erro binomial negativa (ZUUR et al., 2009).

A composição de herbívoros foi avaliada a partir da matriz do número de indivíduos de cada morfotipo entre clareiras com e sem jardins de formigas. Foi testado se clareiras que possuem jardins de formigas diferiam em sua composição de herbívoros em relação aquelas sem jardins, utilizando a análise permutacional de variância multivariada (PERMANOVA, com 999 permutações). Na análise foi utilizada a função “adonis” do pacote 'vegan' (OKSANEN et al., 2016). Em seguida foi calculada a matriz de dissimilaridade entre as clareiras com base no coeficiente de Bray-Curtis, para realizar a técnica de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) para visualização gráfica dos resultados.

Todas as análises foram realizadas no programa R, versão 3.2.5 (R Core Team 2016).

3. RESULTADOS

Em aproximadamente 24 km de trilha foi registrado um total de 135 jardins de formigas, a maior ocorrência foi em dois pontos próximos a estradas abandonadas, onde o número máximo de jardins por clareira observado foi de 35.

A área foliar removida por herbívoros não diferiu entre as plantas sem nectário extrafloral em clareiras com JFs (12,17±20,78; média ± desvio-padrão) ou sem JFs (11,35±18,67). No entanto foi menor para as plantas com nectário extrafloral, em clareiras sem JFs (6,70±15,28) e ainda menor para essas mesmas plantas em clareiras com JFs (4,86±12,58).

De modo geral, a presença de jardins de formigas e a presença de nectários extraflorais nas clareiras influenciou negativamente a porcentagem de área foliar removida por herbívoros (Tabela 1, Fig. 4). Uma interação entre essas duas variáveis foi obervada, indicando que plantas com e sem NEFs apresentam tendências diferentes quando crescem em áreas com ou sem JFs (GLMM, Z=-2,36; P=0,018, Tabela 1).

Tabela 1. Resultados dos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs), examinando o efeito dos jardins de formigas (JFs) e dos nectários extraflorais (NEFs) sobre a área foliar removida e presença/ausência de danos foliare
s em plantas de clareiras.

Variável dependente	Coeficiente de efeitos fixos				
Área foliar removida (Binomial negativa)	Parâmetros	Estimate	Std. Error	z-value	p. z
	Intercepto	-0,603	0,189	-3,185	0,0014
	Presença de NEFs	1,938	0,199	9,716	< 2e-16
	Presença de JFs	0,723	0,248	2,912	0,0035
	NEFs X JFs	-0,630	0,266	-2,362	0,0181
Presença/ausência de danos (Binomial)	Parâmetros	Estimate	Std. Error	z-value	p. z
	Intercepto	-1,497	0,192	-7,766	8.13E-15
	Presença de NEFs	1,675	0,198	8,431	< 2e-16
	Presença de JFs	0,616	0,255	2,413	0,0158
	NEFs X JFs	-0,287	0,263	-1,093	0,2742

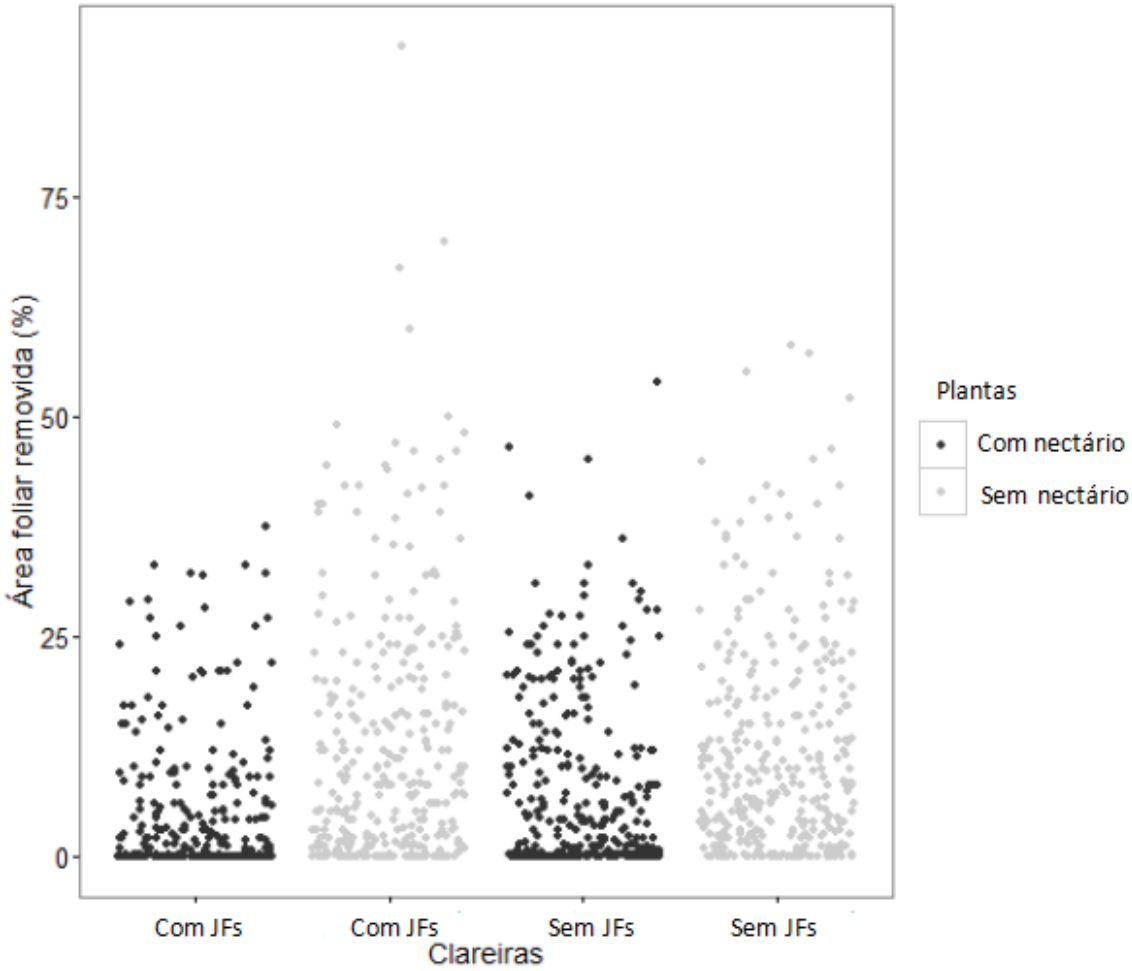


Figura 4. A porcentagem média de área foliar removida entre clareiras com e sem jardins de formigas para plantas com e sem nectário extrafloral.

Quando avaliada a presença/ausência de danos nas folhas, também foi encontrado que em clareiras com jardins de formigas há uma menor proporção de folhas danificadas (GLMM, Z=2,413; P=0,0158, Tabela 1). Essa proporção de folhas danificadas é ainda menor nas plantas com nectário extrafloral, (GLMM, Z= 8,431; P<0,001, Fig. 5).

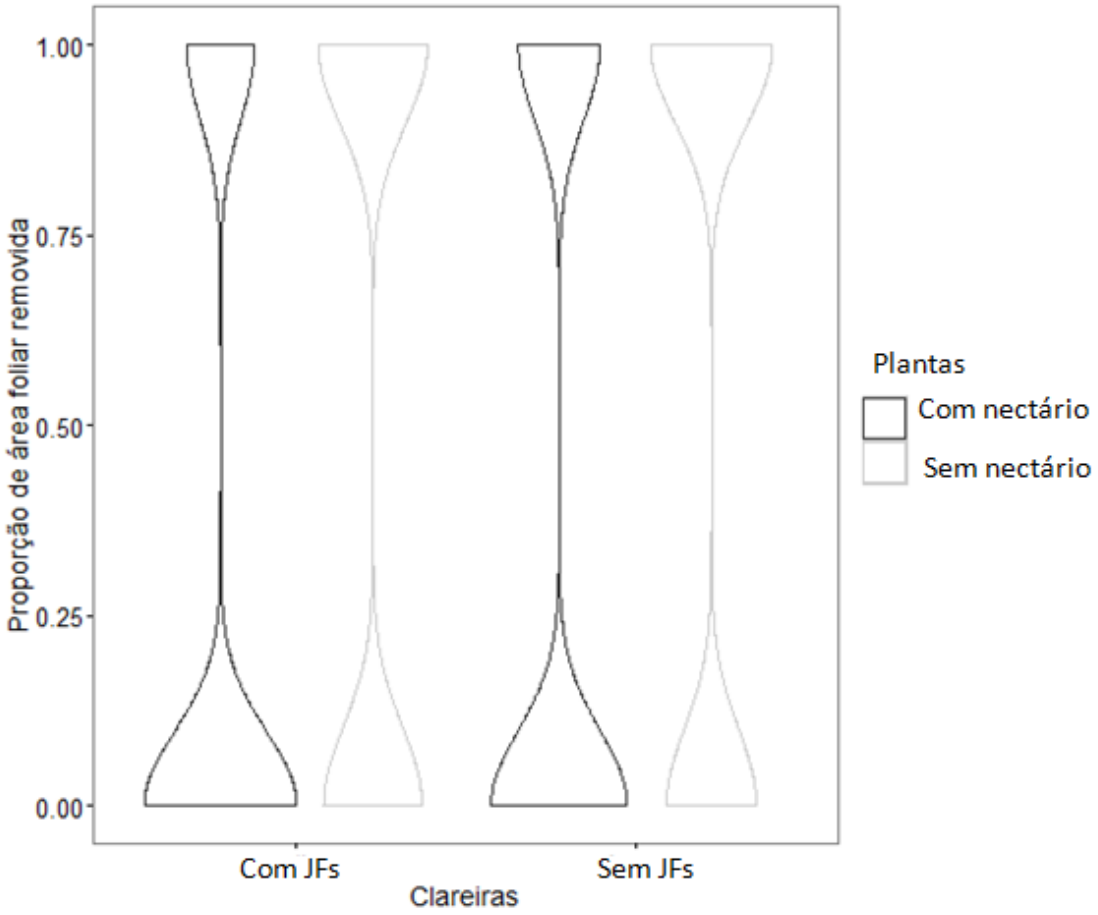


Figura 5. A proporção média de folhas danificadas em plantas com e sem nectário extrafloral, para as plantas com nectário extrafloral a proporção de folhas sem danos é maior comparada aquelas sem nectário extrafloral.

Foram coletados 335 insetos herbívoros nas plantas, pertencentes a quatro ordens: Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera e Orthoptera. A média de herbívoros por clareira foi 10,1 indivíduos, mínimo de três e máximo de 21 indivíduos. Os insetos da ordem Coleoptera foram os mais frequentes (n=117; 34,82%), seguidos por Lepidoptera (n= 87; 25,89%), Hemiptera (n= 77; 22,91 %) e Orthoptera (n=54; 16,07 %). Em geral não houve diferenças na abundância de herbívoros entre clareiras com e sem jardins de formigas (Fig. 6).

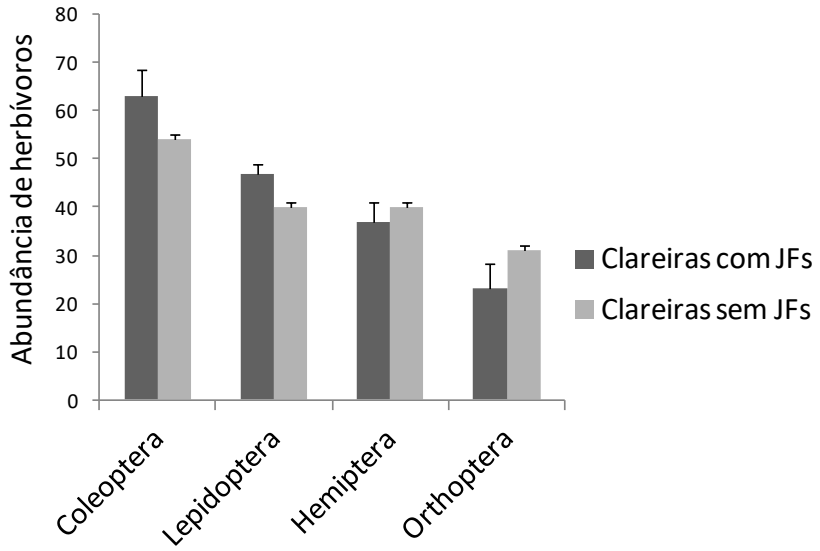


Figura 6. Número de indivíduos de insetos herbívoros (Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera e Orthoptera) encontrados em clareiras com e sem jardins de formiga, incluindo o desvio padrão.

Os herbívoros da Ordem Coleoptera pertenciam a duas famílias (Chrysomelidae e Curculionidae) das quais a mais representativa foi Chrysomelidae, variando de 57,41% em clareiras sem JFs a 61,90% em clareiras com JFs. Indivíduos da família Curculionidae variaram de 42,59% em clareiras sem JFs a 38,09% em clareiras com JFs. Indivíduos de Lepidoptera ocorreram em 45,97% das clareiras sem JFs, com 40 indivíduos e 22 morfoespécies e em 54,02% das clareiras com JFs, apresentando 47 indivíduos e 32 morfoespécies.

Da ordem Hemiptera as famílias mais representativas foram Cicadellidae e Pentatomidae, Cicadellidae ocorreu em 30% das clareiras sem JFs e em 27,02% das clareiras com JFs, e Pentatomidae ocorreu em 25% das clareiras sem JFs e em 13,51% das clareiras com JFs. Os membros da ordem Orthoptera estavam distribuídos em 20 morfotipos, que ocorreram em 53,33% das clareiras sem JFs com 16 morfoespécies e em 47,82% das clareiras com JFs com 12 morfoespécies.

Quando avaliado a presença de jardins de formiga e tamanho da área da clareira em relação ao número de herbívoros não foi observado efeitos significativos ($P>0,05$) Além disso, para os herbívoros a presença de JFs nas clareiras não influenciou na composição de espécies (PERMANOVA; $F=0,84758$; $P=0,759$). Isto ficou bem evidente com o escalonamento multidimensional não métrico (NMDS), que exibiu uma grande sobreposição na composição dos herbívoros entre clareiras com e sem jardins de formigas (NMDS: stress = 0,1567; Fig. 7).

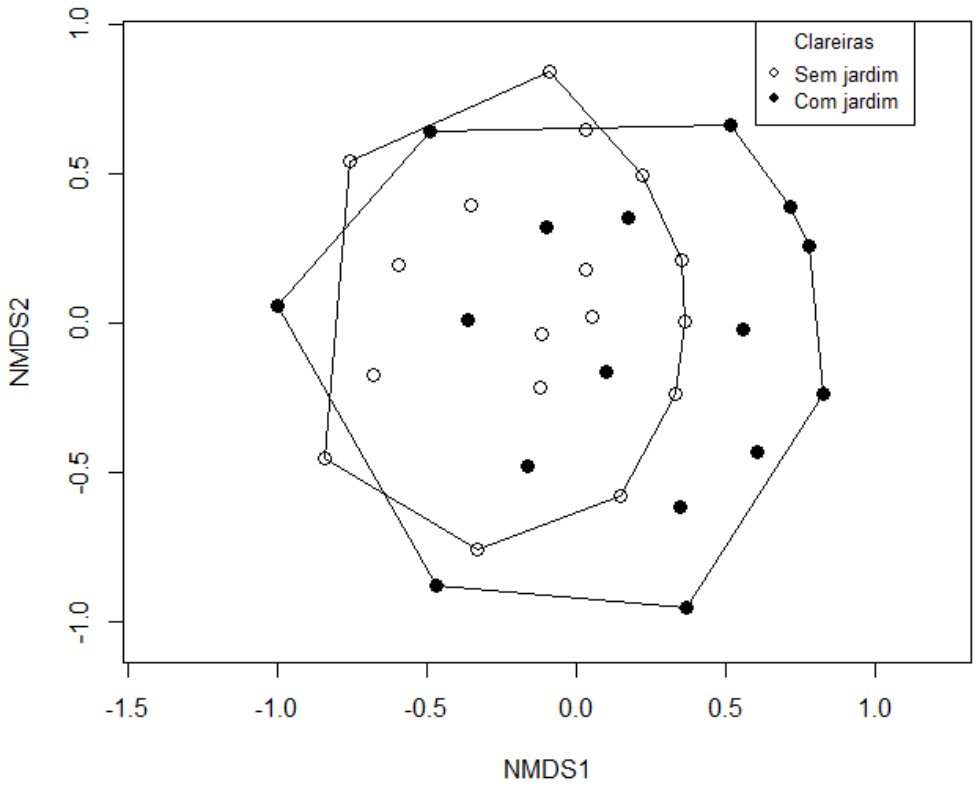


Figura 7. Escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS), mostrando a composição da comunidade de herbívoros entre as clareiras amostradas: clareiras sem jardins de formigas (círculo aberto) e clareiras com jardins de formigas (círculo preenchido).

4. DISCUSSÃO

Os resultados indicam que formigas que vivem em jardins de formigas, uma associação mutualística específica, podem estender o bem conhecido papel de defesa das plantas do jardim (DAVIDSON et al., 1990) para outras plantas crescendo na mesma área. De fato, a composição das comunidades de plantas não difere o que sugere que JFs não ocorrem preferencialmente em clareiras com vegetação específica. Mas nas plantas que cresciam em clareiras forrageadas pelas duas espécies de formigas (*Crematogaster levior* e *Camponotus femoratus*) foi observada uma menor porcentagem de herbivoria comparada a plantas onde estas formigas estavam ausentes. Este efeito foi notado principalmente em plantas que apresentavam nectários extraflorais, onde formigas de jardim forrageiam e buscam alimento. O balanço C/N na composição do néctar (pobre em nitrogênio e rico em carbono) torna as formigas mais propensas a predar e consequentemente defender a planta (NESS et al, 2009). Assim, o efeito da proteção das plantas pelas formigas parabióticas

ocorre prioritariamente em plantas que oferecem recursos alimentares (néctar extrafloral). Por outro lado, contrariando a hipótese inicial, entre clareiras com formigas de JFs em geral não há uma diminuição ou mesmo modificação dos herbívoros comparada a clareiras sem formigas de JFs.

Nas plantas com nectários extraflorais, foi observada uma queda na herbivoria de 6,7% entre clareiras sem jardins de formiga, para 4,8% em clareiras com jardins de formigas, correspondendo a uma redução de 2% na herbivoria dessas plantas. Mesmo com esse valor aparentemente pequeno, em termos comparativos esta redução implica em uma diminuição real de cerca de 28% na herbivoria para plantas com o mesmo investimento em defesa. Do ponto de vista da planta, a perda de área fotossintéticamente ativa pode culminar em uma diminuição no crescimento e no fitness (MARQUIS, 1984). Por exemplo, Lehndal e Âgren (2015) demonstraram que taxas de herbivoria entre 1 a 3% podem afetar a fecundidade relativa das populações de *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae). As plantas estudadas aqui ainda estão em crescimento, logo o excedente energético obtido pela menor herbivoria incidente deve ser empregado aumentando o crescimento vegetativo. Em um ambiente transitório, como são as clareiras, onde há competição por luz para o estabelecimento no dossel, o rápido crescimento pode ser a diferença entre ser suprimida pelas competidoras ou acessar o dossel (DALGLEISH et al., 2015).

A presença das formigas sobre as plantas, atraídas pelo nectário extrafloral, é amplamente reconhecida como uma boa estratégia para diminuir os danos causados pelos herbívoros (BARTON 1986; BENTLEY 1976; NASCIMENTO; DEL CLARO, 2010). No entanto, Zhang e colaboradores (2015) compararam a herbivoria incidente entre as espécies de plantas que dependem das formigas como defensoras e espécies que dependem de defesas químicas e mostraram que ambas as estratégias anti-herbivoria apresentavam resultados. Obviamente, o néctar extrafloral tem um custo energético para as plantas que o produzem (HEIL 2015). No presente estudo, mesmo sendo observada uma significativa queda de 12 para 6,7% na porcentagem média de área consumida por herbívoros entre plantas com e sem nectário extrafloral, este estudo não possui subsídios para sustentar a efetividade, em termos de custos e benefícios, da produção de néctar extrafloral.

As formigas parabióticas *Camponotus femoratus* e *Crematogaster levior* são espécies numericamente dominantes e agressivas no dossel das florestas tropicais (DAVIDSON 1988; DAVIDSON 1997). No entanto não foram observados efeitos negativos dessas formigas sobre a composição e abundância de insetos herbívoros nas

clareiras. Este resultado confronta com outros estudos de interações mutualísticas inseto-planta, em que um dos efeitos benéficos das formigas sobre as plantas está na diminuição do número de herbívoros (e.g. ROSUMECK et al., 2009). Uma hipótese para explicar este resultado é de que as formigas de JFs, dada sua intensa atividade de forrageamento, podem promover uma modificação comportamental nos herbívoros, tornando-os menos ativos. Embora, o comportamento dos próprios herbívoros também pode favorecer que escapem da predação pelas formigas (BERNAYS, 1997; FONSECA, 1994), por exemplo, não deixando pistas de sua presença ou se alimentando apenas em momentos de baixa atividade das formigas (SENDOYA et., 2009). As formigas, por exemplo, podem chegar a diminuir a mobilidade de algumas espécies de herbívoro em particular, como pequenas larvas de Lepidoptera, enquanto grandes larvas são mais difíceis para serem subjugadas e predadas pelas formigas (BARTON, 1986). Os dados aqui apresentados contribuem para essas sugestões, porque mesmo com uma abundancia equivalente de herbívoros entre clareiras, não apenas há menor porcentagem de área removida em clareiras onde ocorrem JFs, mas também é observado um menor número de folhas com qualquer indicio de dano.

A aparente limitação na mobilidade dos insetos tem consequências benéficas, pois pode diminuir a probabilidade de transmissão de patógenos entre plantas por herbívoros, como os fungos *Puccinia punctiformis*, que possuem esporos que são transportados por espécies de insetos herbívoros (KLUTH et al., 2002). García-Guzmán e Dirzo (2001) encontraram evidências de que os patógenos necessitavam da existência de danos por herbívoros para acessar o tecido hospedeiro em uma floresta tropical no México. Isto pode ser válido para as plantas aqui estudadas, pois a porcentagem média de área foliar removida apesar de baixa (4,8%-12,1%) pode permitir a entrada de patógenos e consequentemente a dispersão de doenças.

Os besouros das famílias Chrysomelidae e Curculionidade, que foram os principais herbívoros encontrados neste trabalho, não sofreram efeitos das formigas parabióticas, provavelmente devido adaptações para evitar a predação, como a presença de um tegumento duro em Curculionidae (AlVES-SILVA et al, 2104), enquanto algumas espécies de Chrysomelidae possuem defesas químicas e comportamentais para evitar a predação por formigas (e.g. MASSUDA; TRIGO, 2014). Estes resultados sugerem que as formigas parabióticas podem não ser efetivas detendo os herbívoros das plantas, porém, de alguma forma a presença dos jardins afeta o forrageio dos herbívoros.

Alternativamente, as formigas parabióticas podem não perceber algumas espécies de herbívoros, como lagartas da mariposa *Agathia cristifera* (Geometrinae) que foram encontradas na Ásia associadas a ninhos de formigas do gênero *Crematogaster*, que se movimentavam lentamente e alimentavam de epífitas que crescem nos jardins sem a interferência das formigas (KAUFMANN, 2002). Além das larvas de Lepidoptera, outro exemplo de inseto encontrado em jardins de formigas são as ninfas de Hemiptera (DAVIDSON, 1988). Muitas espécies de Hemiptera realizam interações com as formigas, oferecendo substâncias açucaradas "Honeydew" em troca de proteção (e.g. STYRSKY; EUBANK, 2007). As substâncias açucaradas produzidas pelos Hemípteros são uma importante fonte de carboidrato paras as formigas arborícolas (DAVIDSON, 1997). Mas, neste estudo as famílias encontradas não possuem associações mutualísticas frequentes com formigas (DELABIE, 2001; SILVA; FERNANDES, 2016).

Estudos com JFs normalmente tem como foco o efeito das formigas na escala do jardim, há registros de formigas parabióticas protegendo apenas as epífitas contra danos por herbívoros. Como em Vantaux et al. (2007) que demonstraram que as formigas parabióticas *Crematogaster levior* e *Camponotus femoratus* protegeram a epífita *Codonanthe calcarata* (Gesneriaceae) contra o ataque de herbívoros, mas não a sua planta hospedeira, provavelmente por ausência de especificidade com as mesmas. Vicente et al. (2014) também demonstraram o recrutamento de formigas por *Camponotus femoratus* nas epífitas de jardins quando submetidas a uma simulação de herbivoria, sugerindo que as formigas podem discernir pistas químicas liberadas por essas plantas. No presente trabalho, o efeito do jardim de formiga foi estudado numa escala espacial maior e encontramos indicações de que a defesa das formigas parabióticas pode ser estendida para quaisquer plantas com nectário extrafloral na clareira.

Nas plantas com nectários extraflorais, houve uma menor herbivoria, provavelmente por um maior patrulhamento pelas formigas parabióticas e por outras formigas que também se alimentam de néctar. Isto é justificado pelo fato de que para as formigas de JFs as plantas com nectário extrafloral são uma importante fonte de recurso. Algumas espécies de formigas, como *Crematogaster longispina* Emery, (Myrmicinae), por exemplo, constroem seus ninhos próximos a fontes previsíveis de alimentos como plantas que possuem nectários extraflorais (KLEINFELDT, 1978). Esse não é o caso de *Crematogaster levior* e *Camponotus femoratus*, pois o fator limitante para o estabelecimento na clareira talvez seja a disponibilidade de plantas epífitas específicas,

mas o forrageamento na clareira pode ser não randômico, em função da disponibilidade de plantas com nectários extraflorais.

5. CONCLUSÃO

Este estudo mostrou que duas espécies de formigas parabióticas que habitam jardins de formigas em clareiras amazônicas oferecem benefícios em termos de redução de área foliar por herbívoros, principalmente para plantas que possuem nectário extrafloral. Esta diferença pode estar relacionada com modificações comportamentais no padrão de forrageamento dos insetos herbívoros, uma vez que não foram encontradas modificações na abundância e composição dos herbívoros nas plantas de clareiras com e sem jardins de formiga. Considerando que as plantas de clareiras possuirão menor herbivoria ao longo do tempo, elas devem crescer mais rápido, e sombrearão as demais, que consequentemente cresceram mais devagar e não conseguiram perpetuar seus propágulos. O efeito desta modificação seletiva sobre a comunidade de plantas de clareira ainda precisa ser elucidado em futuros estudos, mas sugere que essas plantas podem ter vantagens competitivas em um ambiente transitório, como é o caso de clareiras. Como esse sistema formiga-planta estudado aqui é geograficamente amplamente distribuído na Amazônia, caso haja esse efeito das formigas sobre a regeneração e sobrevivência de espécies arbóreas crescendo em clareiras, ele pode ser determinante sobre a diversidade vegetal em escalas maiores.

6- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIDE, T. M. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. Ecology, v. 74, n. 2, p. 455-466, 1993.

ALMEIDA, E. J. et al. Litterfall production in intact and selectively logged forests in southern of Amazonia as a function of basal area of vegetation and plant density. Acta Amazonica, Manaus, v. 45, n. 2, p. 157-166, 2015.

ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

ALVES-SILVA, Estevão et al. Ant–herbivore interactions in an extrafloral nectaried plant: are ants good plant guards against curculionid beetles?. Journal of Natural History, v. 49, n. 13-14, p. 841-851, 2015.

ARNETT, R. H.; THOMAS, M. C. (Ed.). American Beetles, Volume I: Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. CRC Press, 2000. 464 p.

BALLARÉ, Carlos L. Light regulation of plant defense. Annual Review of Plant Biology, v. 65, p. 335-363, 2014.

BARTON, Andrew M. Spatial variation in the effect of ants on extrafloral nectary plant. Ecology, v. 67, n. 2, p. 495-504, 1986.

BATES, D. M. et al. Fitting Linear Mixed Effects Models Using lme4. Journal of Statiscal Software, v. 67, n.1, 2015.

BENTLEY, B. L. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. Ecology, v. 57, n. 4, p. 815–820, 1976.

BERNAYS, E. A. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. Ecological Entomology, v. 22, n. 1, p. 121-123, 1997.

BIXENMANN, R. J. et al. Is extrafloral nectar production induced by herbivores or ants in a tropical facultative ant-plant mutualism? Oecologia, v. 165, n. 2, p. 417–425, 2011.

BIXENMANN, R. J. et.al. Developmental changes in direct and indirect defenses in the young leaves of the Neotropical tree genus Inga (Fabaceae). Biotropica, v. 45, n. 2, p. 175–184, 2013.

BLÜTHGEN, N. et al. Ants as epiphyte gardeners: comparing the nutrient quality of ant and termite canopy substrates in a Venezuelan lowland rain forest. Journal of Tropical Ecology, v. 17, n. 06, p. 887-894, 2001.

BOLKER, B. M. Ecological Models and Data in R. Princeton University Press, 2008.

BRONSTEIN, J. L.; ALARCÓN, R; GEBER, M. The evolution of plant–insect mutualisms. New Phytologist, v. 172, n. 3, p. 412-428, 2006.

COLEY, P. D. et al. Resource availability and plant anti- herbivore defense. Science, v. 230, n. 4728, p. 895-899, 1985.

COLEY, P. D; AIDE, T. M. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In PRICE, P. W. et al. (Eds). Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. New York: Wiley, 1991.

COLEY, P. D, BARONE J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. Annual review of ecology and systematics, v. 27, p. 305–335, 1996.

COLEY P. D, BARONE J. A. Ecology of defenses. In: LEVIN, S. (ed). Encyclopedia of Biodiversity. Amesterdam: Academic Press, 2001.

COSTA, F. R. C; MAGNUSSON, W. E. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity–the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. Natureza & Conservação, v. 8, n. 1, p. 3-12, 2010.

DALGLEISH, H. J. et al. Exposure to herbivores increases seedling growth and survival of American chestnut (Castanea dentata) through decreased interspecific competition in canopy gaps. Restoration Ecology, v. 23, n. 5, p. 655-661, 2015.

DAVIDSON, D. W. Ecological studies of neotropical ant gardens. Ecology, v.69, n.4, p. 1138–1152, 1988.

DAVIDSON, D.W; EPSTEIN, W.W. Epiphytic associations with ants. In LTITTGE, U. (ed.). Vascular Plants as Epiphytes. New York: Springer-Verlag, 1989.

DAVIDSON, D. W.; SEIDEL, J. L.; EPSTEIN, W. W. Neotropical ant gardens II. Bioassays of seed compounds. Journal of chemical ecology, v. 16, n. 10, p. 2993-3013, 1990.

DAVIDSON, D. W. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. Biological Journal of the Linnean Society, v. 61, n. 2, p. 153-181, 1997.

DELABIE, J. H. C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. Neotropical Entomology, v. 30, n. 4, p. 501-516, 2001.

FIALA, B; LINSENMAIR, K. E. Distribution and abundance of plants with extrafloral nectaries in the woody flora of a lowland primary forest in Malaysia. Biodiversity and Conservation, v. 4, n. 2, p. 165-182, 1995.

FONSECA, C. R. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. Journal of Ecology, p. 833-842, 1994.

GARCÍA-GUZMÁN, G; DIRZO, R. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a Mexican rain forest: incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. American Journal of Botany, v. 88, n. 4, p. 634-645, 2001.

GONÇALVES, I. K. Diversidade e Distribuição Geográfica de Leguminosae Adans. Na Amazônia Meridional, Mato Grosso, Brasil. 2012. 62 f. Dissertação (Mestrado em Botânica). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

HEIL, M. Indirect defence via tritrophic interactions. New Phytologist, v. 178, n. 1, p. 41-61, 2008.

HEIL, M. Extrafloral nectar at the plant-insect interface: a spotlight on chemical ecology, phenotypic plasticity, and food webs. Annual review of entomology, v. 60, p. 213-232, 2015.

HÖLLDOBLER, B; WILSON, E. O. The ants. Harvard University Press, 1990, 733p.

KAUFMANN, E. et al. Ant-gardens on the giant bamboo Gigantochloa scortechinii (Poaceae) in West-Malaysia. Insectes Sociaux, v. 48, n. 2, p. 125-133, 2001.

KAUFMANN, E. Southeast Asian ant-gardens. 2002. 203 f. Tese de Doutorado (Doutorado em Ciência). Departamento de Biologia e Ciências da computação. Universidade Johann Wolfgang Goethe: Frankfurt.

KAUFMANN E; MASCHWITZ, U. Ant-gardens of tropical Asian rainforests. Naturwissenschaften, v. 93, n. 5, p. 216–227, 2006.

KLEINFELDT, S. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). Ecology, v. 59, n. 3, p. 449-456, 1978.

KLUTH, S; KRUESS, A; TSCHARNTKE, T. Insects as vectors of plant pathogens: mutualistic and antagonistic interactions. Oecologia, v. 133, n. 2, p. 193-199, 2002.

LEHNDAL, L; AGREN, J. Herbivory differentially affects plant fitness in three populations of the perennial herb *Lythrum salicaria* along a latitudinal gradient. PloS one, v. 10, n. 9, p. e0135939, 2015.

LEROY, C. et al. Ant species identity mediates reproductive traits and allocation in an ant-garden bromeliad. Annals of botany, v. 109, n. 1, p. 145-152, 2012.

LEROY, C. et al. Ants mediate foliar structure and nitrogen acquisition in a tank-bromeliad. New Phytologist, v. 183, n. 4, p. 1124-1133, 2009.

LONGINO, J. T. Ants provide substrate for epiphytes. Selbyana, v. 9, p. 100–103, 1986.

LONGINO, J. T. The Crematogaster (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. Zootaxa, v. 151, p. 1-150, 2003.

MADISON, M. Additional observations on ant-gardens in Amazonas. Selbyana, v. 5, n. 2, p. 107-115, 1979.

MARQUIS, R. J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. Science, v. 226, n. 4674, p. 537-539, 1984.

MASSUDA, K. F; TRIGO, J. R. Hiding in Plain Sight: Cuticular Compound Profile Matching Conceals a Larval Tortoise Beetle in its Host Chemical Cloud. Journal of chemical ecology, v. 40, n. 4, p. 341-354, 2014.

MORALES-LINARES, J. et al. Vascular epiphytes and host trees of ant-gardens in an anthropic landscape in southeastern Mexico. The Science of Nature, v. 103, n. 11-12, p. 96, 2016.

NASCIMENTO E. A; DEL CLARO K. Ant visitation to extrafloral nectarines decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. Flora, v. 205, n. 11, p. 754–756, 2010.

NIEDER, J. et al. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rainforest (Surumoni crane plot) of southern Venezuela. Biotropica, v. 32, n. 3, p. 385–396, 2000.

OKSANEN, J. et al. Vegan: community ecology package. R package vegan, vers. 2.4-1. 2016. Disponível em: https: //cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf. Acesso em 10 de out. 2016.

ORIVEL, J; ERRARD, C.; DEJEAN, A. Ant gardens: interspecific recognition in parabiotic ant species. Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 40, n. 2, p. 87-93, 1997.

ORIVEL, J; DEJEAN, A. Myrmecophily in Hesperiidae. The case of *Vettius tertianus* in ant gardens. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie, v. 323, n. 8, p. 705-715, 2000.

ORIVEL, J; LEROY, C. The diversity and ecology of ant gardens (Hymenoptera: Formicidae; Spermatophyta: Angiospermae). Myrmecological News, v. 14, p. 73-85, 2011.

PRIANTE-FILHO, N. et al. Comparison of the mass and energy exchange of a pasture and a mature transitional tropical forest of the southern Amazon Basin during a seasonal transition. Global Change Biology, v. 10, n. 5, p. 863-876, 2004.

PRICE, P.W. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. Oikos, v. 62, p. 244-251, 1991.

RAFAEL, J. A et. al Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia. Holos Editora, Ribeirão Preto: SP. 2012. 810p.

RIBEIRO, J. E. L. S. et al. Flora da Reserva Ducke, Guia de Identificação. Manaus: DFID & INPA, 2002.816p.

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

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: https://www.r-project.org/. Acesso em: 1 jul. 2016.

ROSUMECK, F. B. et al. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. Oecologia, v. 160, n. 3, p. 537-549, 2009.

SENDOYA, S. F.; FREITAS, ANDRÉ V. L; OLIVEIRA, P. S. Egg-laying butterflies distinguish predaceous ants by sight. The American Naturalist, v. 174, n. 1, p. 134-140, 2009.

SILVA, D. P; FERNANDES, J. A. M. New evidences supporting trophobiosis between populations of *Edessa rufomarginata* (Heteroptera: Pentatomidae) and Camponotus (Hymenoptera: Formicidae) ants. Revista Brasileira de Entomologia, v. 60, n. 2, p. 166-170, 2016.

STYRSKY, J. D.; EUBANKS, M. D. Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, v. 274, n. 1607, p. 151-164, 2007.

SWAIN, R. B. Trophic competition among parabiotic ants. Insectes Sociaux, v. 27, n. 4, p. 377-390, 1980.

VANTAUX, A. et al. Parasitism versus mutualism in the ant-garden parabiosis between Camponotus femoratus and Crematogaster levior. Insectes Sociaux, v. 54, n. 1, p. 95-99, 2007.

VASCONCELOS, H. L. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. Oecologia, v. 87, n. 2, p. 295-298, 1991.

VENABLES, W. N.; RIPLEY, B. D. Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. New York: Springer, 2002. 495p.

VICENTE, R. E.; DÁTTILO, W.; IZZO, T. J. Differential recruitment of *Camponotus femoratus* (Fabricius) ants in response to ant garden herbivory. Neotropical entomology, v. 43, n. 6, p. 519-525, 2014.

WEBER, N. A. Parabiosis in Neotropical" Ant Gardens". Ecology, v. 24, n. 3, p. 400-404, 1943.

YU, D. W. The structural role of epiphytes in ant gardens. Biotropica, v. 26, n. 2, p. 222-226, 1994.

ZHANG, S; ZHANG, Y; MA, K. The equal effectiveness of different defensive strategies. Scientific reports, v. 5, 2015.

ZUUR, A. F. et al. Mixed effects models and extensions in ecology with R. In: GAIL M, KRICKEBERG K, SAMET JM, TSIATIS A, WONG W (eds). New York: Spring Science and Business Media, 2009. 54p.

ANEXOS

Anexo 01. Lista com as clareiras selecionadas nos módulos de Cláudia, mostrando o hábitat, presença/ausência de jardins de formigas, coordenada geográficas, maior e menor área da clareira, área total, número de plantas e jardins de formigas.

Clareira	Habitat	Jardins de formigas	Latitude	Longitude	Maior área	Menor área	Área total	Número de plantas	Número de jardins de formigas
1	Clareira	Sem jardim	11°35'49.5"	055°15'56.8"	12.7	12.5	498.73	40	0
2	Clareira	Sem jardim	11°35'34.3"	055°16'17.9"	30.9	10.8	1048.41	43	0
3	Clareira	Com jardim	11°35'27.7"	055°16'25.7"	12.6	8.6	340.42	42	5
4	Clareira	Sem jardim	11°35'18.4"	055°16'42.3"	18.5	8.5	494.01	40	0
5	Clareira	Com jardim	11°35'15.8"	055°16'45.8"	13.3	10.9	455.44	45	5
6	Clareira	Com jardim	11°35'14.3"	055°16'47.7"	13.5	13.4	568.31	45	5
7	Clareira	Sem jardim	11°35'12.0"	055°16'51.3"	15.4	15.2	735.38	44	0
8	Clareira	Sem jardim	11°35'07.3"	055°16'57.6"	27.3	15.9	1363.67	41	0
9	Clareira	Com jardim	11°35'00.2"	055°17'08.2"	30	17.9	1687.04	41	2
10	Clareira	Sem jardim	11°36'07.5"	055°15'31.9"	28.5	16.9	1513.15	29	0
11	Clareira	Com jardim	11°36'04.4"	055°15'35.5"	13.2	10.5	435.42	20	5
12	Clareira	Com jardim	11°35'55.9"	055°15'47.4"	19.3	16.4	994.38	23	3
13	Clareira	Sem jardim	11°35'51.5"	055°16'49.8"	14.2	9.6	428.26	39	0
14	Clareira	Com jardim	11°35'45.0"	055°16'59.0"	12.6	11.7	463.13	39	3
15	Clareira	Sem jardim	11°35'27.3"	055°17'24.9"	14.2	13.4	597.78	40	0
16	Estrada abandonada	Com jardim	11°25'05.7"	055°19'36.7"	-	7.7	8500	40	25
17	Estrada abandonada	Sem jardim	11°25'02.4"	055°19'29.5"	-	7.9	8500	40	0
18	Estrada abandonada	Sem jardim	11°24'54.8"	055°19'23.9"	-	7.9	8500	40	0
19	Estrada abandonada	Com jardim	11°24'58.4"	055°19'24.3"	-	8.5	8500	40	35
20	Clareira	Sem jardim	11°25'54.4"	055°18'35.5"	19.1	15.3	918.07	40	0
21	Clareira	Com jardim	11°25'52.1"	055°18'39.5"	23	12.8	924.88	40	11
22	Clareira	Com jardim	11°25'43.3"	055°18'52.0"	40.2	27.9	3523.55	40	13
23	Clareira	Sem jardim	11°25'41.6"	055°18'54.5"	14.6	10.3	472.43	40	0
24	Clareira	Sem jardim	11°25'34.5"	055°19'05.1"	26.3	21.2	1751.63	41	0
25	Clareira	Com jardim	11°25'33.3"	055°19'06.8"	16.3	15.9	814.21	40	2
26	Clareira	Sem jardim	11°25'30.8"	055°19'10.2"	18.4	18.4	1063.62	40	0
27	Estrada abandonada	Sem jardim	11°25'25.6"	055°19'17.7"	9.7	-	8500	42	0
28	Clareira	Com jardim	11°25'24.5"	055°19'19.9"	21.6	8.6	583.58	42	2
29	Clareira	Com jardim	11°25'22.5"	055°19'22.6"	21.3	14.1	943.51	40	9
30	Clareira	Com jardim	11°25'21.5"	055°19'24.2"	17.3	7.7	418.49	40	8
31	Estrada abandonada	Com jardim	11°25'20.0"	055°19'26.4"	23.1	-	8500	40	2
32	Clareira	Sem jardim	11°25'18.7"	055°19'28.5"	17.6	13.8	763.03	40	0
33	Clareira	Sem jardim	11°25'15.9"	055°19'32.7"	22.2	14.9	1039.18	44	0

Anexo 02. Relação das espécies de plantas utilizadas para medir a herbivoria foliar neste estudo. A presença/ausência das espécies em clareiras sem e com jardins de formiga está representada respectivamente por 1 e 0.

Espécies	Clareiras sem jardins de formigas	Clareiras com jardins de formigas
Abarema sp1	1	1
Adenanthera cf. macrocarpa	1	0
Alchornea cf glandulosa	1	1
Alchornea triplinervia	1	0
Bauhinia sp1	1	0
Bauhinia sp2	0	1
Croton cf urucurana	1	1
Croton sp2	1	0
Dahlstedtia sp1	0	1
Dalbergia sp	1	0
Enterolobium sp	1	1
Fabaceae sp1	0	1
Garcinia sp1	1	1
Inga aff blanchetiana	1	1
Inga cf macrophylla	1	1
Inga cf thibaldiana	1	1
Inga cf vera	1	1
Licania cf. macrophylla	1	1
Licania cf. mucronata	1	0
Machaerium sp1	1	1
Machaerium sp2	1	0
Machaerium sp3	1	0
Machaerium sp4	0	1
Melastomataceae sp1	1	0
Microphilis cf guyanensis	1	1
NI sp01	0	1
NI sp03	1	0
NI sp04	0	1
NI sp05	0	1
NI sp06	1	0
NI sp07	0	1
NI sp08	1	0
NI sp09	1	0
NI sp10	0	1
NI sp11	1	0
NI sp12	1	0
NI sp13	0	1
NI sp14	1	0
NI sp15	0	1

Espécies	Clareiras sem jardins de formigas	Clareiras com jardins de formigas
NI sp16	0	1
NI sp17	0	1
NI sp18	1	0
NI sp19	0	1
NI sp20	1	0
NI sp21	1	0
NI sp22	1	0
NI sp23	1	0
NI sp24	1	0
NI sp25	1	1
NI sp26	0	1
NI sp27	1	1
NI sp28	1	0
Sebastiana sp1	1	1
Senna sp1	1	1
Senna sp2	0	1
Tachygali sp1	1	1
Tapura cf amazonica	0	1