

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia- INPA
Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais-PPGBTRN
Divisão do Curso de Entomologia- DCEN

**Assembléia de artrópodes associada a duas espécies de
plantas mirmecófitas amazônicas e suas formigas
especialistas**

Waldete Castro Lourenço

Manaus -Amazonas
Setembro, 2009

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia-INPA
Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais
Divisão de Curso de Entomologia

**Assembléia de artrópodes associada a duas espécies de
plantas mirmecófitas amazônicas e suas formigas
especialistas**

Mestranda: Waldete Castro Lourenço

Orientador: Dr. José Wellington Morais

Co-orientador: Dr. Thiago Junqueira Izzo

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia

Fontes Financiadoras: FAPEAM (Bolsa de mestrado) / Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (INPA-Instituto Smithsonian) / Universidade da Flórida

Manaus -Amazonas

Setembro /2009

L892

Lourenço, Waldete Castro

Assembléia de artrópodes associada a duas espécies de plantas mirmecófitas amazônicas e suas formigas especialistas / Waldete Castro Lourenço.--- Manaus : [s.n.], 2009.
xi, 55 f. : il.

Dissertação (mestrado)-- INPA/UFAM, Manaus, 2009

Orientador : José Wellington Moraes

Co-orientador : Thiago Junqueira Izzo

Área de concentração : Entomologia

1. Mutualismo 2. Eficácia defensiva 3. *Tococa bullifera* 4. *Maieta guianensis* 5. *Azteca* sp. 6. *Pheidole minutula* 7. *Crematogaster laevis*

CDD 19. ed. 595.796

SINOPSE

Verifiquei as diferenças na fauna de artrópodes associados a plantas mirmecófitas e não-mirmecófitas e se a espécie de formiga tem influência na estrutura da assembléia em mirmecófitas. Coletei os artrópodes presentes em duas espécies de plantas associadas a três espécies de formigas, para avaliar as diferenças na riqueza, abundância e composição de artrópodes entre essas plantas.

1. Mutualismo 2. Especialização 3. Eficácia defensiva 4. Guildas

Agradecimentos

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e a Coordenação de Pesquisas em Entomologia pela oportunidade.

À Fundação de apoio a Pesquisa do Estado do Amazonas pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais por toda a estrutura oferecida para a realização dessa pesquisa.

À Universidade da Flórida pelo financiamento do projeto.

Ao Dr. Emílio Bruna pelo reconhecimento e por ter confiado no meu trabalho.

Aos meus orientadores, Dr. José Wellington Moraes por toda a estrutura laboratorial e espaço oferecidos. Ao Dr. Thiago Izzo (que me apresentou ao incrível mundo das mirmecófitas) pela orientação e pela paciência durante quase cinco anos de convivência.

Aos avaliadores dessa dissertação: Dra. Ana Tourinho, Dra. Elizabeth Franklin, Dr. Emílio Bruna, Dr. Gustavo Romero e Dr. Rogério Rosa.

Ao Osmaildo da Silva pela fundamental ajuda no campo, tanto na coleta de artrópodes como nas longas caminhadas à procura das plantinhas. Todos os amigos que conheci durante todos os anos em que trabalhei na reserva do Km 41, lugar incrível que me deixará muitas saudades.

Agradeço à Tatiana Senra, Malu Fernandes, Veracilda Alves, Geovânia Freitas, Fernando Gouveia, Márcio Leitão, Walter Santos e Jorge Souza. Todos me ajudaram muito na confirmação dos morfotipos e na identificação das famílias dos insetos.

Agradeço à Regiane Saturnino por me iluminar o caminho na identificação das aranhas e ao Dr. Adalberto Santos pela atenção dada às minhas dúvidas e pela confirmação e identificação das espécies de aranhas.

À Viviane Oliveira (Vivizão) e Valéria Braule Pinto (Vavá) não só pela amizade, pelo carinho como pela ajuda com os programas estatísticos.

À Helena Aguiar, Amira Apaza, Suellen, Sejana Artiaga e Mariana Tolentino amiguinhas que sempre surgiam no momento do caos. Obrigadão pela paciência em aturar esta criatura que escreve.

Aos colegas de curso Camila Damasceno, Annellyse Figueiredo, Caroline Oliveira e Ricardo Scherer pela amizade, confidências e por todas as sugestões dadas durante o mestrado.

À Genimar Julião pelo apoio e pelo fornecimento de parte da literatura.

À Sarah Ann Boyle pela amizade (apesar da distância), apoio, reconhecimento e pela correção do abstract.

À toda a equipe do Laboratório de Biologia e Ecologia de invertebrados do solo: Cristian, Daniel, Ester, Jaílson, Tatyane, Valéria.

Ao meu grupo de capoeira (usada muitas vezes como válvula de escape contra o stress) e aos amigos que fiz: Aninha, Robertinha, Carlos, Amarelinho (Bruno Leão), Fabi e toda a galera que passou por lá.

À minha mãe, sempre perguntando de que forma poderia me ajudar a me ver angustiada com os problemas relacionados a esse trabalho, mesmo sem saber direito do que se tratava.

À minha querida sobrinha Sofia, pelos sorrisos que colocou no meu rosto ao me abraçar quando eu voltava pra casa depois de passar um dia inteiro em frente a um computador.

Tem muita gente ainda pra agradecer, mas terei que escrever um capítulo pra isso.

*Dedico ao meu falecido pai,
Walter Lourenço.*

Sumário

Resumo	xi
Abstract	xii
Introdução	1
Objetivo Geral	5
Objetivo Específico.....	5
Métodos	6
Local de estudo.....	6
Desenho Amostral.....	8
Coleta do Material.....	8
Análise dos dados.....	9
Resultados	11
Comunidade Geral.....	11
Guildas coletadas em plantas.....	15
Predadores (exceto aranhas).....	15
Predadores (aranhas).....	21
Herbívoros.....	29
Visitantes.....	35
Discussão	40
Conclusões	45
Referências	46

Lista de Figuras

Figura 1. Complexo de reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais e em destaque a área onde foi realizado o estudo (Reserva 1501- Km 41).....	7
Figura 2- Valores de abundância relativa de artrópodes (por folha) entre plantas mirmecófitas e não mirmecófitas.....	12
Figura 3. Rarefação de espécies de artrópodes coletados em folhas de plantas mirmecófitas e não mirmecófitas.....	13
Figura 4- Rarefação de espécies de artrópodes coletados em folhas de plantas mirmecófitas: <i>M. guianensis</i> associadas a <i>C. laevis</i> ou a <i>P. minutula</i> . <i>T.bullifera</i> associadas a <i>C. laevis</i> ou a <i>Azteca</i> sp. e plantas não mirmecófitas.....	14
Figura 5- Valores médios de riqueza e abundância relativa de artrópodes predadores (por folha) entre plantas mirmecófitas e não mirmecófitas.....	16
Figura 6- Rarefação de artrópodes predadores coletados em folhas de plantas de mirmecófitas e não mirmecófitas.....	17
Figura 7- Rarefação de artrópodes predadores (exceto aranhas) coletados em folhas de plantas mirmecófitas: <i>guianensis</i> associadas a <i>C. laevis</i> ou a <i>P. minutula</i> . <i>T.bullifera</i> associadas a <i>C. laevis</i> ou a <i>Azteca</i> sp. e plantas não mirmecófitas.....	18
Figura 8. Valores médios de riqueza (a) e abundância (b) relativa de aranhas (por folha) entre plantas mirmecófitas e não mirmecófitas.....	23
Figura 9. Valores médios de riqueza e abundância relativa de aranhas coletados nas folhas de <i>Maieta guianensis</i>	24
Figura 10. Rarefação de espécies de artrópodes predadores coletados em folhas de plantas de mirmecófitas e não mirmecófitas.....	25
Figura 11. Rarefação de espécies de aranhas coletados em folhas de plantas mirmecófitas: <i>M. guianensis</i> associadas a <i>C. laevis</i> ou a <i>P. minutula</i> . <i>T.bullifera</i> associadas a <i>C. laevis</i> ou a <i>Azteca</i> sp. e plantas não mirmecófitas	26
Figura 12. Valores médios de riqueza e abundância relativa de artrópodes herbívoros coletados nas folhas <i>Tococa bullifera</i> em função da espécie de formiga presente.....	30
Figura 13. Rarefação de espécies de artrópodes herbívoros coletados em folhas de plantas de mirmecófitas e não mirmecófitas.....	31
Figura 14. Rarefação de artrópodes herbívoros coletados em folhas de plantas mirmecófitas: <i>M. guianensis</i> associadas a <i>C. laevis</i> ou a <i>P. minutula</i> . <i>T.bullifera</i> associadas a <i>C. laevis</i> ou a <i>Azteca</i> sp. e plantas não mirmecófitas	32
Figura 15. Rarefação de espécies de artrópodes visitantes coletados em folhas de plantas de mirmecófitas e não mirmecófitas.....	36
Figura 16. Rarefação de artrópodes visitantes coletados em folhas de plantas mirmecófitas: <i>M. guianensis</i> associadas a <i>C. laevis</i> ou a <i>P. minutula</i> . <i>T.bullifera</i> associadas a <i>C. laevis</i> ou a <i>Azteca</i> sp. e plantas não mirmecófitas	37

Lista de Tabelas

Tabela 1	Número de morfoespécies de artrópodes predadores coletados em mirmecófitas.....	19
Tabela 2	Número de morfoespécies de artrópodes predadores coletados em não- mirmecófitas.....	20
Tabela 3	Número de morfoespécies de aranhas coletados em mirmecófitas.....	27
Tabela 4	Número de morfoespécies de aranhas coletados em não - mirmecófitas.....	28
Tabela 5	Número de morfoespécies de artrópodes herbívoros coletados em mirmecófitas.....	33
Tabela 6	Número de morfoespécies artrópodes herbívoros coletados em não-mirmecófitas.....	34
Tabela 7	Número de morfoespécies artrópodes visitantes coletados em mirmecófitas.....	38
Tabela 8	Número de morfoespécies artrópodes visitantes coletados em não- mirmecófitas.....	39

Resumo

Plantas mirmecófitas são plantas que possuem estruturas ocas – domáceas – que permitem a nidificação de formigas. Estas formigas protegem a planta contra herbívoros, mas é consenso que a qualidade da proteção varia em função da espécie de formiga associada. Porém, alguns artrópodes desenvolveram maneiras de utilizar estas plantas ou as colônias de formigas em seu interior. *Crematogaster laevis* (Formicidae: Myrmicinae) é uma espécie generalista que pode ocupar *Maieta guianensis* e *Tococa bullifera* (ambas da família Melastomataceae). Estas duas espécies de planta podem ser encontradas associadas a seus parceiros específicos, *Pheidole minutula* (Formicidae: Myrmicinae) e *Azteca* sp. (Formicidae: Dolichodorinae), respectivamente. Neste sistema, comparamos o efeito das formigas residentes sobre a riqueza e abundância de artrópodes entre plantas mirmecófitas e não mirmecófitas. Adicionalmente, em ambas as espécies de planta, determinei se espécies de formigas especializadas são mais efetivas que a espécie de formiga generalista, influenciando negativamente riqueza e abundância de artrópodes presentes nestas mirmecófitas. Os resultados indicam que a presença e identidade das formigas associadas influenciam a estrutura da comunidade de artrópodes. Isso parece ocorrer em função da pressão imposta pela formiga presente em mirmecófitas, excluindo muitas espécies, mas permitindo a colonização de outros. Nestes casos específicos há uma maior abundância de algumas espécies de artrópodes, que ocorrem exclusivamente nas plantas mirmecófitas. Existe ainda um padrão seletivo da fauna de artrópodes associado a essas plantas em função da identidade da formiga associada. Isso demonstra que diferenças na eficácia defensiva da formiga são importantes na determinação e na caracterização dos grupos de artrópodes aptos a colonizar mirmecófitas. Diferentes plantas com diferentes formigas, terão faunas de artrópodes características. Esses artrópodes são altamente especializados e suas associações com mirmecófitas os tornam altamente dependentes deste sistema.

Abstract

Myrmecophytes are plants that have hollow structures—domatia—that permit ants to nest inside. These ants protect the plants against herbivores, but the effectiveness of such defense varies among the associated ant species. However, some arthropods have developed associations with myrmecophytes in order to take advantage of the ants' defensive behavior. *Crematogaster laevis* (Formicidae: Myrmicinae) is a generalist ant species that can inhabit *Maieta guianensis* e *Tococa bullifera* (both Melastomataceae). These two plant species can be found associated with two specific ant partners: *Pheidole minutula* (Formicidae: Myrmicinae) in *M. guianensis* and *Azteca* sp. (Formicidae: Dolichodorinae) in *T. bullifera*. In this study, we compared the effects of ant presence on arthropod richness and abundance between myrmecophyte and non-myrmecophyte plants. In addition, we investigated whether in myrmecophytes the obligate ant species were more effective in defense than the generalist ant species, and if the ants negatively influenced arthropod richness and abundance in these plants. We showed that both the presence and the identity of the associated ants influenced the structure of the arthropod assemblage. It is likely that this result was a function of the pressure imposed by the ants; the ants that colonize myrmecophytes exclude many arthropod species but allow some arthropod species to colonize the plant. In these specific cases there was a greater abundance of some arthropod species that live exclusively in myrmecophytes, indicating that there is a selective model where arthropods associated with these plants are a function of the associated ant species. Our results demonstrate that differences in the efficacy of ant defense are important in determining and characterizing the arthropods that are able to colonize myrmecophytes. Different plants with different ants host specific arthropod fauna. These arthropods are highly specialized and they are strongly dependent of the presence and the stability of these ant-plant systems.

1. INTRODUÇÃO

Em ambientes com grande diversidade de espécies de artrópodes, principalmente de herbívoros, associações com formigas podem ser extremamente vantajosas. Isso se dá porque, de maneira geral, formigas defendem áreas próximas ao ninho e ao recurso alimentar (Hölldobler & Wilson, 1990). As formigas representam um grupo extremamente importante de predadores de outros artrópodes e mesmo pequenos vertebrados (Hölldobler & Wilson, 1990). Uma característica ecológica das formigas é sua extraordinária abundância, e serem dominantes sobre a fauna da copa de árvores em florestas tropicais (Floren *et al.*, 2002, Davidson *et al.*, 2003). Desta forma, e provavelmente em função destas características, em regiões tropicais, diversas espécies vegetais desenvolveram associações temporárias ou permanentes com formigas (Benson, 1985; Davidson & Mckey, 1993; Bronstein, 1998; Bronstein *et al.*, 2006).

Geralmente as associações de plantas e formigas são pouco especializadas, porém, particularmente na Amazônia, plantas mirmecófitas desenvolveram associações extremamente específicas com formigas (Benson, 1985; Guimarães *et al.*, 2007). As mirmecófitas são plantas que possuem estruturas modificadas, chamadas domáceas, que permitem a nidificação de colônias de formigas (Benson, 1985). Estas domáceas podem ser troncos ou ramos ocos, ou podem lembrar pequenas bolsas formadas na base das folhas (Fonseca, 1999). Em áreas tropicais, essas plantas estão distribuídas aproximadamente em 141 gêneros e 47 famílias de plantas (Davidson & McKey, 1993). No entanto, o número de espécies de formigas associadas a essas plantas ainda é desconhecido (Fonseca, 1999).

A associação entre mirmecófitas e formigas que nela residem é considerada uma interação mutualística, podendo ser facultativa ou obrigatória, generalizada ou altamente especializada (Bronstein *et al.*, 2006). Nesta associação, a planta hospedeira oferece abrigo e, geralmente, alimento para a colônia (Vasconcelos, 1991). O alimento oferecido pode ser na forma de néctar extrafloral ou corpúsculos alimentícios, como também podem ser fornecidos indiretamente, por homópteros que secretam substância açucarada. Os homópteros são cultivados no interior das domáceas pelas formigas residentes (Benson, 1985; Davidson & McKey, 1993; Bronstein *et al.*, 2006). Em troca desses benefícios, a formiga defende a planta

contra herbívoros (Janzen, 1966; Davidson *et al.*, 1988; Davidson & McKey, 1993) que também podem ser consumidos pela colônia (Romero & Izzo, 2004). As taxas de herbivoria em plantas mirmecófitas são reduzidas de maneira efetiva pela formiga ocupante (Janzen, 1966; Vasconcelos, 1991; Fonseca, 1994; Izzo & Vasconcelos, 2002; Michelangelli, 2003).

Mesmo defendendo a planta contra herbívoros e também agindo em outros artrópodes, as formigas podem não ser eficientes contra todas as espécies de artrópodes especializadas que fazem uso da planta hospedeira (Izzo & Vasconcelos 2005). Algumas de espécies de herbívoros, por exemplo, parecem apresentar defesas químicas e/ou comportamentais que os tornam menos susceptíveis a formigas (Vasconcelos, 1991; Yu, 2001). O besouro *Trachysomus* sp. (Coleoptera: Cerambycidae) utiliza troncos de *Cordia nodosa* somente quando ocupadas pela espécie de formiga *Allomerus* sp. para o desenvolvimento de suas larvas (Yu & Pierce, 1998; Yu, 2001; Frederickson, 2005). Em outro exemplo, Cecidomiídeos galhadores associados à *Hirtella myrmecophila* modificam a alocação de compostos químicos nas folhas da planta hospedeira de forma extremamente localizada, de modo que a galha se torna “invisível” quimicamente à planta (Izzo *et al.*, 2006). Esta modificação é restrita a região da galha, de modo que a folha é defendida pelas formigas hospedeiras (Izzo *et al.*, 2006).

Além de herbívoros, as relações das formigas com outros artrópodes associados a plantas mirmecófitas podem ser indiretamente prejudiciais ou benéficas para a planta hospedeira também, por alterar o comportamento da formiga que evitam forragear em áreas onde o predador está presente (Gastreich, 1999). Plantas com nectários extraflorais atraem não somente formigas como também outros artrópodes que exploram esses recursos. Estes podem ter diversos efeitos tanto nas formigas quanto nas plantas (Heil & McKey, 2003). Dípteros e aranhas, atraídos por esses nectários extraflorais excluem outros artrópodes, incluindo as formigas, na planta mirmecófita, diminuindo a sua eficácia defensiva (Heil *et al.*, 2004). Algumas aranhas podem inclusive preda a formiga ocupante (Gastreich, 1999; Izzo & Vasconcelos, 2005). Neste caso, há uma modificação no padrão de distribuição de formigas na planta, pois estas evitam forragear em folhas onde esta aranha está presente, culminando em uma modificação entre as relações da cadeia trófica existente (Gastreich, 1999). Nem todas as aranhas presentes em mirmecófitas são

mirmecófagas, assim estas podem até mesmo representar uma defesa adicional para a planta (Fowler & Venticinque, 1996). Porém, há outros grupos documentados na literatura como predadores especializados de formigas, como os Coleópteros *Tarsobaenus letourneau* (Cleridae) que ocorrem em diversas mirmecófitas do gênero *Piper* (Piperaceae) (Letourneau, 1990). A larva de *T. letourneau* é especialista em nidificar no pecíolo destas plantas, consumindo os corpúsculos alimentícios produzidos pela mirmecófitas, assim como a formiga ocupante (Letourneau, 1990).

Espécies de plantas mirmecófitas são associadas a uma ou a poucas espécies de formigas (Fonseca & Ganade 1996). Porém, o comportamento e as necessidades energéticas variam extremamente entre as espécies de formiga (Holldobler & Wilson, 1990). Consequentemente, em uma mesma espécie de planta mirmecófitas, a eficácia defensiva da formiga é extremamente importante para a qualidade da defesa obtida pela planta (Davidson & McKey, 1993; Itioka et al., 2000; Frederickson, 2005). *Pseudomyrmex nigropilosa* (Formicidae: Pseudomyrmicinae) associada a *Acacia* sp. (Fabaceae) é uma parasita do sistema, pois embora consuma corpúsculos alimentícios fornecidos pela planta, não defende a planta hospedeira (Janzen, 1975). Também *Catalacus mckeyi* (Formicidae: Myrmicinae) raramente protege a mirmecófitas *Leonardoxa africana* (Leguminosae) ao contrário da formiga mutualista *Petalomyrmex philax* (Formicidae: Formicinae) (Gaume & McKey, 1999).

A associação entre formigas e plantas pode ser extremamente especializada, mas isso não quer dizer que a relação seja espécie-específica. Logo, mais de uma espécie de formiga utiliza uma dada espécie de planta. Isto pode significar que, espécies diferentes de artrópodes associados podem ser afetados pela presença de uma espécie de formiga, mas não pela presença de outra (Vasconcelos, 1991; Yu & Pierce, 1998). Por exemplo, o besouro *Trachysomus* sp. (Coleoptera: Cerambycidae) só ataca troncos de *Cordia nodosa* ocupados por *Allomerus* sp. e não ataca plantas ocupadas por *Azteca* spp. porque esta espécie de formiga forrageia em locais onde a sua larva se desenvolve (Yu & Pierce, 1998; Yu, 2001). Porém, estudos com associações formiga-planta geralmente se restringem a estes dois parceiros. Os exemplos sobre os artrópodes associados a plantas mirmecófitas-colônias de formigas apresentados na literatura são basicamente observações rápidas e pouco conclusivas dentro de outros trabalhos maiores onde o foco da pesquisa foi a relação entre planta e formiga. A diversidade de interações possíveis, indo de herbívoros à

saprófagos e decompositores, faz com que estes sistemas possam ser muito mais complexos. Isso faz com que uma planta mirmecófita possa ser estudada como um pequeno sistema (Letourneau, 1990; Dyer & Letourneau, 1999).

Neste trabalho concentramos nossas investigações da fauna de artrópodes associados à mirmecófitas em três espécies de formigas associadas duas espécies de plantas: *Maieta guianensis* Aublet. e *Tococa bullifera* De Candolle. Essas plantas são arbustivas e pertencem à família Melastomataceae e suas domáceas assemelham-se a pequenas bolsas na base das folhas. *M. guianensis* tem uma relação especializada com colônias de formigas da espécie *Pheidole minutula* Mayr (Formicidae: Myrmicinae), *T. bullifera* possui associação específica com uma espécie do gênero *Azteca* (Formicidae: Dolichodorinae), ainda não descrita (Vasconcelos & Davidson, 2000). Porém, em ambas as espécies de plantas, uma formiga generalista, *Crematogaster laevis* Mayr (Formicidae: Myrmicinae), também pode ser encontrada.

Tanto em *M. guianensis* quanto em *T. bullifera*, a formiga *C. laevis* defende a planta hospedeira, mas não de maneira tão eficaz quanto às formigas especialistas (Vasconcelos & Davidson, 2000; Lapola *et al.*, 2003; Bruna *et al.*, 2004). Em parte, essa diferença pode ser explicada pelas diferenças comportamentais entre as espécies de formiga associadas (Bruna *et al.* 2004), como respostas diferenciadas a certos estímulos físicos e químicos (Lapola *et al.*, 2003; Bruna *et al.*, 2004). Observações preliminares (Izzo, 2005) mostram que existem alguns grupos de artrópodes nidificando também nessas mirmecófitas. Esses grupos desenvolveram uma maneira de ignorar a defesa oferecida pela formiga. O estudo do grau de especialização nestes sistemas também tem extrema importância para o entendimento do funcionamento e para a conservação destes em frente a modificações ambientais causadas por ação antrópica (Izzo, 2005).

2. OBJETIVO GERAL

Investigar as diferenças entre assembléias de artrópodes associadas às plantas mirmecófitas e verificar as variações desta assembléia em relação à espécie de planta mirmecófitas ou a espécie de formiga ocupante.

2.1 Objetivos específicos

(1) Investigar as diferenças na riqueza e abundância de artrópodes associados a plantas mirmecófitas e não mirmecófitas.

(2) Verificar a variação da riqueza e abundância de artrópodes em relação à mesma espécie formiga ocupante em mirmecófitas.

(3) Investigar se tais diferenças variam mais em função da espécie de formiga associada.

3. MÉTODOS

3.1 Local de Estudo

O estudo foi realizado na Reserva nº 1501 (Reserva do km 41), uma área de mata contínua, parte de um complexo de outras reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) que possui colaboração com o INPA e Instituto Smithsonian (Figura 1). Está situada a aproximadamente 74 km ao Norte de Manaus (2°25'S, 59°48'W), dentro do Distrito Agropecuário da SUFRAMA (Lovejoy & Bierregaard, 1990). Ao todo ocupam cerca de 500.000 ha de florestas perturbadas e não perturbadas. A reserva do Km 41 tem aproximadamente 1.000 ha de floresta tropical de terra firme inserida em uma área maior de floresta contínua (Fonseca, 1999). Dentre esses, cerca de 800 ha são marcados por um sistema de trilhas organizadas em grades com 100 m de distância entre si. Os solos nesses locais são ácidos, pobres em nutrientes e com pouca retenção de água (Fearnside & Leal Filho, 2002). O dossel varia entre 30 a 40 metros com algumas árvores emergentes alcançando 50 m. As espécies de plantas mirmecófitas estudadas são comuns neste local (Fonseca & Ganade, 1996), sendo assim, de fácil localização no campo. A espécie *M. guianensis* é a mais comum, encontrada normalmente em regiões de baixio ou às margens de igarapés (Vasconcelos & Davidson, 2000). Enquanto que plantas de *T. bullifera* são mais abundantes em ambientes no interior da floresta ligeiramente distantes de baixios (Vasconcelos & Davidson, 2000).

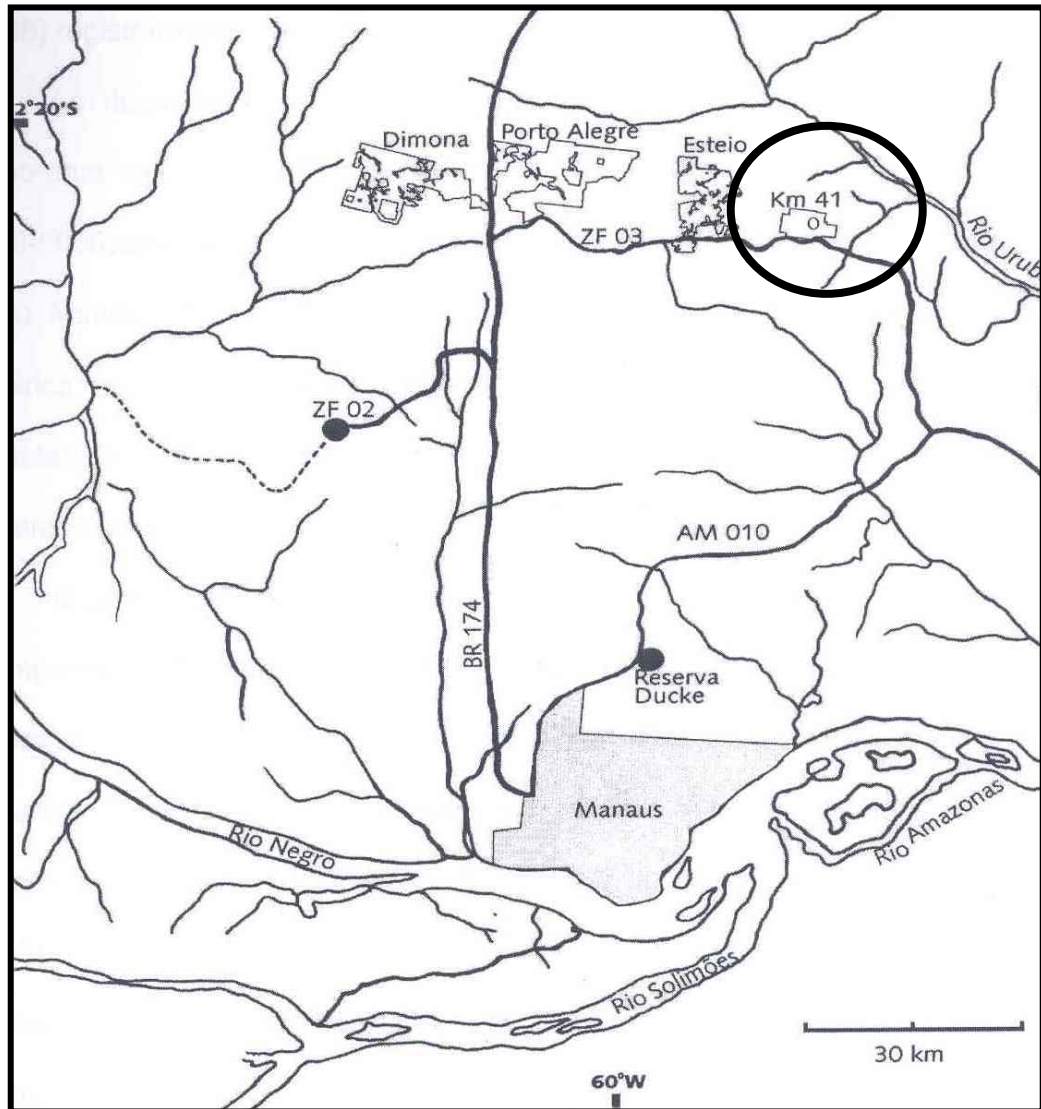


Figura 1. Complexo de reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais e em destaque a área onde foi realizado o estudo (Reserva 1501- Km 41).

3.2. Desenho Amostral

Para a comparação da assembléia de artrópodes entre plantas mirmecófitas e não mirmecófitas foram selecionados 40 indivíduos de *M. guianensis* e 40 de *T. bullifera*. Selecionamos as plantas somente quando em um raio de cinco metros havia duas plantas não mirmecófitas com o número de folhas, altura e número de ramos similares à planta-alvo, assumindo aproximadamente 10% de diferença nestes fatores. Características ambientais locais como luminosidade, disponibilidade de nutrientes no solo têm influencia nas características físicas e químicas das plantas, assim como na resposta fisiológicas dos insetos (Strong *et al.*, 1984; Bernays & Chapman, 1994). Assim, foi criado um bloco formado por três plantas próximas para que dividissem as mesmas condições ambientais locais e desta forma se retirar o efeito do ambiente local. Necessariamente uma das plantas próximas a planta alvo devia pertencer à família Melastomataceae, visto que as mirmecófitas deste estudo também pertencem a estas famílias. A distância entre cada um destes grupos de plantas foi de 100 m em média. Dentre os 40 indivíduos de *M. guianensis* selecionados, 20 foram colonizados pela formiga *C. laevis* e 20 colonizados por *P. minutula*. Também foram selecionados 40 indivíduos de *T. bullifera*, dentre estes 20 colonizados pela espécie de formiga especialista *Azteca* sp. e 20 colonizadas por *C. laevis*. No total, coletei artrópodes em 80 plantas mirmecófitas e 160 não mirmecófitas.

3.3 Coleta do Material

Em cada planta selecionada, foram coletados todos os artrópodes encontrados. Para isso, antes da coleta foi colocado um lençol branco de 1,8 m², sob planta-alvo, tamanho suficiente para cobrir o diâmetro médio da folhagem. O solo foi forrado ao redor da mesma com cuidado para causar o mínimo de perturbação à planta. Em seguida, os artrópodes foram coletados manualmente nos ramos da planta com auxílio de pinças e pincéis durante aproximadamente 15 minutos. Todos os artrópodes que se desprenderam da planta, dada a perturbação, foram coletados sobre o lençol. Ao término deste prazo, cada planta

foi vigorosamente agitada para que algum espécime remanescente caísse no lençol e assim pudesse ser capturado.

O material coletado de cada planta foi armazenado em frascos com álcool 90% e levado ao laboratório para triagem sob estereomicroscópio. Os animais foram separados e identificados em nível de ordem, família, morfoespécie e alguns grupos até espécie. Para a identificação dos animais em nível de ordem e família foram utilizadas chaves de identificação de Borror & DeLong (1969), que posteriormente foram confirmadas com especialistas em cada grupo taxonômico. Os espécimes de Araneae, que são extremamente abundantes em mirmecófitas, foram identificados pelo Dr. Adalberto dos Santos (UFMG).

3.4 Análises dos dados

Os espécimes coletados foram divididos em guildas: predadores, herbívoros e visitantes (grupos sem nenhuma relação específica com a planta ou com a colônia). A divisão das guildas foi baseada na classificação de Moran & Southwood (1982). Dentre os predadores, as aranhas adultas foram analisadas separadamente, dada a sua grande abundância. Os imaturos foram excluídos das análises de riqueza, devido identificação ser em grande parte baseada em análise da genitália, porém foram mantidos na análise de abundância.

Foram comparadas a riqueza (número de espécies) e a abundância (número de indivíduos) entre plantas mirmecófitas e não mirmecófitas. Como tamanho da planta pode influir muito sobre a estrutura da assembléia de artrópodes associados à vegetação (Strong *et al.*, 1984), foi utilizada a abundância relativa dos artrópodes para a realização destas análises. Para isso, foi dividido o número de artrópodes pelo número de folhas encontradas em cada planta, por considerar esta uma boa medida de estrutura da planta (Strong *et al.* 1984). Posteriormente, foram feitos modelos de ANOVA (Análise de Variância) entre os grupos de plantas (plantas mirmecófitas e plantas não mirmecófitas). O teste foi repetido para a comparação da abundância e riqueza relativa de guildas de artrópodes encontrados nos ramos de cada espécie mirmecófita (*M. guianensis* ou *T. bullifera*). Também foi comparada a riqueza e abundância relativa dessas guildas entre as espécies de formigas associadas à mesma planta. As análises foram feitas utilizando o program Systat 10 (Wilkinson, 1990).

Para comparação da riqueza, foram feitas curvas de rarefação para comparar a riqueza total de artrópodes entre cada grupo de plantas estudadas (mirmecófitas e não mirmecófitas). Curva de rarefação registra o número total de espécies observado para amostras de tamanhos diferentes (Magurran, 2004). Permite também a análise do número de espécies observado se o esforço amostral fosse igualado. Essa técnica registra o número de espécies à medida que se aumenta o número de unidades amostrais (Gotelli & Colwell, 2001; Colwell *et al.*, 2004). Neste caso, as coletas foram feitas de forma que todos os tamanhos amostrais se repetiram entre os tipos de plantas comparados. O processo foi repetido para analisar a riqueza de espécies em cada grupo trófico entre cada grupo de planta. Para todas as análises foram utilizados dados de presença e ausência em cada planta, considerando as plantas como amostras. No programa EstimateS 8.0 (Colwell, 2006), foi usado o número de espécies observado (S_{obs}) para a realização das curvas de rarefação. O esforço amostral foi igualado em todos os gráficos para melhor visualização dos dados.

4. RESULTADOS

4.1 Comunidade Geral

Não houve diferença nos valores de riqueza relativa de artrópodes encontrados em plantas mirmecófitas e não mirmecófitas ($R = 0,44$; $F_{1,82} = 0,56$; $P = 0,45$). Entretanto, a abundância relativa de artrópodes foi maior em plantas mirmecófitas ($R = 0,43$; $F_{1,82} = 22,148$; $P < 0,001$; Figura 2).

A riqueza relativa de artrópodes encontrados em *M. guianensis* colonizadas por formigas diferentes foi igual ($R = 0,038$; $F_{1,39} = 1,54$; $P = 0,22$) assim como abundância relativa ($R = 0,015$; $F_{1,39} = 0,59$; $P = 0,44$). Também para *Tococa bullifera* não houve diferença entre riqueza ($R = 0,019$; $F_{1,38} = 0,73$; $P = 0,39$) e abundância de artrópodes quando comparadas entre as duas espécies de formigas ($R = 0,010$; $F_{1,38} = 0,38$; $P = 0,53$).

A acumulação de espécies mostra que a riqueza geral de artrópodes foi maior em plantas não mirmecófitas (Figura 3). Igualando o esforço amostral para 80 plantas, que corresponde ao número mínimo de plantas mirmecófitas amostradas, observamos que plantas não mirmecófitas tiveram 200 morfoespécies de artrópodes coletadas. Um total de 116 morfoespécies foi registrado em mirmecófitas. As plantas da família Melastomataceae tiveram maior riqueza de artrópodes. Dentre as mirmecófitas o maior número de artrópodes foi registrado nas plantas mirmecófitas que estiveram associadas à formiga *C. laevis*. Plantas mirmecófitas colonizadas pela espécie de formiga especialista registraram os menores valores de acumulação de artrópodes (Figura 4). Mesmo com este alto número de morfoespécies, não foi possível chegar a assíntota.

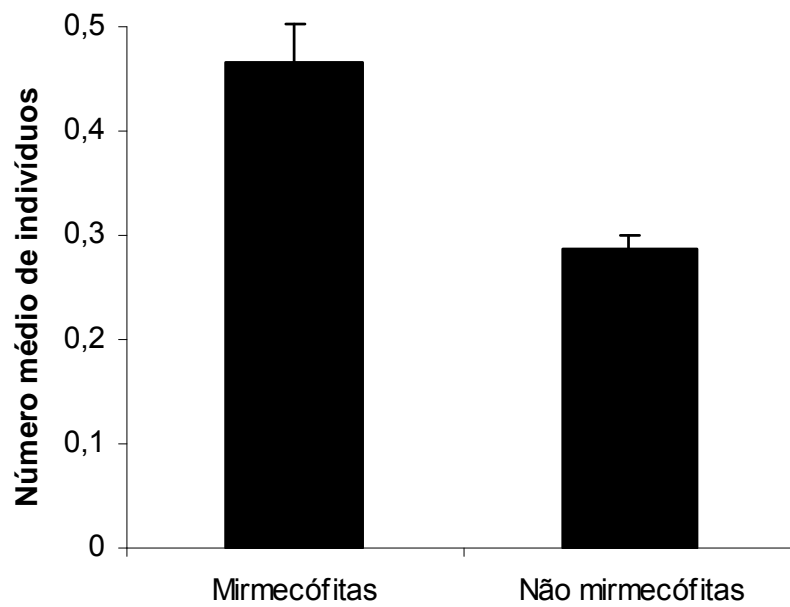


Figura 2- Valores de abundância relativa de artrópodes (por folha) entre plantas mirmecófitas e não mirmecófitas. As linhas representam o erro padrão da média.

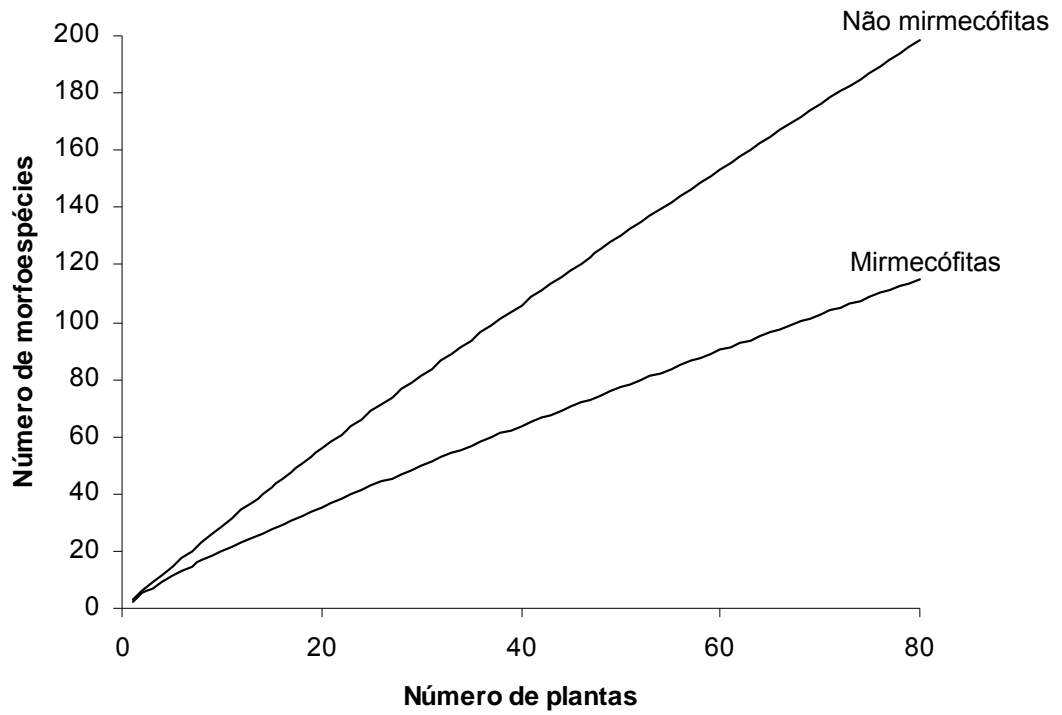


Figura 3. Rarefação de espécies de artrópodes coletados em folhas de plantas mirecófitas e não mirecófitas igualando o número de amostras para 80 plantas.

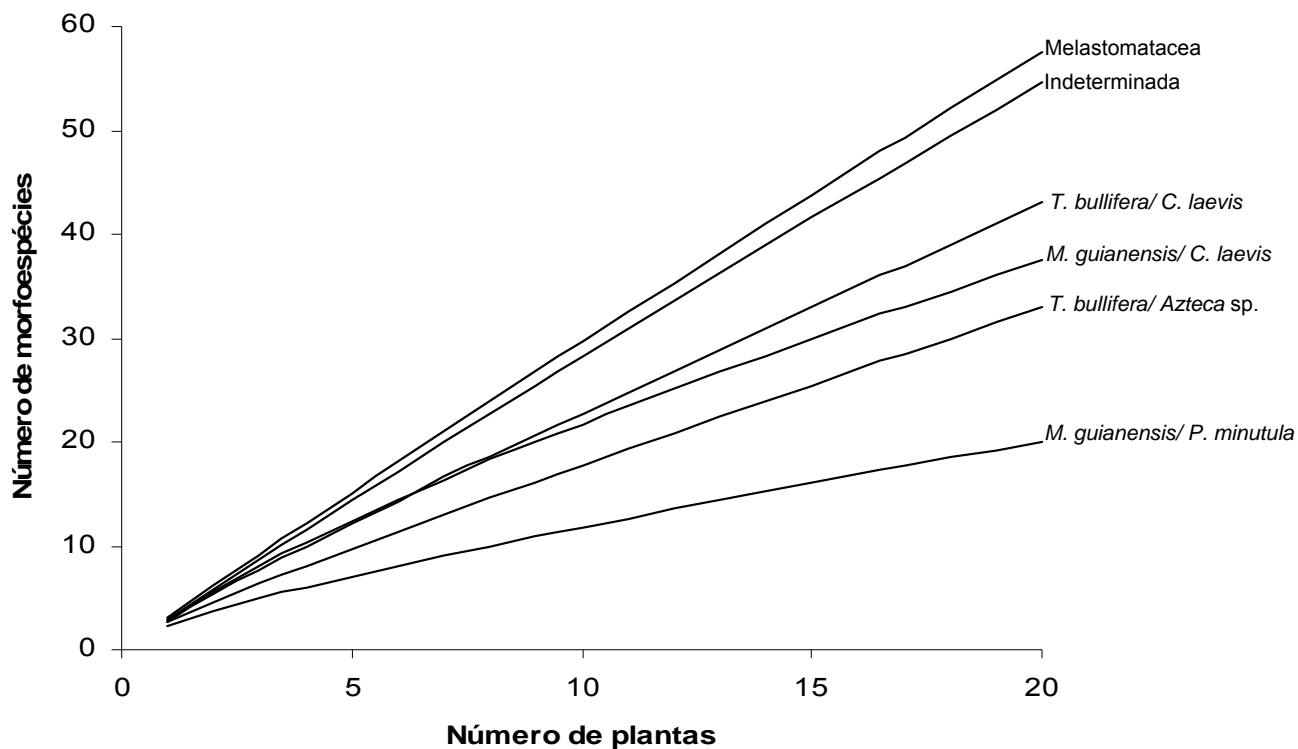


Figura 4- Rarefação de espécies de artrópodes coletados em folhas de plantas mirmecófitas: *M. guianensis* associadas a *C. laevis* ou a *P. minutula*. *T. bullifera* associadas a *C. laevis* ou a *Azteca sp.* e plantas não mirmecófitas de espécies indeterminadas ou da família Melastomatacea. Estas últimas duas plantas não possuem associações específicas com formigas. O esforço amostral foi igualado para 20 plantas.

4.2. Guildas de artrópodes coletados em plantas

4.2.1. Predadores (exceto aranhas)

A riqueza relativa de artrópodes predadores (excluindo-se aranhas) coletados nos ramos foi maior em plantas não mirmecófitas do que em plantas mirmecófitas ($R= 0,36$; $F_{1, 82}= 8,38$; $P= 0,004$; Figura 5a). A abundância relativa de artrópodes também foi maior em plantas não mirmecófitas ($R= 0,44$; $F_{1,82}= 8,77$; $P= 0,004$; Figura 5b). Porém, em *M. guianensis*, quando analisado o efeito da espécie de formiga sobre a comunidade de artrópodes predadores, não houve diferença entre o número relativo de morfoespécies ($R= 0,06$, $F_{1,39}= 2,64$; $P=0,11$) ou abundância relativa ($R= 0,45$; $F_{1,39}= 1,83$; $P= 0,18$) entre plantas colonizadas pelas formigas generalista (*C. laevis*) ou pela formiga especialista (*P. minutula*). Embora plantas com *C. laevis* em *T. bullifera* tenham tido os maiores valores de riqueza relativa, a diferença não foi significativa ($R= 0,06$; $F_{1,38}= 2,43$; $P= 0,12$). Também a abundância relativa não diferiu para plantas colonizadas pela espécie de formiga especialista *Azteca* sp. ou pela generalista *C. laevis* ($R= 0,01$; $F_{1,38}= 0,62$; $P= 0,43$).

O número de espécies de artrópodes predadores coletados (sem a presença de aranhas) foi maior em plantas não mirmecófitas (Figura 6). Analisando o número de espécies coletadas em cada subgrupo de plantas e igualando o esforço amostral para 20 plantas, correspondente ao menor número de plantas amostrado, foi verificado que *T. bullifera* associada a *C. laevis* possuiu o maior número de predadores dentre as mirmecófitas (Figura 7).

Os predadores coletados em mirmecófitas corresponderam a três ordens (Coleoptera, Hemiptera e Hymenoptera) e seis famílias de insetos (Tabela 1). Um único representante da ordem Hemiptera foi encontrado. Trata-se da espécie *Jalysus osseseae* Henry (Berytidae), especializada em nidificar na mirmecófita *M. guianensis*. Em plantas não mirmecófitas foram coletadas duas ordens e cinco famílias (Tabela 2). Ao todo, os predadores coletados foram formados em sua maioria por morfoespécies pertencentes à família Formicidae.

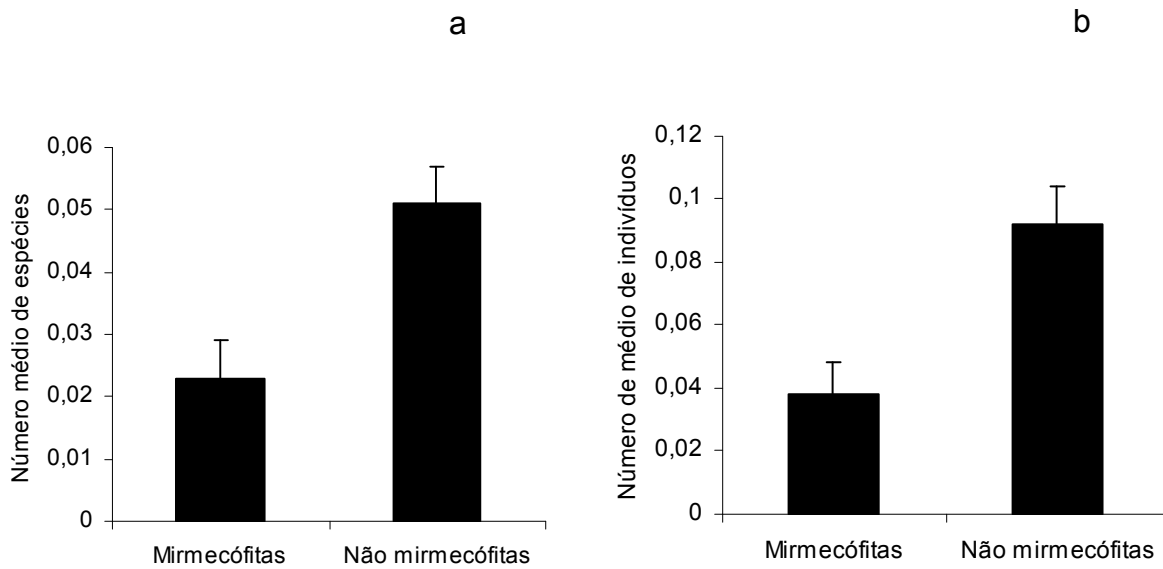


Figura 5- Valores médios de riqueza (a) e abundância (b) relativa de artrópodes predadores (por folha) entre plantas mirmeocófitas e não mirmeocófitas. As linhas representam o erro padrão da média.

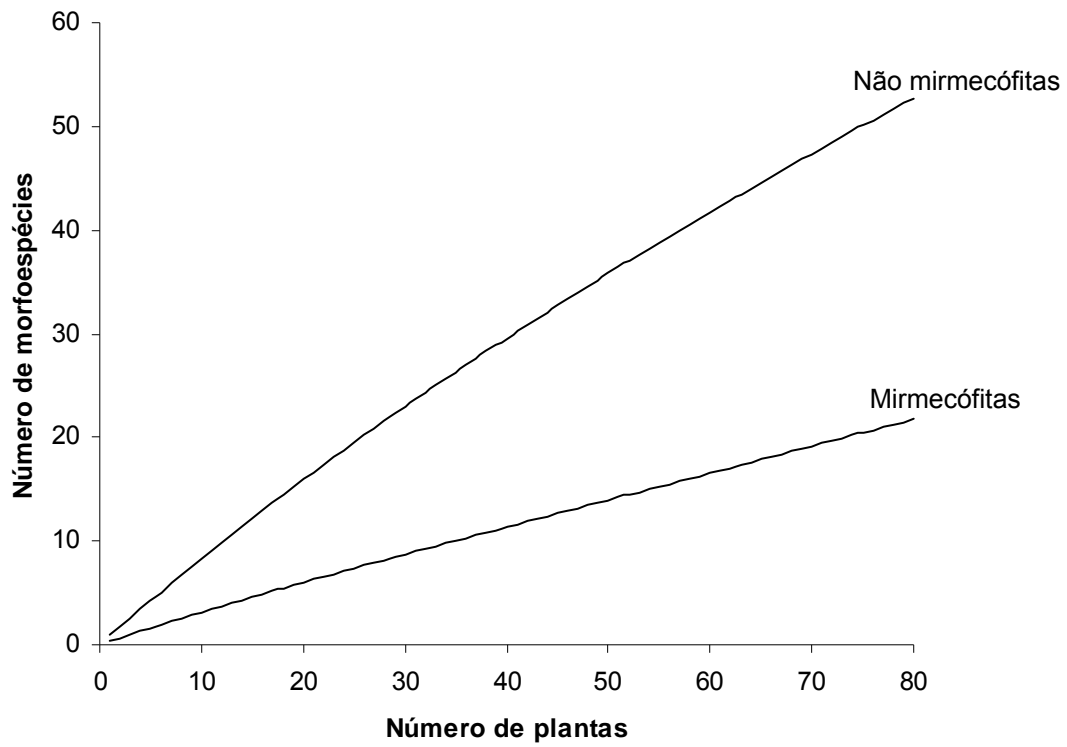


Figura 6- Rarefação de artrópodes predadores coletados em folhas de plantas de mirmecófitas e não mirmecófitas, igualando o número de amostras para 80 plantas.

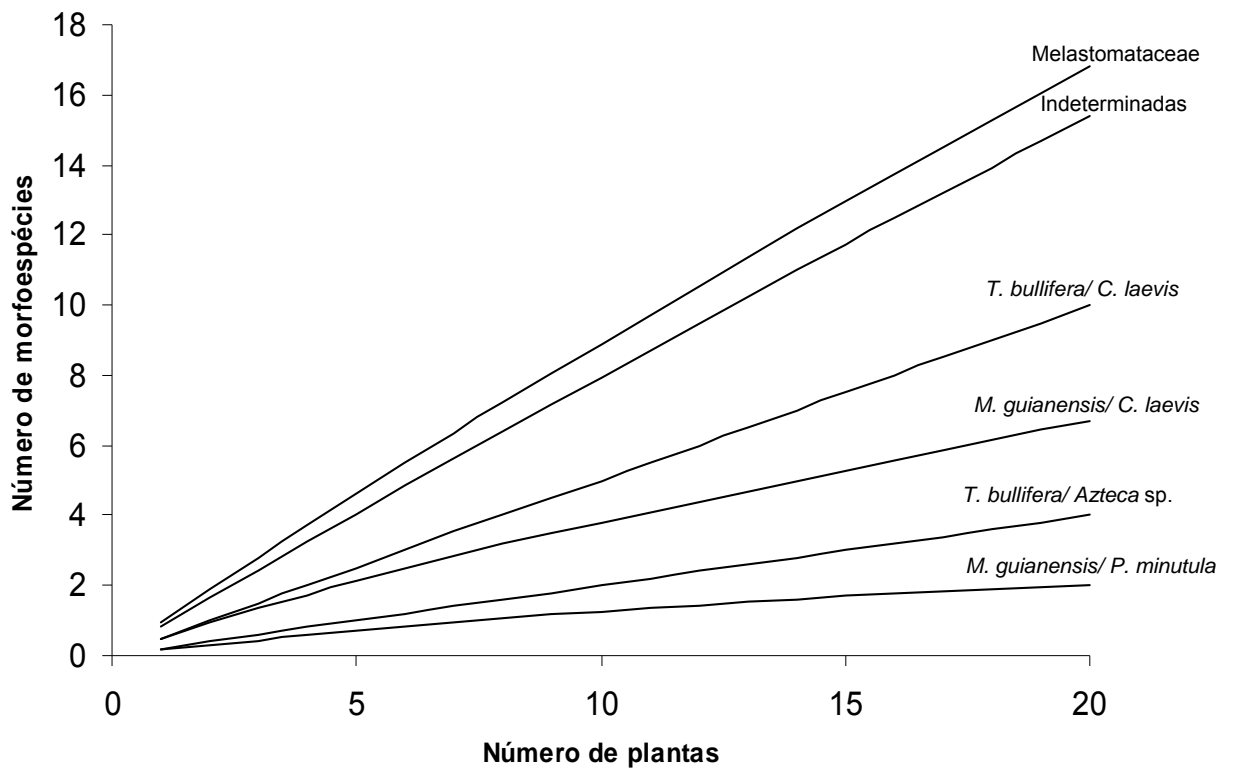


Figura 7- Rarefação de artrópodes predadores (exceto aranhas) coletados em folhas de plantas mirmecófitas: *M. guianensis* associadas a *C. laevis* ou a *P. minutula*. *T. bullifera* associadas a *C. laevis* ou a *Azteca* sp. e plantas não mirmecófitas de espécies não determinadas ou da família Melastomataceae. Estas últimas duas plantas não possuem associações específicas com formigas. O esforço amostral foi igualado para 20 plantas.

TÁXON	PLANTA/ FORMIGA			
	<i>T. bullifera</i>		<i>M. guianensis</i>	
	<i>Azteca</i> sp.	<i>C. laevis</i>	<i>P. minutula</i>	<i>C. laevis</i>
CLASSE INSECTA				
Ordem Coleoptera				
Staphilinidae	0	3	0	2
Hysteridae	0	2	0	0
Scydmaenidae	1	0	0	0
Ordem Hymenoptera				
Formicidae				
Gên. <i>Pheidole</i>	2	2	0	1
Gên. <i>Solenopsis</i>	0	1	0	1
Gên. <i>Brachymyrmex</i>	0	1	0	0
Gên. <i>Azteca</i>	1	0	0	0
Gên. <i>Crematogaster</i>	0	0	1	0
Gên. <i>Dolichoderus</i>	0	0	0	1
Ordem Hemiptera				
Reduvidae	0	1	0	0
Berytidae	0	0	1	1
Total	4	10	2	6

Tabela 1- Número de morfoespécies de artrópodes predadores coletados em mirmecófitas, estimados para uma amostra de 20 plantas.

TÁXON	PLANTA	
	Melastomataceae	Indeterminadas
CLASSE INSECTA		
Ordem Coleoptera		
Staphilinidae	0	2
Hysteridae	0	1
Scydmaenidae	0	1
Carabidae	0	1
Ordem Hymenoptera		
Família Formicidae		
Gên. <i>Pheidole</i>	5	2
Gên. <i>Solenopsis</i>	2	2
Gên. <i>Brachymyrmex</i>	1	
Gên. <i>Azteca</i>	1	1
Gên. <i>Crematogaster</i>	4	2
Gên. <i>Wasmania</i>	1	2
Gên. <i>Camponotus</i>	2	
Gên. <i>Gnamptogenys</i>	0	1
Total	16	15

Tabela 2- Número de morfoespécies e de artrópodes predadores coletados em plantas não mirmecófitas, estimados para uma amostra de 20 plantas.

4.2.2. Predadores (Aranhas)

A riqueza relativa de espécies de aranhas foi diferente entre mirmecófitas e não mirmecófitas. Mirmecófitas tiveram maior número de espécies de aranhas do que não mirmecófitas ($R= 0,39$; $F_{1,82} = 33,65$; $P \leq 0,001$; Figura 8a). A abundância relativa também foi diferenciada entre esses grupos ($R = 0,51$; $F_{1, 82} = 65,31$; $P \leq 0,001$). Plantas mirmecófitas tiveram o maior número de indivíduos por folha (Figura 8b). Em *M. guianensis* não houve diferenças na riqueza de espécies de aranhas em relação à espécie de formiga ocupante ($R= 0,01$; $F_{1, 39} = 0,017$; $P = 0,87$). No entanto, a abundância de aranhas teve efeito da espécie de formiga presente ($R = 0,18$; $F_{1, 39} = 8,85$; $P = 0,005$), onde plantas ocupadas por *Pheidole minutula* apresentaram o maior valor de abundância relativa (Figura 9). Para *T. bullifera* riqueza relativa de aranhas não foi influenciada pela espécie de formiga ($R= 0,019$; $F_{1, 38} = 0,75$; $P= 0,39$) as análises também mostram que não houve influencia da espécie de formiga ocupante para a abundância relativa ($R= 0,010$; $F_{1,38} = 0,38$; $P= 0,53$).

O número de espécies total de aranhas coletadas também foi maior em plantas não mirmecófitas. Apesar da pouca diferença no número de espécies coletadas para uma amostra igualada de 80 plantas, verifica-se que as curvas possuem formas diferentes, sugerindo que plantas mirmecófitas iniciam a estabilização antes (Figura 10). No entanto, as rarefações para os subgrupos de plantas mostram que mirmecófitas associadas à formiga generalista *C. laevis* tiveram a maior riqueza de aranhas dentre todas as plantas analisadas (Figura 11). Dentre estas, *T. bullifera* ocupadas por *C. laevis* tiveram o maior número de espécies de aranhas. Foi registrado em mirmecófitas associadas à formiga especialista exatamente o mesmo número de espécies de aranhas (Figura 12; Tabela 3). Ao todo foram coletadas 13 famílias de aranhas em plantas mirmecófitas. Plantas não mirmecófitas tiveram 14 famílias de aranhas coletadas com o mesmo número de espécies (Tabela 4). Todos os valores foram obtidos também igualando o esforço amostral para 20 plantas. Foi coletado um grande número de indivíduos de uma

espécie gênero *Theridiosoma* (Theridiosomatidae) somente em *T. bullifera* principalmente quando associadas à *Azteca* sp.

Em *M. guianensis*, a espécie *F. sublavus* (Theridiidae) foi numerosa em plantas ocupadas por *P. minutula*. Porém, uma outra espécie do gênero Mysmenidae também foi encontrada somente nestas plantas. Trata-se de uma espécie possivelmente não descrita encontrada também em abundância em *M. guianensis* colonizadas por *P. minutula*.

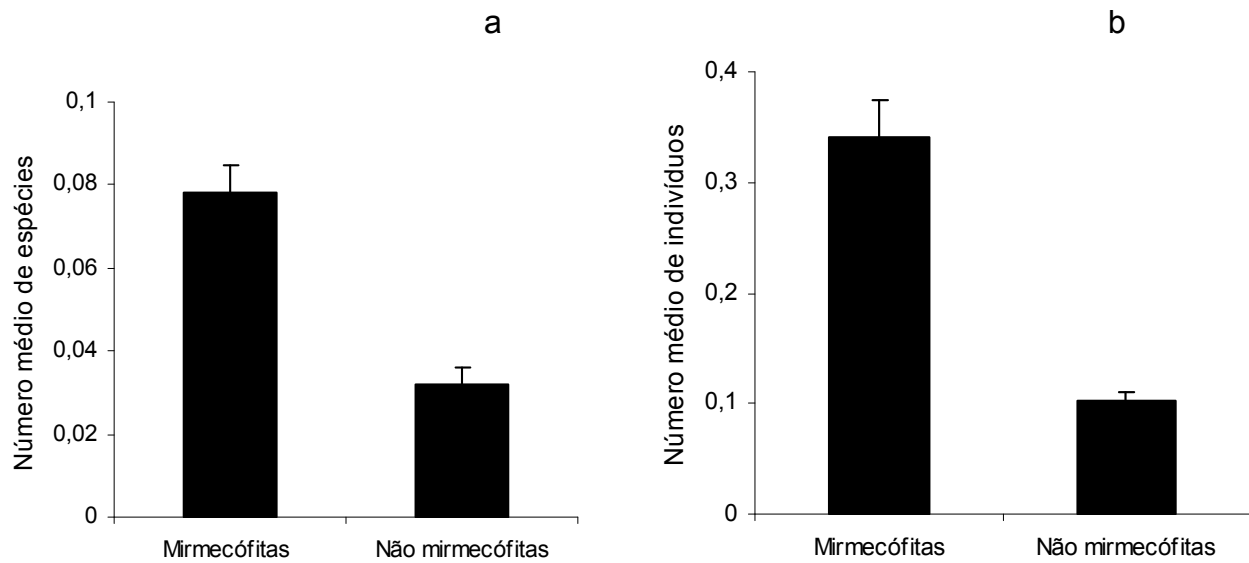


Figura 8. Valores médios de riqueza (a) e abundância (b) relativa de aranhas (por folha) entre plantas mirmeocófitas e não mirmeocófitas. As linhas representam o erro padrão da média.

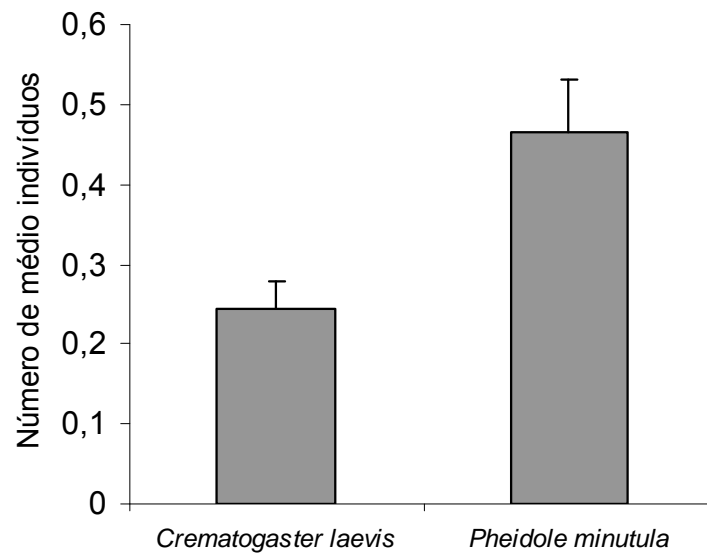


Figura 9. Valores médios de abundância relativa de aranhas coletados nas folhas de *Maieta guianensis*. As linhas representam o erro padrão da média.

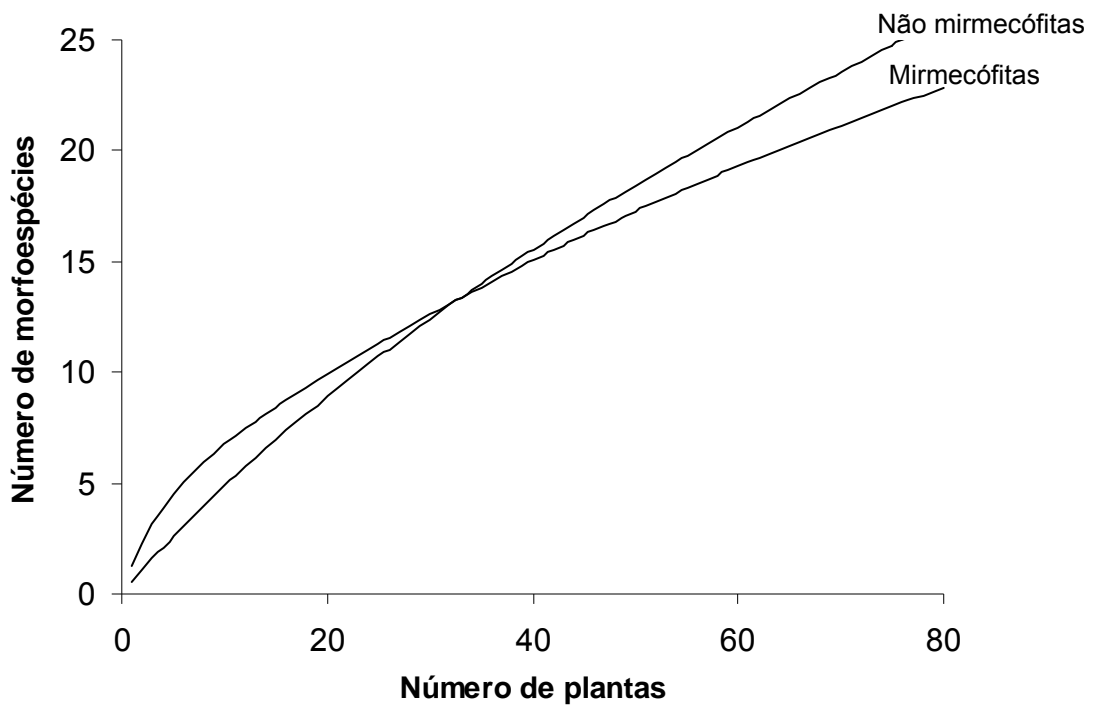


Figura 10. Rarefação de espécies de aranhas coletados em folhas de plantas de mirmeocófitas e não mirmeocófitas, igualando o número de amostras para 80 plantas.

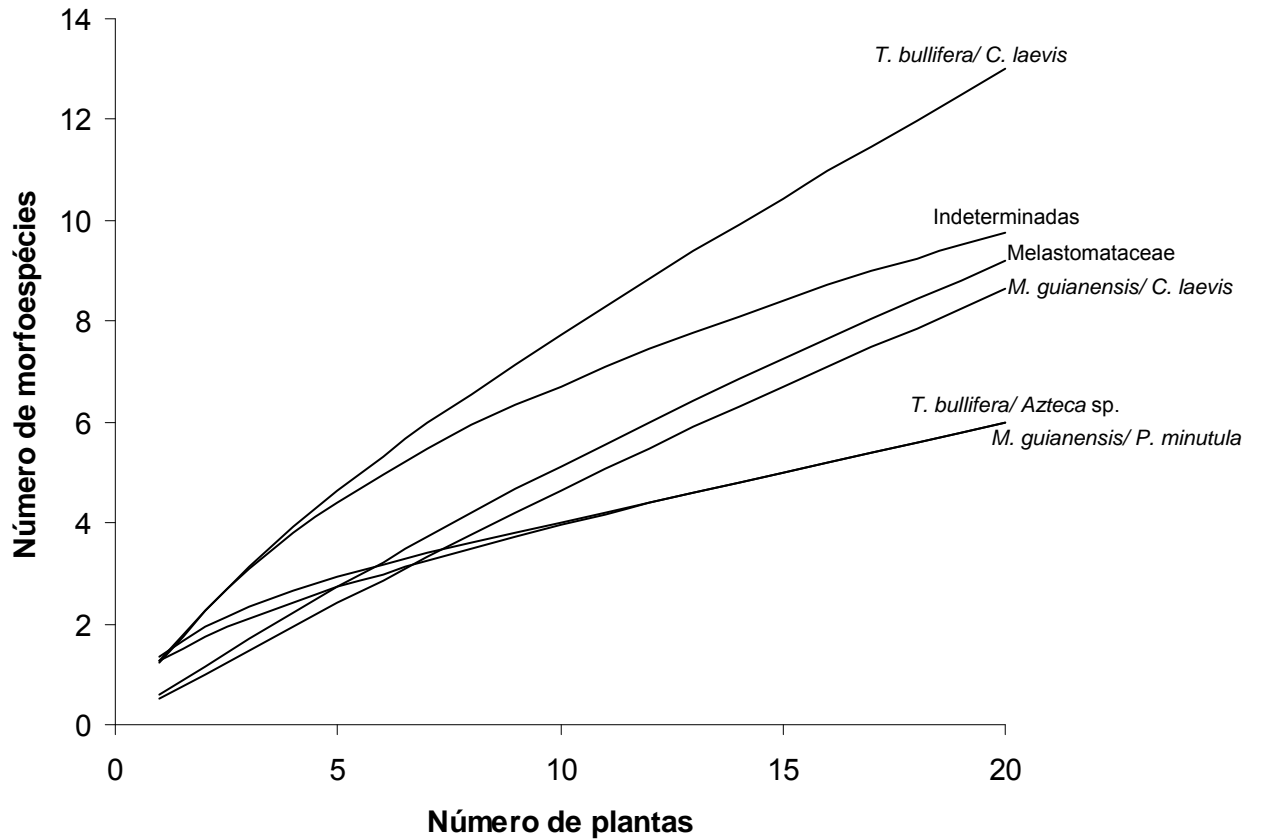


Figura 11. Rarefação de espécies de aranhas coletados em folhas de plantas mirmecófitas: *M. guianensis* associadas a *C. laevis* ou a *P. minutula*. *T. bullifera* associadas a *C. laevis* ou a *Azteca* sp. e plantas não mirmecófitas de espécies não determinadas ou da família Melastomataceae. Estas últimas duas plantas não possuem associações específicas com formigas. O esforço amostral foi igualado para 20 plantas.

TÁXON	PLANTA/ FORMIGA			
	<i>T. bullifera</i>		<i>M. guianensis</i>	
	<i>Azteca</i> sp.	<i>C. laevis</i>	<i>P. minutula</i>	<i>C. laevis</i>
CLASSE ARACHNIDA				
Ordem Araneae				
Theridiidae	2	4	1	2
Theridiosomatidae	3	3	0	2
Mysmenidae	0	0	0	1
Mimetidae	1	0	0	0
Araneidae	0	1	0	0
Tetragnathidae	0	1	0	0
Salticidae	0	2	0	0
Pisauridae	0	1	0	2
Linyphiidae	0	1	0	0
Symphytognathidae	0	0	1	1
Pholcidae	0	0	1	0
Anapidae	0	0	1	1
Thomisidae	0	0	1	1
Total	6	13	5	10

Tabela 3- Número de morfoespécies de aranhas coletados em mirmecófitas, estimados para uma amostra de 20 plantas.

TÁXON	PLANTA	
	Melastomataceae	Indeterminadas
CLASSE ARACHNIDA		
Ordem Araneae		
Theridiidae	1	2
Theridiosomatidae	2	2
Mysmenidae	0	0
Mimetidae	0	0
Araneidae	1	0
Tetragnathidae	0	0
Salticidae	0	2
Pisauridae	1	1
Linyphiidae	0	1
Symphytognathidae	0	1
Pholcidae	1	0
Anapidae	0	0
Thomisidae	2	0
Uloboridae	1	0
Total	9	9

Tabela 4 - Número de morfoespécies de aranhas coletados em não mirmecófitas, estimados para uma amostra de 20 plantas.

Herbívoros

A presença de formigas não resultou em diferenças na riqueza relativa de herbívoros entre plantas mirmecófitas e não mirmecófitas ($R= 0,40$; $F_{3, 82}= 1,25$; $P= 0,29$). A abundância relativa também não foi diferenciada entre esses grupos de plantas ($R= 0,006$; $F_{1, 39}= 0,23$; $P= 0,62$).

Para as plantas mirmecófitas, também não houve diferença na riqueza de herbívoros em *M. guianensis* em relação à espécie de formiga ocupante ($R= 0,006$; $F_{1, 39}= 0,23$; $P= 0,62$). Também não foram verificadas diferenças significativas nos valores de abundância relativa de espécies de herbívoros em *M. guianensis* em função da formiga ocupante ($R= 0,03$; $F_{1,39}= 1,56$; $P= 0,21$). Assim, a espécie de formiga não determinou diferenças na abundância relativa de herbívoros em *M. guianensis*. No entanto, em *T. bullifera* a riqueza relativa de herbívoros foi influenciada pela espécie de formiga presente ($R= 0,11$; $F_{1,38}= 4,94$; $P= 0,03$). Plantas colonizadas por *Azteca* sp. (formiga especialista) apresentaram maior riqueza de herbívoros que plantas colonizadas por *Crematogaster laevis*, a formiga generalista (Figura 12). No entanto, os valores para abundância relativa não foram significativos ($R=0,07$; $F_{1, 38}= 3,04$; $P= 0,89$). Sendo assim, não existe efeito da espécie de formiga na abundância relativa de herbívoros em *T. bullifera*.

Mirmecófitas acumularam um número menor riqueza de artrópodes que plantas não mirmecófitas (Figura 13). Foram coletadas em mirmecófitas cinco ordens e nove famílias de insetos herbívoros (Tabela 5). Indivíduos de *T. bullifera* associados à *Azteca* sp. tiveram maior número de morfoespécies coletados dentre as mirmecófitas (Figura 14). Apenas uma morfoespécie da família Miridae (ordem Hemiptera) foi coletado, este, porém em maior abundância. No total foram coletados 15 indivíduos dessa morfoespécie de hemíptero especialista.

Dentre as não mirmecófitas analisadas, plantas melastomatáceas tiveram maior número de artrópodes herbívoros coletados que plantas de famílias indeterminadas. Foram coletadas morfoespécies de três ordens e seis famílias insetos (Tabela 6).

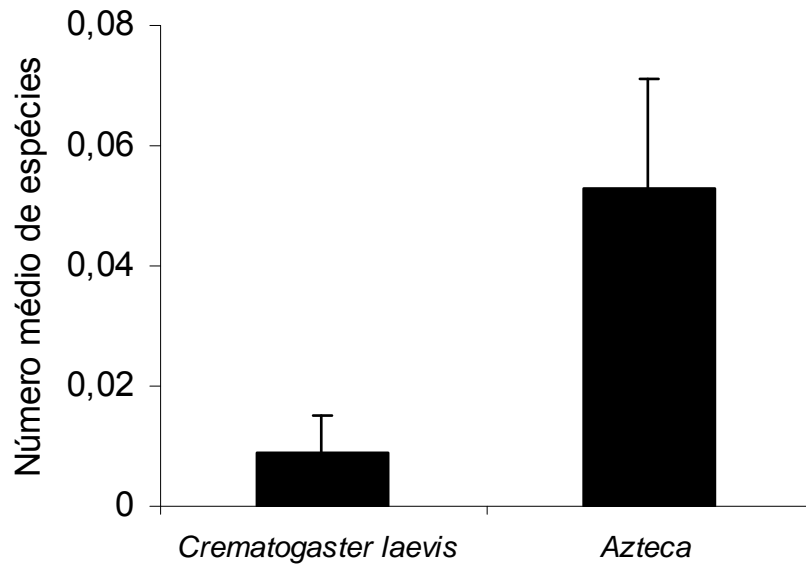


Figura 12. Valores médios de riqueza e abundância relativa de artrópodes herbívoros coletados nas folhas *Tococa bullifera* em função da espécie de formiga presente. As linhas representam o erro padrão da média.

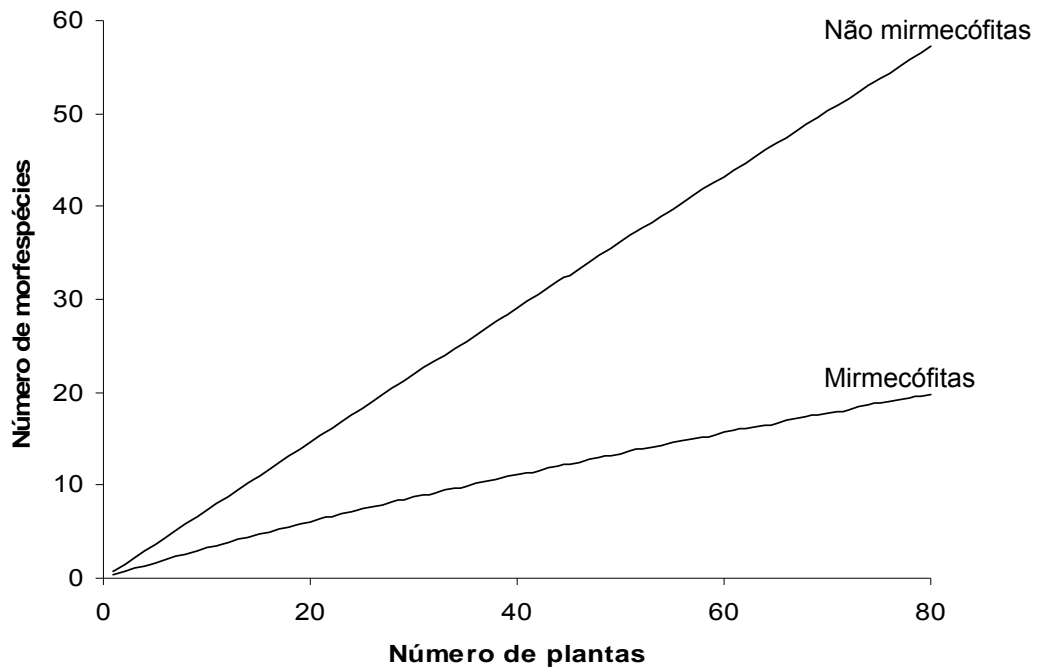


Figura 13. Rarefação de espécies de artrópodes herbívoros coletados em folhas de plantas de mirmecófitas e não mirmecófitas, igualando o número de amostras para 80 plantas.

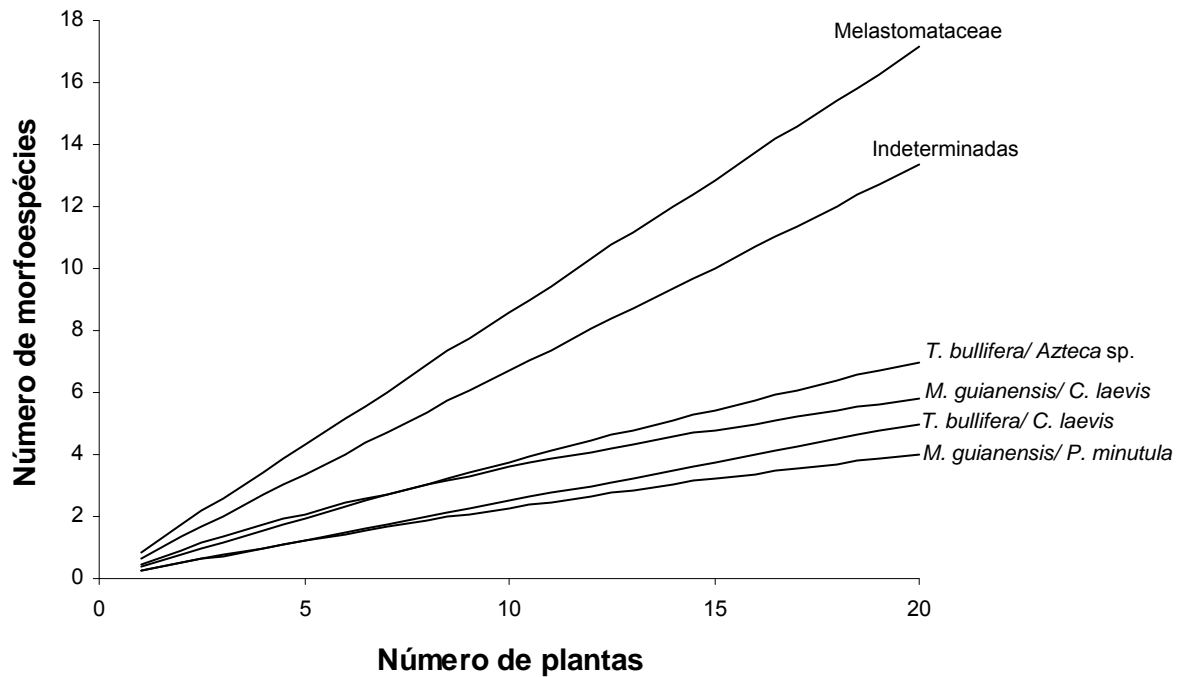


Figura 14. Rarefação de artrópodes herbívoros coletados em folhas de plantas mirmecófitas: *M. guianensis* associadas a *C. laevis* ou a *P. minutula*. *T. bullifera* associadas a *C. laevis* ou a *Azteca* sp. e plantas não mirmecófitas de espécies não determinadas ou da família Melastomatácea. Estas últimas duas plantas não possuem associações específicas com formigas. O esforço amostral foi igualado para 20 plantas.

TÁXON	PLANTA/ FORMIGA			
	<i>Tococa bullifera</i>		<i>Maieta guianensis</i>	
	<i>Azteca</i> sp.	<i>C. laevis</i>	<i>P. minutula</i>	<i>C. laevis</i>
CLASSE INSECTA				
Ordem Caelifera				
Acrididae	0	0	1	0
Tetrigidae	0	0	0	1
Ordem Ensifera				
Gryllidae	2	1	0	2
Gryllacrididae	0	0	1	0
Ordem Hemiptera				
Miridae	1	1	0	1
Ordem Homoptera				
Cixidae	2	0	0	0
Cicadellidae	0	0	0	1
Morfotipo Indeterminado	1	3	2	1
Ordem Coleoptera				
Chrysomelidae	1	0	0	0
Total	7	5	4	6

Tabela 5- Número de morfoespécies de artrópodes herbívoros coletados em mirmecófitas, estimados para uma amostra de 20 plantas.

TÁXON	PLANTA		
		Melastomataceae	Indeterminadas
Ordem Ensifera			
Gryllidae	1	0	6
Ordem Homoptera			
Cixidae	0	0	1
Cicadellidae	0	0	3
Morfotipo indeterminado	12	0	3
Delphacidae	1	0	0
Ordem Coleoptera			
Chrysomelidae	3	0	0
Total	17	0	13

Tabela 6 - Número de morfoespécies de artrópodes herbívoros coletados em não mirmecófitas, estimados para uma amostra de 20 plantas.

Visitantes

Foi o grupo menos influenciado pela presença de formigas, plantas mirmecófitas e não mirmecófitas não diferiram significativamente tanto na riqueza (R= 0,38; $F_{1,82} = 0,84$; P= 0,47) quanto na abundância relativa (R= 0,39; $F_{1,82} = 0,98$; P= 0,40). Em *M. guianensis*, plantas colonizadas por *C. laevis* (formiga generalista) ou por *P. minutula* (formiga especialista) não apresentaram diferenças na riqueza relativa de visitantes (R= 0,002; $F_{1, 82} = 0,095$; P= 0,75). A abundância relativa também não foi influenciada pela espécie de formiga ocupante (R= 0,006; $F_{1, 82} = 0,22$; P= 0,64). Em *T. bullifera*, plantas ocupadas por *Azteca* sp. (formiga especialista) ou por *C.laevis* também não diferiram tanto na riqueza relativa de artrópodes visitantes (R= 0,001; $F_{1, 38} = 0,02$; P= 0,86) quanto para abundância relativa destes (R= 0,082; $F_{1, 38} = 0,08$; P= 0,77).

Os gráficos de rarefação de espécies indicam que plantas mirmecófitas tiveram menor riqueza de artrópodes visitantes apesar de a diferença não ser tão grande (Figura 15). Dentre estas mirmecófitas analisadas foi verificado que indivíduos de *M. guianensis* associados a *P. minutula* tiveram o menor número de espécies acumuladas. A inclinação da curva nesse caso é diferente dos demais grupos (Figura 16; Tabela 7), indicando que em tais plantas existe um menor acúmulo de artrópodes visitantes. Foram coletados em mirmecófitas ao todo morfoespécies pertencentes a sete ordens de insetos, uma ordem de um crustáceo (Isopoda) e uma morfoespécie de um opilião (Tabela 7). Em não mirmecófitas foram coletados morfoespécies de sete ordens de insetos e uma de um crustáceo também da ordem Isopoda (Tabela 8).

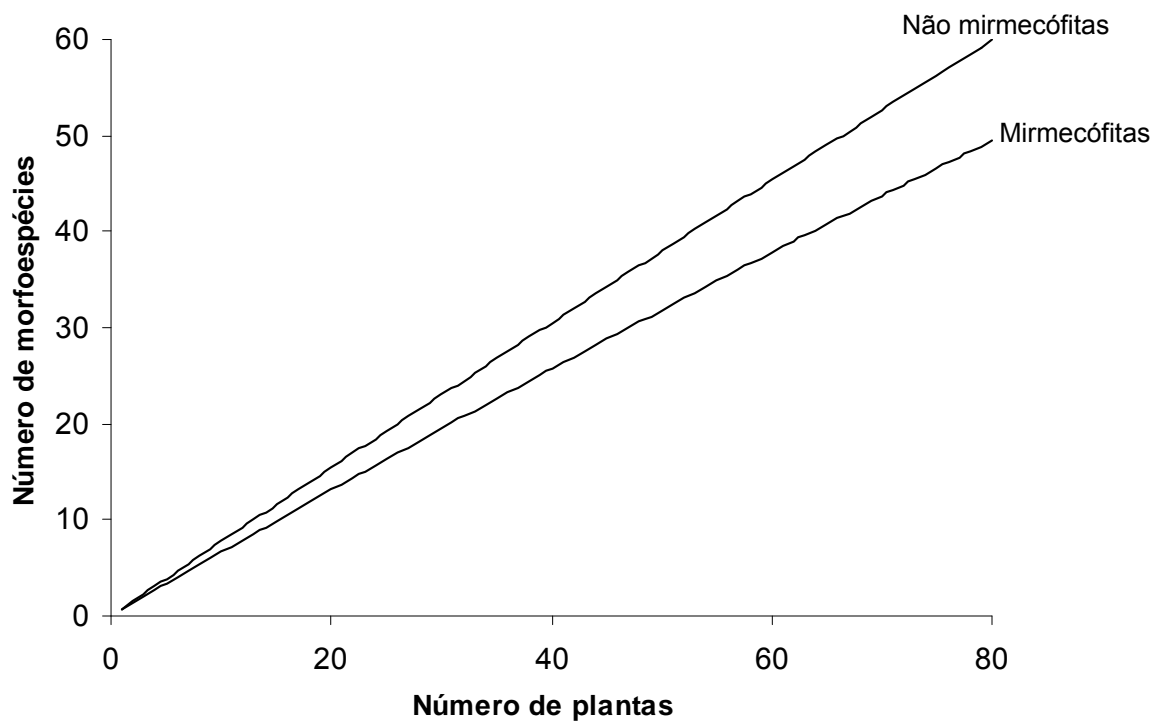


Figura 15. Rarefação de espécies de artrópodes visitantes coletados em folhas de plantas de mirmecófitas e não mirmecófitas, igualando o número de amostras para 80 plantas.

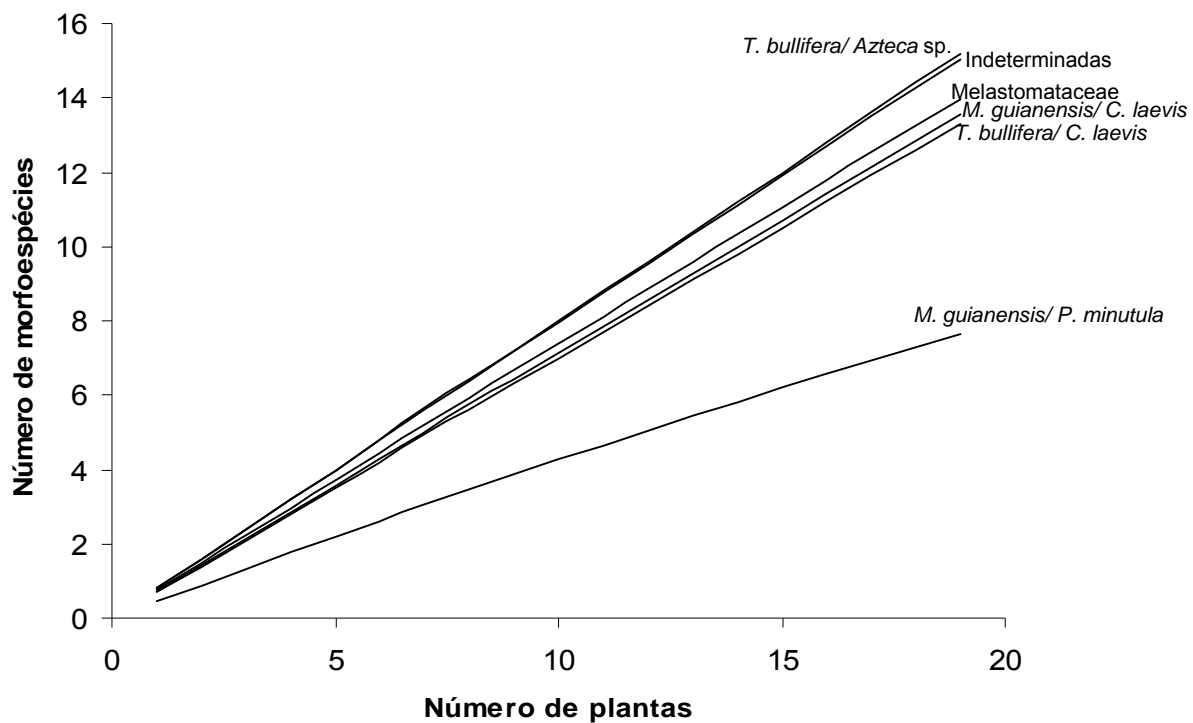


Figura 16. Rarefação de artrópodes visitantes coletados em folhas de plantas mirmecófitas: *M. guianensis* associadas a *C. laevis* ou a *P. minutula*. *T. bullifera* associadas a *C. laevis* ou a *Azteca* sp. e plantas não mirmecófitas de espécies não determinadas ou da família Melastomataceae. Estas últimas duas plantas não possuem associações específicas com formigas. O esforço amostral foi igualado para 20 plantas.

TÁXON	PLANTA/ FORMIGA			
	<i>T. bullifera</i>		<i>M. guianensis</i>	
	<i>Azteca</i> sp.	<i>C. laevis</i>	<i>P. minutula</i>	<i>C. laevis</i>
CLASSE INSECTA				
Ordem Diptera				
Cecidomiidae	6	2	7	4
Sciaridae	2	1	0	0
Drosophilidae	1	0	0	0
Empididae	1	0	0	0
Phoridae	0	1	0	0
Psychodidae	0	1	0	0
Drosophilidae	0	1	0	0
Ceratopogonidae	0	1	1	4
Ordem Hymenoptera				
Figitidae	0	0	0	0
Ceraphronidae	0	0	0	0
Diapriidae	0	0	0	0
Ichneumonoidea	0	1	0	0
Ordem Coleoptera				
Scarabaeidae	1	0	0	0
Endomychidae	1	0	0	0
Curculionidae	0	1	0	0
Nitidulidae	0	1	0	0
Colydiidae	0	0	0	1
Ordem Hemiptera				
Termitaphidae	0	1	0	0
Ordem Thysanoptera				
Thripidae	1	0	0	0
Ordem Collembola				
Entomobryidae	0	1	0	3
Sminthuridae	0		0	1
Ordem Microcoryphia				
Machilidae	0	1	0	0
CLASSE CRUSTACEA				
Ordem Isopoda				
Oniscidae	0	0	0	1
CLASSE ARACHNIDA				
Ordem Opiliones				
	0	1	0	1
Total	13	14	8	15

Tabela 7 - Número de morfoespécies de artrópodes visitantes coletados em mirmecófitas, estimados para uma amostra de 20 plantas.

TÁXON	PLANTA	
	Melastomataceae	Indeterminadas
CLASSE INSECTA		
Ordem Diptera		
Cecidomiidae	3	2
Drosophilidae	1	0
Phoridae	0	1
Ordem Hymenoptera		
Braconidae	1	1
Diapriidae	1	1
Ordem Hemiptera		
Plataspidae	1	0
Aradidae		1
Ordem Caelifera		
Tridactylidae	1	0
Ordem Coleoptera		
Scarabaeidae	1	0
Coccinellidae	1	2
Scolytidae	1	0
Curculionidae	0	1
Nitidulidae	1	0
Anobiidae	0	2
Cryptophagidae	0	1
Endomychidae	0	1
Tenebrionidae	0	1
Ordem Microcoryphia		
Machilidae	1	1
Ordem Collembola		
Entomobryidae	1	0
Poduridae	1	0
CLASSE CRUSTACEA		
Ordem Isopoda		
Oniscidae	1	0
Total	16	15

Tabela 8 - Número de morfoespécies de artrópodes visitantes coletados em não mirmecófitas, estimados para uma amostra de 20 plantas.

5. DISCUSSÃO

A presença de formigas em mirmecófitas influenciou a abundância da assembléia de artrópodes, mas não a riqueza relativa. Entretanto, a riqueza absoluta total de artrópodes em plantas foi maior em não-mirmecófitas. Isto pode ser explicado porque, dentre as diferentes guildas estudadas, há um padrão de seleção de grupos de artrópodes que ocorre em função da pressão imposta pela formiga presente em mirmecófitas, permitindo a colonização de alguns grupos específicos com uma maior abundância, mas excluindo outros.

Algumas poucas espécies de artrópodes que conseguem se estabelecer em mirmecófitas podem ter uma relação evolutiva com o sistema. Devem ter uma vantagem adaptativa em colonizar preferencialmente plantas mirmecófitas, seja por se alimentarem de formigas associadas à planta, seja pela defesa indireta oferecida pela formiga. Existe também uma vantagem competitiva destas espécies especializadas em relação a espécies generalistas. Assim, a grande abundância de artrópodes em mirmecófitas foi explicada pelo forte efeito da presença de aranhas especialistas que nidificam nestas plantas (Fowler & Ventincinque, 1996).

A maior riqueza de espécies de aranhas observada em *T. bullifera* associadas a *C. laevis* reflete a ocorrência nessas plantas de aranhas especialistas abundantes e da presença de espécies com um só registro. Grande parte dessas aranhas raras também foi encontrada em plantas não mirmecófitas, indicando que não existe uma relação específica tanto em relação à planta como à formiga.

Aranhas e formigas representam os artrópodes predadores mais abundantes na vegetação (Schowalter 1995; Foelix, 1996; Floren *et al.*, 2002). Ambos grupos são potenciais competidores e predadores mútuos (Sanders & Platner, 2007) e as populações de aranhas podem ser afetadas negativamente pela presença de formigas (Halaj *et al.* 1997). No entanto, em casos de especialização, tal padrão pode não ser observado, a presença da aranha é positivamente relacionada a presença da formiga (Gastreich, 1999; Izzo & Vasconcelos, 2005). Izzo & Vasconcelos (2005) registraram a ocorrência de uma espécie de aranha especializada em predação *Allomerus octoarticulatus* nidificando na mirmecófita *Hirtella mymrcophila*. A presença da espécie de aranha *Dipoena bryantae* esteve fortemente relacionada à presença da formiga nesta planta.

As espécies de aranhas encontradas nas plantas deste estudo, *M. guianensis* e *T. bullifera* não predam e nem são predadas pelas formigas (T.J. Izzo obs. pessoal). De modo que o padrão encontrado deve ser explicado por outros fatores determinantes da abundância e diversidade de aranhas na vegetação, como são a disponibilidade de presas (Rypstra, 1983; Halaj *et al.*, 1998; Romero & Vasconcellos-Neto, 2005) e a estrutura da vegetação, que fornece sítios para a construção de teias (Greenstone 1984; Döbel *et al.*, 1990; Souza & Martins, 2004). É provável que as aranhas residentes em *M. guianensis* e *T. bullifera*, estejam se beneficiando da associação por ser um lugar de fácil captura de presas atraídas ou repelidas pela colônia, com espaço para nidificar, além da proteção de seus recursos pela formiga residente.

Neste trabalho também foi verificada em *M. guianensis*, a ocorrência de duas espécies de aranhas com grande número de indivíduos. Uma é *Faiditus subflavus*, aranha especializada em nidificar em tais plantas (Fowler & Venticinque, 1996), que as utiliza como sítio de reprodução e oviposição (Kasper, 2006; Requena, 2007). A outra é uma espécie ainda não descrita, da família Mysmenidae (Mysmenidae sp.1). Não há informação a respeito da biologia desse grupo em mirmecófitas. Porém, observei que estas espécies estavam sempre próximas a *F. subflavus*. Isto pode indicar cleptoparasitismo (Vollrath, 1987), um tipo de interação competitiva muito comum em aranhas, principalmente em espécies das famílias Theridiidae e Mysmenidae (Coyle *et al.*, 1991; Coyle & Meigs, 1989; Koh & Li, 2002; Miyashita 2002; Agnarsson, 2003). O cleptoparasitismo consiste no roubo regular de alimento de outras espécies de aranhas (Coyle *et al.*, 1991), o que reduz os custos de busca de alimento (Curio, 1976).

A aranha especialista encontrada em abundância em *T. bullifera* pertencente ao gênero *Theridiosoma* (Theridiosomatidae), não preda a formiga ocupante, mas sim outros artrópodes que eventualmente possam surgir na planta. Observei que formiga também não ataca a aranha, ambas não se reconhecem como presa. A disposição de sua teia voltada para fora da planta indica que a aranha captura suas presas vindas do exterior. Tal sinal também foi observada para *Naatlo* sp. (Theridiosomatidae), aranha que utiliza a teia tanto para captura de presas, quanto para defesa. Isso pode conferir uma vantagem adaptativa ao animal, que consegue, com a mesma estratégia, obter recurso alimentar e aumentar sua chance de

sobrevivência, ao confundir possíveis predadores (Alves, *et al.*, 2007). Neste caso, o acesso de um predador que utilize os ramos da planta para se locomover e capturar as aranhas é dificultado, pois as formigas atacam qualquer organismo em contato com as folhas e ramos da planta (Vasconcelos, 1991).

As aranhas especialistas podem estar atuando como mutualistas, o que minimizaria a pressão de sua presença às formigas. Foram observadas aranhas *Theridiosoma* sp. capturando dípteros florídeos parasitóides de formigas em quatro ocasiões (T. J. Izzo obs. pessoal). Caso essa captura seja constante e se reverta em um acréscimo em reprodução da colônia, haverá mais um nível de mutualismo no sistema. A colônia pode defender a aranha contra possíveis predadores enquanto é protegida contra parasitóides. Mais testes devem ser realizados para conferir se as aranhas defendem as formigas desses ataques e se esta defesa se estende até a planta hospedeira. As próprias plantas também podem ser beneficiadas pela presença de aranhas em suas estruturas (Ruhren & Handel 1999; Romero *et al.*, 2008). Romero *et al.* (2006) verificou maior crescimento em bromélias quando a quantidade de dejetos de aranhas era adicionada à planta. A aranha *Misumenops argenteus* (Thomisidae) reduziu a herbivoria encontrada na planta *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae), além de positivamente influenciar a produção de sementes (Romero & Vasconcellos-Neto, 2004).

A menor riqueza dentre todas as guildas verificada em *M. guianensis* ocupadas pela formiga especialista *P. minutula* reforça a idéia de que tal espécie está apta a defender melhor a sua planta hospedeira (Vasconcelos, 1991). Sendo assim, em mirmecófitas, a identidade da formiga residente também pode ser considerado um fator determinante da diversidade dos grupos. Nessas mesmas plantas, os artrópodes com associação mais restrita são encontrados com maior frequência. Para os demais artrópodes predadores a presença de formigas foi um fator negativo determinante na sua ocorrência entre os grupos de plantas.

Os artrópodes predadores encontrados nesse estudo foram formados em sua maioria por espécies de formigas outras que as residentes em mirmecófitas. A baixa ocorrência destas outras espécies de formigas em mirmecófitas indica que elas estão sendo excluídas do sistema, visto que as espécies de formigas dominantes tendem a excluir outras espécies de seu território (Leston, 1973; Leston, 1978; Blüthgen, 2004; McClure, 2008). Isso é ainda mais evidente quando existe uma

relação altamente especializada como a existente entre mirmecófitas. Sendo assim, somente alguns grupos de artrópodes estiveram aptos a utilizar estas plantas para obtenção de recursos, como era esperado.

As formigas normalmente influenciam na estrutura, composição e dinâmica da comunidade de insetos da vegetação (Floren *et al.*, 2002; Fernandes *et al.*, 2005; Philpott & Ambrecht 2006). Majer (1993) verificou que a composição de artrópodes esteve relacionada às espécies de formigas dominantes na vegetação. Isso devido as diferentes maneiras de utilização de recursos e diferenças comportamentais relacionadas a estratégias de forrageamento (Hölldobler & Wilson, 1990; Davidson *et al.*, 2003). Em nosso estudo, diferenças comportamentais e, conseqüentemente diferenças na eficácia defensiva entre as espécies de formigas ocupantes determinaram padrões diferenciados de ocorrência de espécies entre as plantas estudadas. A formiga *C. laevis* é menos agressiva que as *Azteca* sp. e *P. minutula*, além de não ser tão efetiva no reconhecimento de compostos químicos liberados pela planta no momento da herbivoria (Lapola *et al.*, 2003; Bruna *et al.*, 2004). Não foi observada nenhuma especificidade dos herbívoros por subgrupos de plantas estudadas, embora a maioria dos artrópodes herbívoros seja especializada e se alimente de uma ou poucas espécies de plantas (Strong *et. al* 1984; Jaenike 1990; Dicke 2000). Nas duas espécies de mirmecófitas estudadas existem alguns insetos herbívoros especialistas (Vasconcelos, 1991). Aparentemente estes herbívoros, basicamente três espécies de lagartas de lepidópteros (Vasconcelos 1991), apresentam flutuações populacionais fortes e inconstantes (Izzo, com. pess.), o que dificultaria a captura em amostragens que não envolvam acompanhamento temporal. A única exceção foi uma espécie de hemíptero da família Miridae que parece ser associado a plantas mirmecófitas de ambas as espécies estudadas, desde que colonizadas por *C. laevis*. Esta espécie pode aproveitar-se da fraca proteção à planta fornecida por *C. laevis* e evitar, ou ser excluído, de plantas colonizadas por especialistas.

Os artrópodes classificados como visitantes nesta pesquisa, não tiveram efeito da presença de formigas, dada a sua fraca relação com a planta. Esse padrão também foi observado em *Hirtella mirmecophilla* onde os artrópodes visitantes não foram fortemente influenciados pela formiga *A. octoarticulatus*. Esses artrópodes têm curto período de permanência na plantas do que herbívoros ou predadores, além de

terem maior mobilidade e mais chances de escapar de ataques (Izzo & Vasconcelos, 2005). Grande parte dos visitantes deste estudo foi composta por artrópodes detritívoros, parasitóides ou dípteros que normalmente tiveram rápida ocorrência nestas plantas. Não foi verificada herbivoria ou qualquer indício da utilização mais específica das plantas por parte destes artrópodes. Apenas plantas de *M. guianensis* colonizadas por *P. minutula*, mostraram impor algum tipo de pressão a estes organismos. Nessas plantas foram encontradas duas espécies de aranhas especializadas em alta abundância. Isto sugere que os visitantes, embora constituindo uma fauna que ocupa a planta apenas ocasionalmente, podem estar sujeitos a captura acidental tanto por formigas como por aranhas.

Na reserva em estudo, plantas de *M. guianensis*, principalmente associadas a *P. minutula* são mais abundantes do que indivíduos de *T. bullifera* (Fonseca, 1999), permitindo maior disponibilidade de recursos e maior estabilidade para os artrópodes especializados envolvidos. Entretanto, quanto maior o nível de especialização, mais negativa será a sua resposta a distúrbios ambientais existentes (Fahrig, 2002; Devinctor *et al.*, 2008).

Interações altamente especializadas como as observadas neste estudo em plantas mirmecófitas e sua fauna associada, são mais susceptíveis a perturbações ambientais, uma vez que a diminuição dos recursos existentes pode levar a extinção dos grupos envolvidos (Munday, 2004), principalmente em interações mutualísticas. Devido a essa alta sensibilidade, neste estudo foi demonstrado que faunas características de invertebrados se associam preferencialmente à plantas mirmecófitas em função da espécie de formiga associada. Uma parte desta fauna pode ter tido uma história evolutiva associada e estes sistemas formiga-planta. Essa comunidade parece ser dependente da associação e logo, mudanças sutis na disponibilidade do recurso utilizado devem ter efeitos fortes agindo sobre a comunidade associada, mudando sua composição. Estudos de história natural das espécies associadas são necessários para se desvendar os padrões de associação entre as espécies desenvolvidas, bem como traçar estratégias para conservação.

6. CONCLUSÕES

- A presença da formiga é um fator determinante na variação da riqueza e abundância da assembléia de artrópodes encontrada em plantas com associações especializadas com formigas (mirmecófitas) e plantas sem essa especialização.
- Plantas mirmecófitas colonizadas pela mesma espécie de formiga são mais susceptíveis a presença de outros artrópodes além da formiga ocupante.
- A espécie de formiga é o principal fator responsável pela seleção de artrópodes limitando quais grupos estarão aptos ou não a colonizar mirmecófitas.

7. REFERÊNCIAS

- Agnarsson, I. 2003. Spider webs as habitat patches- The distribution of kleptoparasites (*Argyrodes*, Theridiidae) among host webs (*Nephila*, Tetragnathidae). *The Journal of Arachnology*, 31: 344–349
- Alves, D.A.; Pioker, F.C.; Ré- Jorge, L.; Nascimento, S. M. 2007. Função do comportamento de disparo da teia de *Naatlo* sp. (Araneae: Theridiosomatidae). Curso de campo em Ecologia da Mata Atlântica. [online] Disponível na Internet via WWW. URL: http://ecologia.ib.usp.br/curso/2007/pdf/orientados/O_04_02.pdf.
- Benson, W.W. 1985. Amazon ant-plants. In: Prance, G. T.; T. E. Lovejoy (Eds). *Amazonia*. Pergamon Press, Oxford, p. 239-266.
- Bernays, E.A. & Chapman R. F. 1994. Host-plant Selection by Phytophagous Insects. *Chapman and Hall*, New York, 312 pp.
- Blüthgen, N.; Stork, N.E.; Fiedler, K. 2004. Bottom-up control and co- occurrence in complex communities: Honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos*, 106: 344-358.
- Borror, D.J.; DeLong, D.M. 1988. Estudo dos Insetos. *São Paulo: Edgard Blücher*, 654 p.
- Bronstein, J.L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica*, 30: 150-161.
- Bronstein, J.L.; Alarcón, R.; Geber, M. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist*, 172: 412-428.

- Bruna, E.M.; Lapola, D.M.; Vasconcelos, H.L. 2004. Interspecific variation in the defensive responses of obligate plant-ants: experimental tests and consequences for herbivory. *Oecologia*, 138: 558-565.
- Colwell, R.K.; Mao, C.X.; Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85: 2717–2727
- Colwell, R.K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0, User's Guide and application. *Disponível na Internet via WWW. URL: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.*
- Coyle, F.A; Meigs T.E. 1989. Two new species of kleptoparasitic *Mysmenopsis* (Araneae, Mysmenidae) from Jamaica. *Journal of Arachnology*. 17: 59-70 .
- Coyle, A.F.; O'Shields, T. C.; Perlmutter, D. G. 1991. Observations on the behavior of the kleptoparasitic spider, *Mysmenopsis furtive* (Araneae: Mysmenidae). *Journal of Arachnology*, 19: 62- 66.
- Curio, E. 1976. The ethology of predation. *Berlin: Springer-Verlag*, 250 p.
- Davidson, D. W.; McKey, D. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenopteran Research*, 2: 13-83.
- Davidson, D. W.; Cook, S. C.; Snelling, R. R.; Chua, T. H. 2003. Explaining the Abundance in Lowland Tropical Rainforests Canopies. *Science*, 300: 969-972.
- Devincor, V.; Julliard, R.; Jiguet, F. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117: 507-514.
- Dicke, M. 2000. Chemical ecology of host-plant selection by herbivorous

arthropods: a multitrophic perspective. *Biochemical Systematics and Ecology*, 28: 601-617.

Döbel, H.G.; Denno, R. T. F.; Coddington, J. A. 1990. Spider (Araneae) community structure in an intertidal salt marsh: effects of vegetation structure and tidal flooding. *Environmental Entomology*, 19: 1356-1370.

Dyer, L.A.; Letourneau, D.K. 1999. Trophic cascades in a complex terrestrial community. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 96: 5072-5076.

Fahrig, L . 2002 . Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications*, 12: 346–353

Fearnside, P. M.; Leal Filho, N. 2002. Soil and development from Amazonia: lessons from the Biological Dynamics of Forest Fragments Project. In: Bierregaard RO Jr, Gascon C, Lovejoy T. E, Mesquita R (eds) *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven, pp 291–312

Fernandes, G. W; Fagundes, M; Greco, M. K. B; Barbeitos, M.S; Santos, J. C. 2005. Ants and their effects on an insect herbivore community associated with the inflorescences of *Byrsonima crassifolia* (Linnaeus) H.B.K. (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 49: 264-269.

Floren, A.; Biun, A.; Linsenmair, K. E. 2002. Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia*, 131:137-144.

Fonseca, C.R. 1994. Herbivory and long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology*, 82:833-842.

- Fonseca, C.R.; Ganade, G. 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in a Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology*, 65: 339-347.
- Fonseca, C.R. 1999. Amazonian ant-plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 807-825.
- Fowler, H.G.; Venticinque, E.M. 1996. Spiders and understory myrmecophytes of central Amazon, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 40: 71-73.
- Frederickson, M.E. 2005. Ants species confer different partner benefits on two neotropical myrmecophytes. *Oecologia*, 143: 387-395.
- Gastreich, K.R. 1999. Trait mediated indirect effects of a Theridiid spider on ant-plant mutualism. *Ecology*, 80: 1066-1070.
- Gaume, L.; McKey, D. 1999. An ant-plant mutualism and its host-specific parasite: activity rhythms, young leaf patrolling, and effects on herbivores of two specialist plant-ants inhabiting the same myrmecophyte. *Oikos*, 84: 130-144.
- Gotelli, N. J.; Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.
- Greenstone, M. 1984. Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability. *Oecologia* 62: 299-304.
- Guimarães, P.R.; Rico-Gray, V.; Oliveira, P.S.; Izzo, T.J.; Reis, S.F.; Thompson, J.N. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology*, 17: 1797-1803.
- Halaj, J.; Ross, D. W.; Moldenke, A. R. 1997. Negative effects of ant foraging on spiders in Douglas-fir canopies. *Oecologia*, 109: 313-332.

- Halaj, J.; Ross, D. W.; Moldenke, A. R. 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies. *Journal of Arachnology* 26: 203-220.
- Heil, M.; McKey, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34: 425- 453.
- Heil, M.; Hilpert, A.; Krüger, R.; Linsenmair, K.E. 2004. Competition among visitors to extrafloral nectaries as a source of ecological costs of an indirect defence. *Journal of Tropical Ecology*, 20:201-208.
- Hölldobler, B.; Wilson, E.O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, 732 pp.
- Itioka, T.; Nomura, M.; Inui, Y.; Inoue, T. 2000. Difference in intensity of ant defense among three species of *Macaranga* myrmecophytes in Southeast Asian Dipterocarp forest. *Biotropica*, 32: 318-326.
- Izzo, T.J.; Vasconcelos, H.L. 2002. Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. *Oecologia*, 133: 200-205.
- Izzo, T.J. 2005. Recolonização de capoeiras com diferentes histórias de uso por plantas mirmecófitas e suas formigas associadas. *Dissertação de Doutorado*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Departamento de Ecologia.
- Izzo, T.J.; Vasconcelos, H.L. 2005. Ants and plant size shape the structure of the arthropod community of *Hirtella myrmecophila*, an Amazonian ant- plant. *Ecological Entomology*, 30: 652-656.

- Izzo, T.J.; Julião, G.R.; Almada, E.; Fernandez, G.W. 2006. Hiding from defenders: localized chemical modification on the leaves of an Amazonian ant-plant induced by a galling insect. *Sociobiology*, 182: 162-168.
- Jaenike, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 21: 243- 273.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20: 249-275.
- Janzen, D.H. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of mutualism. *Science*, 188: 936-937.
- Kasper, D. 2006. Fatores ambientais que influenciam a ocorrência e abundância de aranhas *Faiditus subflavus* (Theridiidae) em plantas do gênero *Maieta* (Melastomataceae). Curso de Campo Ecologia da Floresta Amazônica/ INPA/ PDBFF- Manaus.
- Kassen, R. 2002. The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 173-190.
- Koh, T. K.; Li, D. 2002. Population characteristics of a kleptoparasitic spider *Argyrodes flavescens* (Araneae: Theridiidae) and its impact on a host spider *Nephila pilipes* (Araneae: Tetragnathidae) from Singapore. *The Raffles Bulletin of Zoology*. 50: 153-160.
- Lapola, M.; Bruna, E.M.; Vasconcelos, H.L. 2003. Contrasting responses to induction cues by ants inhabiting *Maieta guianensis* (Melastomataceae). *Biotropica*. 35: 295- 300.
- Lawton, J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 28: 23–39

- Leston, D. 1973. The ant mosaic- tropical tree crops and limiting of pests and diseases. *Pest Abstracts and News Summaries*, 19: 311-341.
- Leston, D. 1978. A Neotropical ant-mosaic. *Annals of Entomological Society of America*, 71: 649–653.
- Levins, R. 1962. Theory of fitness in a heterogeneous environment. The fitness set and adaptive function. *American Naturalist*, 96: 361–373.
- Lewinsohn, T. M.; Novotny, V.; Basset, T. 2005. Insects on Plants: Diversity of Herbivore Assemblages Revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 597–620.
- Letourneau, D. K. 1990. Code of ant-plant mutualism broken by parasite. *Science* 248: 215-217.
- Lovejoy, T. E.; Bierregaard, R. O. J. 1990. Central amazonian forests and the minimum critical size of ecosystems project. *In: Gentry, A. H. (Ed) Four neotropical rain forest*. Yale University Press, New York, pp. 60-70.
- Majer, J.D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua-New Guinea and Australia- Its structure and influence on arthropod diversity. *In: J. Lassalle and I.D. Gauld, Editors, Hymenoptera, Biodiversity*, CAB International, New York : 115–141.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. *Blackwell Publishing, Oxford*. 260 pp.
- Michelangeli, F. A. 2003. Ant protection against herbivory in three species of *Tococa* (Melastomataceae) occupying different environments. *Biotropica*, 35: 181-188.

- Munday, P.L. 2004. Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biology*, 10: 1642- 1647.
- Myiashita, T. 2002. Population dynamics of two species of kleptoparasitic spiders under different host availabilities. *The Journal of Arachnology*, 30: 31-38.
- Moran, V.C.; Southwood, T.R.E. 1982. The guild composition of arthropod communities on trees. *Journal of Animal Ecology*, 51: 289-306.
- Osses, F.; Martins, E. G.; Romero, G. Q. 2007. Association of the stilt bug *Jalysus ossesae* Henry (Hemiptera: Heteroptera: Berytidae) with myrmecophytic plants of the genus *Maieta* (Melastomataceae) in a upland forest area in central Amazon, Brazil. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 109: 331-337.
- Philpott, S. M.; Ambrecht, I. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*, 31: 369–377
- Romero, G. Q.; Vasconcellos- Neto, J. 2004. Beneficial effects of flower- dwelling predators on their host plant. *Ecology*, 85: 446–457.
- Romero, G. Q.; Mazzafera, P; Vasconcellos- Neto, J; Trivelin, P. C.O. 2006. Bromeliad- living spiders improve host plant nutrition and growth. *Ecology*, 87: 803- 808.
- Romero, G. Q; Souza, J. C.; Vasconcellos- Neto, J. 2008. Anti- herbivore protection by mutualistic spiders and the role of plant glandular trichomes. *Ecology*, 89: 3105–3115.
- Romero, G. Q.; Izzo, T. J. 2004. Leaf damage induces ant recruitment in the Amazonian ant-plant *Hirtella myrmecophila*. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 675-682.

- Requena, G.S. 2007. Babás ou guarda-costas: a formiga *Pheidole minutula* (Myrmicinae) protege os filhotes ou as fêmeas da aranha *Faiditus subflavus* (Theridiidae)? Curso de Campo Ecologia da Floresta Amazônica/ INPA/ PDBFF- Manaus.
- Rypstra, A. L. 1983. The importance of food and space in limiting web-spider densities: a test using field enclosures. *Oecologia*, 59: 312-316
- Ruhren, S.; Handel, S. N. 1999. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. *Oecologia*, 119: 227- 230.
- Sanders, D.; Platner, C. 2007. Intraguild interactions between spiders and ants and top-down control in a dry grassland. *Oecologia*, 150: 611-624.
- Schowalter, T. D. 1995. Canopy arthropod communities in relation to forest age and alternative harvest practices in western Oregon. *Forest Ecology and Management*, 78: 115–125.
- Souza, A.L.T.; Martins, R.P. 2004. Distribution of plant-dwelling spiders: Inflorescences versus vegetative branches. *Austral Ecology*, 29: 432-349.
- Strong, D.R.; Lawton, J.H.; Southwood, T.R.E. 1984. Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms. *Blackwell Scientific*, Oxford. 313 pp.
- Vasconcelos, H.L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia*, 87: 295-298.
- Vasconcelos, H. L.; Davidson, D.W. 2000. Relationship between plant size and two Amazonian ant-plants. *Biotropica*, 32: 100-111.

Vollrath, F. 1987. Kleptobiosis in spiders. *In Ecophysiology of Spiders*. Nentwig W. Springer-Verlag, Berlin, pp. 274-286.

Yu, D.W.; Pierce, N.E. 1998. Castration parasite of an ant-plant mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London B.*, 265:375-382

Yu, D.W. 2001. Parasites of mutualism. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 529-546.

Wilkinson 1990. SYSTAT: *The system for statistics Systat, version 8.0 for Windows*. Evanston, Illinois. 822 pp.