



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ – UESC
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA



**HISTÓRIA NATURAL DE *Azteca paraensis bondari* (FORMICIDAE:
DOLICHODERINAE): NIDIFICAÇÃO, ESTRUTURA DA POPULAÇÃO E
INTERAÇÃO COM HEMIPTERA/STENORRYNCHA**

REBECA QUINTO DE MENEZES

ILHÉUS-BA
2020

REBECA QUINTO DE MENEZES

**HISTÓRIA NATURAL DE *Azteca paraensis bondari* (FORMICIDAE:
DOLICHODERINAE): NIDIFICAÇÃO, ESTRUTURA DA POPULAÇÃO E
INTERAÇÃO COM HEMIPTERA/STENORRYNCHA**

Dissertação apresentada á Universidade Estadual de Santa Cruz, como exigência para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Área de concentração: Zoologia
Orientadora: Dr^a Cléa dos Santos F. Mariano

ILHÉUS-BA
2020

REBECA QUINTO DE MENEZES

HISTÓRIA NATURAL DE *Azteca paraensis bondari* (FORMICIDAE:
DOLICHODERINAE): NIDIFICAÇÃO, ESTRUTURA DA POPULAÇÃO E
INTERAÇÃO COM HEMIPTERA/STENORRYNCHA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia da
Universidade Estadual de Santa Cruz, como parte das exigências para a disciplina
de qualificação no mestre em Zoologia.

Área de concentração: Zoologia Aplicada
Orientadora: Dr^a Cléa dos Santos F. Mariano

Ilhéus, ____ de Fevereiro de 2020.

Prof^a. Dr^a. Cléa dos Santos Ferreira Mariano
UESC/DCB
(Orientadora)

Prof. Dr. Jacques Hubert Charles Delabie
UESC DCAA/CEPLAC/CEPEC

Prof. Dr. Marcelo Madureira
UNEB

Dr. Elmo Borges de Azevedo Koch
CEPLAC/CEPEC

RESUMO

Os insetos sociais constituem o grupo animal dominante nos ecossistemas terrestres. Dentre estes insetos, as formigas são reconhecidas pela sua abundância e diversidade notáveis, que são alguns dos fatores que permitem às milhares de espécies interagirem com outros organismos, como insetos e plantas. As espécies do gênero *Azteca*, todas arborícolas, constroem ninhos envelopados, com estruturas satélites distribuídas pela extensão da árvore hospedeira. Algumas espécies, como *Azteca paraensis bondari*, se associam frequentemente com epífitas formando jardins de formigas, e ainda podem se associar com hemípteros da superfamília Coccoidea e com outros himenópteros. A natureza dessas interações e a composição da população dessas colônias não está descrita e este trabalho tem o objetivo de estudar a história natural de *Azteca paraensis bondari*, com ênfase na interação formiga-planta-hemíptero. As observações foram feitas no Centro de Pesquisas de Cacau em Ilhéus, Bahia, Brasil. Três ninhos de *A. paraensis bondari* foram observados durante 16 h por 4h/dia: 2h de manhã e 2h de tarde para cada ninho. As informações coletadas dizem respeito à nidificação da espécie, localização e distribuição dos ninhos e à caracterização e frequência dos comportamentos observados. Após as primeiras observações os ninhos foram coletados, triados e no mínimo 150 indivíduos de cada colônia foram montados para análises morfométricas. Essas medidas foram tomadas para estudar as características da população. Cada colônia de *A. paraensis bondari* apresentou interação com duas espécies de hemípteros e duas espécies de epífitas. A espécie de hemíptero que utiliza a epífita como fonte alimentar é sempre a mesma em todas as colônias observadas, mas o hemíptero que utiliza a árvore hospedeira para se alimentar variou nas três colônias, provavelmente porque as árvores hospedeiras são de espécies diferentes. Na interação com as epífitas as formigas utilizam recursos alimentares obtidos através de nectários florais e extraflorais e participam da dispersão e polinização dessas espécies. As formigas fornecem compostos nutricionais às epífitas através da construção de jardins de formigas. Através das análises morfométricas observou-se um padrão bimodal entre as subcastas de operárias dessa espécie. As operárias *minor* são encontradas com maior frequência em todos os ninhos, principal e satélites, do que as operárias *major* e nos abrigos de hemípteros as operárias eram compostas quase que exclusivamente por operárias *minor*.

Palavras chave: Interações formiga-insetos, jardim de formigas; Região Neotropical

ABSTRACT

Social insects are the dominant animal group in terrestrial ecosystems. Among these insects, ants are recognized for their remarkable abundance and diversity, which are some of the factors that allow thousands of species to interact with other organisms, such as insects and plants. The species of the *Azteca* genus, all arboreal, build enveloped nests, with satellite structures distributed over the extension of the host tree. Some species, such as *Azteca paraensis bondari* are associated with epiphytes forming ant gardens and can also be associated with Hemiptera of the superfamily Coccoidea and with other hymenopterans. The nature of these interactions and the population composition of these colonies is not described, and this work aims to study the natural history of *A. paraensis bondari*, with an emphasis on the ant-plant-hemipteral interaction. The observations were made at the Cocoa Research Center in Ilhéus, Bahia, Brazil. Three nests of *A. paraensis bondari* were observed for 32 h, 4 h / day: 2 h in the morning and 2 h in the afternoon for each nest. The information collected concerns the nesting of the species, the location and distribution of the nests and the characterization and frequency of the observed behaviors. After the first observations, the nests were collected, screened and at least 150 individuals from each colony were assembled for morphometric analysis. These measures were taken to study the characteristics of the population. Each colony of *A. paraensis bondari* showed interaction with two species of Hemiptera and two species of epiphytes. The species of hemipterus that uses the epiphyte as a food source is always the same in all the colonies observed, but the hemipterans that uses the host tree to feed varied in the three colonies, probably because the host trees are of different species. When interacting with epiphytes, ants use food resources obtained through floral and extrafloral nectaries and participate in the dispersion and pollination of these species. Ants provide nutritional compounds to epiphytes by building ant gardens. Through morphometric analysis, a bimodal pattern was observed among the subcastes of workers of this species. *Minor* workers are found more frequently in all nests, principal and satellites, than *major* workers and in hemipter shelters, workers were composed almost exclusively of *minor* workers.

Keywords: ant–insect interactions, ant-garden, Neotropical Region

“A nossa felicidade depende mais do que temos nas nossas cabeças, do que nos nossos bolsos.”

Arthur Schopenhauer

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiro a Deus por todas as oportunidades que me foram proporcionadas e pelas pessoas especiais que ele colocou em meu caminho e que me ajudaram e me fortaleceram na minha trajetória.

Aos meus pais e meus familiares que me incentivaram e apoiaram nas minhas decisões ao longo da vida. Principalmente meus pais e a minha madrinha que sempre foram minhas ancoras nos momentos mais difíceis da minha vida.

A minha Orientadora Cléa que me guiou muitas vezes, me dando muitos conselhos, sempre se mostrando preocupada quando eu estava passando por algum problema e por junto com Jacques sempre proporcionar um ambiente acolhedor e familiar em ambos os Laboratórios.

Ao pessoal do Laboratório de Mirmecologia da CEPLAC que sempre me receberam bem, foram companheiros, prestativos e sempre me acolheram no grupo. Em especial a Zé Raimundo que me ajudou e me guiou nos campos, me orientando onde encontrar os ninhos. Crispim e Gilmar que se disponibilizaram em coletar os ninhos de vespa.

Aos meus amigos do Laboratório de Artrópodes Sociais da UESC.

Laís (Lalai) que foi companheira fiel em meus campos, me suportando durante todo esse tempo e me ajudando em tudo que eu precisasse.

A Ivone que me aconselhou em vários momentos e me ajudou em momentos de desespero. Lorena que sempre me fez rir e abriu a minha mente para várias coisas.

A Mi que é uma companheira para todas as horas, me apoiou nas minhas decisões, sempre disposta a me ajudar, me dando conselhos preciosos, mesmo que muitas vezes eu estivesse no papel de conselheira também.

Laís (LLL) sempre esteve torcendo por mim, me aconselhando e me zoando também.

Os meus amigos da graduação: Ju, Mari, Bia, Thomas, Thay, Ane, Carlinha e Sem que me apoiaram e comemoraram essa nova fase da minha vida e que mesmo estando distantes sempre encontraram uma forma de se fazerem presentes.

Saibam que todos foram essenciais para que eu pudesse chegar até aqui, que são muito preciosos e que estão sempre no meu coração e nas minhas memórias mais marcantes.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	6
1.1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	7
2. OBJETIVOS.....	13
2.1. GERAL.....	13
2.2. ESPECÍFICOS.....	14
3. MATERIAL E MÉTODOS	15
3.1 ANALÍSE DOS DADOS.....	16
4. RESULTADOS	18
4.1 HISTÓRIA NATURAL DE <i>Azteca paraensis bondari</i>	18
4.2 RELAÇÃO ENTRE AS VARIÁVEIS MORFOMÉTRICAS EM <i>A. paraensis bondari</i>	33
5. DISCUSSÃO	44
5.1 HISTÓRIA NATURAL DE <i>Azteca paraensis bondari</i>	44
5.2 RELAÇÃO ENTRE AS VARIÁVEIS MORFOMÉTRICAS EM <i>A. paraensis bondari</i>	49
6. CONCLUSÃO	51
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	52

1. INTRODUÇÃO

Na família Formicidae, as espécies da subfamília Dolichoderinae possuem distribuição mundial, com 28 gêneros e 711 espécies descritas (BOLTON, 2019). As formigas desse grupo não possuem ferrão inoculador de peçonha, porém uma glândula localizada na região anal produz um composto defensivo, que é liberado quando são perturbadas ou esmagadas. O composto tem um odor pungente e irritante que repele eventuais predadores. Dentre esses gêneros, alguns interagem mutualisticamente com hemípteros (FOREL, 1878; SHATTUCK, 1992; DELABIE, 2001; BOUDINOT, 2015; BOLTON, 2019).

O gênero *Azteca* Forel, 1878, contém 84 espécies e 28 subespécies todas arborícolas com distribuição na Região Neotropical e Neártica (BOLTON, 2019). Os ninhos podem estar localizados no interior oco da planta hospedeira (domácias) ou no exterior, em ninhos cartonados (DELABIE, 2001) construídos com diversos materiais, tais como partes de galhos e cascas de vegetais, solo e materiais orgânicos (FOREL, 1929; WHEELER, 1910).

Algumas espécies tais como *Azteca alfari* Emery, 1893 e *Azteca constructor* Emery, 1896 são associadas a plantas mimercófitas da família Urticaceae, do gênero *Cecropia* (SCHUPP, 1986; VASCONCELOS & CASIMIRO, 1997). As plantas desse gênero possuem diversas modificações anatômicas, como estruturas ocas, aberturas pré-estabelecidas e não vascularizadas, que facilitam o estabelecimento das rainhas para nidificação além de fornecer nutrição proteica para as formigas (OLIVEIRA *et al.*, 2015). Por sua vez as formigas protegem a planta contra herbivoria, sendo essencial em plantas consideradas pioneiras e de crescimento acelerado (OLIVEIRA *et al.*, 2015). Além de plantas, existem registros de associação de *Azteca chartifex* Forel, 1896 com vespas do gênero *Polybia* (DE SOUZA *et al.*, 2013; VIRGÍNIO, 2015). Isso deve-se ao fato de que formigas desse gênero são dominantes, agressivas e territorialistas, fornecendo para as vespas proteção contra predadores (DE SOUZA *et al.*, 2013; BOLTON, 2019). Além disso, interações trofobióticas acontecem com hemípteros da superfamília Coccoidea (DELABIE, 2001).

Algumas espécies desse gênero nidificam em plantas do gênero *Cecropia*, que possuem diversas modificações anatômicas facilitadoras da associação com as formigas. Dentre as modificações estão troncos ocos, aberturas pré-estabelecidas, com tecido mais fino e não vascularizados, que facilitam o estabelecimento da rainha para a nidificação. Além disso, a planta fornece nutrição à base de proteína para as formigas através dos corpos müllerianos (OLIVEIRA *et al.*, 2015). A colonização das plantas por indivíduos de *Azteca* está mais relacionada à disponibilidade de alimento do que à facilidade de nidificação (FADIL, 2013). As colônias preferem espécies de *Cecropia* que possuem mais corpos müllerianos, em comparação com aquelas que os possuem em menor quantidade (MURCIA *et al.*, 2015).

Azteca paraensis bondari Borgmeier, 1937 é comumente encontrada em plantações de cacau e florestas nativas do estado da Bahia. Essa formiga forma colônias polidômicas conhecidos como jardins de formigas (DELABIE, *et al.*, 2007). Esta espécie é considerada praga nas plantações de cacau na Bahia, devido aos danos físicos infligidos à planta, uma vez que raspa os brotos das plantas nos níveis superiores das árvores para extrair uma goma usada como cimento de ninho (DELABIE, 1990).

1.1 Fundamentação Teórica

Polidomia em Formigas

Polidomia corresponde à estruturação de uma colônia em pelo menos dois ninhos espacialmente separados, mas socialmente conectados (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). A separação espacial entre os dois ninhos deve ser maior que a distância entre duas câmaras dentro de um ninho central (DEBOUT *et al.*, 2007). Considerando que o ninho é uma estrutura que abriga operárias e imaturos em diversos estágios de desenvolvimento independente da ocorrência de fêmeas reprodutivas, a presença das crias resulta nos comportamentos de cuidado com a prole, manutenção e defesa do ninho e renovação dos indivíduos deste ninho

(DEBOUT *et al.*, 2007). A comunicação entre os ninhos é feita pelo transporte de imaturos de um ninho com rainha para outro ninho sem rainha; dessa forma essa definição de polidomia não exclui as espécies monogínicas (DEBOUT *et al.*, 2007).

Outras estruturas satélites que são comumente encontradas em colônias polidômicas não se encaixam na definição de ninho segundo Debout *et al.* (2007). exemplo disso são as estruturas de proteção e abrigo de trofobiontes, pois não há prole presente nessas estruturas.

Por ser uma característica evolutivamente instável, a polidomia evoluiu inúmeras vezes de forma independente em Formicidae, e está presente nas subfamílias Ponerinae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae, Aneuretinae, Dolichoderinae e Formicinae em todos os continentes (DEBOUT *et al.*, 2007). Metade dessas espécies são ecologicamente dominantes, podendo ser terrícolas ou arborícolas. *Myrmica punctiventris* Roger, 1863, *Tapinoma sessile* (Say, 1836) e *Formica truncorum* Fabricius, 1804, por exemplo, apresentam polidomia sazonal. Isso ocorre quando uma colônia ocupa um único ninho seu, porém, se fraciona em dois ou mais locais de nidificação na sua fase ativa e retorna a ocupar apenas um único ninho novamente no inverno (MACKAY & MACKAY, 1984; HERBERS & GRIECO, 1994; DEBOUT *et al.*, 2007). Essa ocorrência é rara, acontecendo em apenas 10% das espécies polidômicas (DEBOUT *et al.*, 2007). A polidomia não está fortemente associada à poliginia, pois metade das espécies polidômicas são aparentemente monogínicas (Hölldobler & Wilson, 1977).

Polimorfismo em Formigas

A sociedade das formigas é quase completamente composta por fêmeas, cuja estrutura é determinada pela diferença morfológica e fisiológica dos membros femininos das colônias (WHEELER, 1986). Entre os himenópteros sociais as formigas obtêm destaque por possuírem um sistema complexo de castas de operárias, podendo essas ser polimórficas ou dimórficas (WHEELER, 1986). Oster & Wilson (1978) questionam o porquê de o polimorfismo na casta de operárias não ocorrer com maior frequência se essa característica é muito vantajosa. Wheeler (1986) sugere que a resposta esteja na relação entre o controle gênico exercido nesses indivíduos e a produção de casta operárias. É possível que o sistema de

controle para a produção de rainhas restrinja a evolução de castas operárias (WHEELER, 1986).

A determinação precoce do desenvolvimento dos imaturos em rainhas e operárias pode ser importante para o polimorfismo, e essa divergência proporciona um período maior no desenvolvimento das operárias para que ocorram diferenças de tamanho e alometria (WHEELER, 1986). O tamanho das operárias produzidas na colônia também pode mudar durante o crescimento da mesma (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). As primeiras operárias produzidas por uma colônia recém fundada, em muitas espécies, são operárias “minor”, pois essas operárias são menores que as menores operárias em uma colônia madura (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

A determinação da diferenciação entre rainhas e operárias ocorre durante a embriogênese e aparentemente esta diferenciação é desencadeada pelos hormônios maternos. A divergência entre essas duas castas provavelmente ocorre no momento da eclosão (PASSERA & SUZZONI, 1979). Isso permite que a variação nutricional seja voltada para as diferenciações morfológicas da casta operária, em geral é dimórfica (WHEELER, 1986).

Dessa forma o gênero *Azteca* apresenta uma variação dimórfica, que divide as operárias em duas subcastas (FOREL, 1878). Esse dimorfismo determina o aparecimento de operárias *major* e operárias *minor* (WHEELER, 1986).

A diferenciação entre essas duas subcastas não é muito clara, principalmente em espécies com operárias menores. Entretanto, *Azteca chartifex laticeps* Forel, 1899 exibe uma bimodalidade clara na casta das operárias (WHEELER, 1986). As diferenças tanto na morfologia externa quanto no comportamento podem refletir diretamente na divisão clara do trabalho dentro da colônia (WHEELER, 1986).

Diferente de outras espécies com polimorfismo de casta como por exemplo *Solenopsis* ou *Atta*, as operárias de tamanho maior no gênero *Azteca* constituem a maior força de trabalho dentro da colônia e possuem uma gama de tarefas a desempenhar dentro da colônia, o que as torna mais diversificadas do que aquelas operárias maiores encontradas em outras espécies de formigas (WHEELER, 1986).

Jardins de formigas

O primeiro relato de associação entre algumas espécies de epífitas e formigas arborícolas tropicais foi feito por Ule (1902). É considerado um jardim de formiga um modelo no qual existe a interação de pelo menos uma espécie de epífita e uma espécie de formiga (BELIN-DEPOUX, 1991), quando as formigas coletam ativamente sementes de epífitas e as cultivam em seus ninhos. Segundo Ule (1902) as plantas que são encontradas em jardins de formigas são altamente especializadas e não sobreviveriam sem as formigas, pois dependem delas para a dispersão de suas sementes. As formigas então se beneficiaram das raízes dessas plantas que fazem parte da estrutura de seus ninhos e conferem rigidez aos mesmos (ULE, 1902, 1906). As epífitas se beneficiam da dispersão das sementes em locais favoráveis à germinação, onde as operárias são atraídas pela presença de elaiossoma e compostos atrativos nas sementes. Por sua vez Wheeler (1921) rejeitou a hipótese de Ule, contrapondo que os ninhos dessas formigas se instalavam em locais da planta onde essas epífitas já estavam presentes.

Das mais de 15.000 espécies de epífitas neotropicais, poucas são encontradas em jardins de formigas (BELIN-DEPOUX, 1991; MADISON, 1979). A maioria dessas espécies apresenta frutos carnosos, sementes pequenas e com elaiossoma e possuem a capacidade de autogamia (MADISON, 1979).

As sementes das epífitas que constituem os jardins de formigas possuem formas de atrair as formigas para que as levem para seus ninhos. Ao levarem essas sementes para seus ninhos, as formigas depositam-nas nas paredes do ninho (ULE, 1905; KLEINFELDT, 1978; MADISON, 1979). As plantas em troca oferecem recursos alimentares para essas espécies de formigas nas formas de elaiossoma nas sementes, corpúsculos de Müller, corpos perolados, nectários florais e extraflorais além de fornecer um local adequado para a criação de hemípteros associados à essas formigas (KLEINFELDT, 1978). Outro benefício que as plantas proporcionam é o envoltório protetor composto por raízes fibrosas e ramificadas que se propagam por toda a parede do ninho, conferindo uma maior integridade estrutural ao mesmo (ULE, 1905; KLEINFELDT, 1978).

Associação mutualística com hemípteros

Os insetos da ordem Hemiptera são, em sua maioria, herbívoros especializados na extração da seiva de plantas (DEJEAN *et al.*, 1996; DEJEAN *et al.*, 2000). Apresentam como principal característica a estrutura bucal do tipo picador sugador, que é capaz de penetrar os tecidos das plantas (AUCLAIR, 1963; CARVER *et al.*, 1991). Provavelmente, a demora com que esses insetos localizam a porção ideal da planta para a extração da seiva até a remoção do aparelho bucal dos tecidos da planta os tornam vulneráveis a predadores, o que pode ter sido um dos fatores determinantes para a evolução do mutualismo com as formigas (DELABIE, 2001). As características que eles possuem e que facilitam a interação com as formigas são o hábito de vida sedentário, comportamento de agregação e ampla distribuição (DELABIE, 2001).

A produção do honeydew pelos hemípteros é feita através do sistema digestório, onde compostos como excesso de água, açúcares e outros elementos são eliminados rapidamente (AMMAR, 1985; CARVER *et al.*, 1991; PESSON, 1994). Devido ao grande volume do líquido que passa através do seu corpo, os hemípteros precisam excretá-lo pelo ânus em forma de gota (AUCLAIR, 1963; DOUGLAS *et al.*, 1998).

A maioria das formigas que utiliza o honeydew dos hemípteros é oportunista, utilizando também nectários extraflorais de plantas para suplementação da alimentação. Assim, a associação mutualística entre ambos não é em geral a única forma de alimentação dessas formigas. A maioria das famílias de hemípteros associados a formigas produz o honeydew a partir do floema da planta hospedeira, exceto a família Cercopidae, que utiliza o xilema (CARTER, 1962; GULLAN, 1997; DELABIE, 2001).

Houve adaptações morfofisiológicas na história evolutiva da interação entre esses dois grupos. Uma das adaptações mais importantes refere-se ao sistema digestório, devido à um aumento considerável da sua dieta líquida. Algumas espécies da subfamília Dolichoderinae apresentam uma redução na musculatura desse sistema, e dessa forma o transporte do líquido pelos ductos é passivo, diminuindo o gasto energético. Essa energia que não foi gasta pode ser redirecionada para o forrageamento, já que este é extremamente exaustivo e há

uma necessidade de armazenamento dos recursos por um longo tempo (EISNER, 1957; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; TOBIN, 1994; WILSON, 1987).

Segundo Eisner (1957), a evolução dessa adaptação do sistema digestório surgiu de forma independente em Formicinae e Dolichoderinae. Ambas possuem adaptações semelhantes, porém Baroni-Urbani (1992) sugeriu que essa evolução aconteceu apenas uma vez e que essa é mais avançada na tribo Tapinomini, incluindo os gêneros *Azteca* e *Technomyrmex*.

Em grupos que possuem o transporte alimentar passivo, a maior parte do alimento líquido permanece no papo para ser compartilhado com os companheiros de ninho através da trofalaxia, sendo pequenas quantidades regularmente direcionadas ao intestino médio para ser digerido pelo indivíduo. Dessa forma as operárias desse grupo são proporcionalmente alimentadas com mais recursos líquidos do que indivíduos de outros grupos, pois o transporte passivo permite que apenas líquido e pequenas partículas sólidas sejam transportadas de forma reversa e passem pela barreira entre o papo e o proventrículo (EISNER, 1957).

Quando há interação por trofobiose facultativa, as formigas oferecem uma proteção direta aos seus trofobiontes. Os benefícios indiretos também são oferecidos através da eliminação de insetos mortos, comportamento que diminui a infestação por parasitas (WAY, 1954; MAJER *et al.*, 1994; GULLAN, 1997). Muitas vezes a taxa de sobrevivência desses hemípteros depende da dominância e agressividade das formigas que os protegem. Em alguns casos esses indivíduos são marcados pelo odor da colônia, facilitando seu reconhecimento em detrimento aos de outras colônias (SCHÜTZE & MASCHWITZ, 1991; DELABIE, 2001). Também são construídos abrigos para a proteção, assim como algumas formigas cuidam dos ovos da espécie associada dentro de seus ninhos. Muitas espécies de Coccoidea, Aphidoidea, Aleyrodoidea, Psylloidea e diversos membracídeos e fulgorídeos que possuem relação de trofobioses com formigas exibem diferentes estágios de evolução simbiótica, o que sugerem que essas associações evoluíram de forma independente várias vezes (MASCHWITZ *et al.*, 1995; MASCHWITZ *et al.*, 1996; DILL & MASCHWITZ, 1998). Em estágios mais avançados da trofobiose, a relação entre ambos é obrigatória (MASCHWITZ *et al.*, 1995; MASCHWITZ *et al.*, 1996; DILL & MASCHWITZ, 1998).

Outro aspecto importante a considerar é a manipulação, remoção ou transporte desses trofobiontes para locais adequados para as formigas (NIXON, 1951; CARROLL & JANZEN, 1973). A escolha desse local pode ser influenciada por diversos fatores, atuando de forma individual ou coletiva (DELABIE, 2001).

As espécies de formigas trofobiontes são em sua maioria arborícolas, territoriais, onívoras, oportunistas, predadoras ou detritívoras, sendo capazes de recrutar um grande contingente do ninho para a fonte de alimento. Geralmente pertencem às subfamílias Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae, com alguns casos relatados em Pseudomyrmecinae e Ponerinae (CARROLL & JANZEN, 1973; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DELABIE, 2001).

Apesar de territórios mutuamente exclusivos serem comuns em espécies arbóreas tropicais, o mesmo não pode ser dito para espécies que nidificam e forrageiam no solo (MAJER et al, 1954; VANDERPLANK, 1960; JACKSON, 1984). Algumas das explicações para essa diferença de comportamento é que recursos arbóreos são mais valiosos a título de defesa do que os recursos encontrados em solo, levando em conta hemípteros como fonte alimentar, sendo esses mais ricos em nutrientes essenciais para as colônias. Assim a densidade de formigas nas folhagens pode ser reduzida, e locais estratégicos como ramos e junções de galhos podem ser utilizados como “postos” de defesa, o que facilita a defesa desses recursos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1978).

Segundo Davidson (1993), é desejável incluir mais uma explicação que levasse em conta que os estratos arbóreos possuem uma maior produtividade que os estratos terrestres, pois recebem mais intensidade luminosa solar, o que aumenta significativamente os recursos em relação ao solo. Dessa forma, a disponibilidade de carboidratos (CHO) é diretamente proporcional à ocorrência de comportamento de defesa de território exclusivo.

Levando em conta o alto nível de competição inter e intraespecífica, muitas espécies *Azteca*.

defendem com extrema agressividade seus territórios de forma a torná-los exclusivos, formando, assim, os denominados “mosaicos de formigas” (LESTON, 1978; MAJER et. al, 1994).

2. Objetivos

2.1 Geral

Descrever aspectos relativos à nidificação, estrutura populacional e a interações formiga-hemíptero para compreensão da história natural de *Azteca paraensis bondari*.

2.2 Específicos

- Caracterizar a história natural de *A. paraensis bondari* na região sudeste da Bahia.
- Caracterizar a estratégia de nidificação, estrutura da população e a diferenciação do trabalho entre as subcastas de *A. paraensis bondari*
- Descrever a interação *A. paraensis bondari*- hemípteros.
- Descrever as espécies de vespas que interagem com *A. paraensis bondari*
- Verificar os efeitos da distância entre os ninhos principal e os ninhos satélites no tamanho dos indivíduos da casta operária na espécie estudada.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudos

As observações e coletas foram realizadas no município de Ilhéus, na Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC) (14°45'19"S 39°13'53"W) nas áreas experimentais denominadas Matinha, Cacau Velho e na área próxima ao Centro de Extensão (CENEX).

A Matinha e o Cacau Velho são áreas experimentais com plantação de cacau, sendo a Matinha uma área de cabruca e o Cacau Velho uma área de plantação de cacau do tipo derruba total. A área do CENEX é o pátio externo do edifício onde são encontradas algumas espécies de árvores frutíferas.

A definição de colônia e ninho utilizada neste trabalho foram retiradas da definição de polidomia proposta por Debout *et al.*, 2007. As colônias polidômicas devem ter pelo menos dois ninhos espacialmente separados. São considerados ninhos dentro dessas colônias estruturas que abrigam operárias e imaturos (ovos, larvas e pupas) independente da presença de uma ou mais fêmeas reprodutivas; por sua vez, as estruturas satélites (abrigo de trofobiontes) não são considerados ninhos pela ausência de imaturos.

Observações e Coleta

Os ninhos em campo foram marcados com fitas coloridas e placas. Para cada colônia com o auxílio de uma escada e uma prancheta com a lista de comportamentos e lápis, foram observados os comportamentos de interação com hemípteros e epífitas previamente definidos na literatura para o gênero *Azteca* e outras espécies que participam dessas interações. Cada colônia foi observada 4 horas por dia durante dois dias, à razão de 2 horas no período da manhã e 2h no período da tarde. Nesses períodos foram observados seguintes caracteres:

- Tipo de Habitat
- Hemípteros associados
- Vespas associadas

- Epífitas associadas
- Distribuição dos ninhos satélites

A identificação das espécies associadas foi feita com o auxílio dos professores Jomar Jardim (epífitas), Ana Lúcia Peronti (hemípteros) e Gilberto Marcos de Mendonça (vespas).

Posteriormente para cada colônia foram medidas com o auxílio de uma fita métrica, as distâncias entre o ninho principal e de cada ninho satélite, sendo o ninho principal definido como o ninho de maior tamanho. O ninho principal e os ninhos satélites de cada colônia foram coletados utilizando podão para serrar o galho onde o ninho estava localizado e os ninhos foram transportados em sacos plásticos. No laboratório, as medidas de comprimento e largura de cada ninho foram feitas utilizando uma fita métrica.

Triagem do material

Cada ninho posteriormente foi triado, retirando-se uma porção e das amostras foram retirados no mínimo 150 indivíduos de cada colônia, sendo 50 do ninho principal e 50 de cada ninho satélite e essas amostras foram colocadas em tubos com álcool 70%. As amostras populacionais de duas colônias foram montadas no Laboratório de Artrópodes Sociais da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC).

Foram realizadas medidas morfométricas em 150 indivíduos/colônia de acordo com o protocolo proposto por Ward (1988), com adaptações propostas por Miranda (2019) das seguintes regiões do corpo das formigas: Largura da cápsula cefálica (HW); comprimento máximo da cápsula cefálica (HL); comprimento de Weber (WL), com um sistema de análise de imagens composto por estereomicroscópio Huvitz HSZ e do software Q-Capture Image Pro Discovery.

Análise de Dados

Após as medições, foi verificado se existem correlações entre as distintas medidas morfológicas dos indivíduos com a distância entre os ninhos satélites e o ninho principal. Inicialmente se observou a relação entre o comprimento e largura

dos ninhos satélites e a distância para o ninho principal. Os volumes estimados para as colônias foram calculados utilizando as fórmulas matemáticas:

$$1. V = \frac{4}{3} * \pi * r^2$$

$$2. V = \frac{\frac{4}{3} * \pi * a * b * c}{2}$$

$$3. V = \frac{\frac{(\pi * h)}{6} * (3 * r^2 + h^2)}{2}$$

$$4. V = \frac{a * b * c}{2}$$

1. Fórmula para ninhos de forma esférica
2. Fórmula para ninhos de forma semi- elipsoide
3. Fórmula para abrigo de hemípteros de forma Segmento esférico de uma base
4. Fórmula para abrigo de hemípteros em forma de paralelepípedo

Legenda: r – raio; a – comprimento; b – altura; c –largura; π – Pi e h - altura

Foi observada a relação entre o tamanho da cabeça das operárias e o comprimento de Weber com o uso de análises de regressão, para avaliar se estas duas variáveis poderiam separar grupos polimórficos, considerando os indivíduos de toda colônia e dos diferentes ninhos por colônia. Foram avaliadas as relações entre as classes de tamanho considerando a variável medida, largura da cabeça (uma parte morfológica considerada confiável, pois não sofre tantos danos no processo de coleta e montagem) por colônia de *A. paraensis bondari*.

O padrão de distribuição dos indivíduos foi avaliado de acordo com a variável morfométrica “largura da cabeça” (HW) para cada colônia, tratando cada ninho

(principal e ninhos satélites) individualmente. Para avaliar se esse padrão de formação de classes de tamanho varia com relação à distância dos ninhos satélites até o ninho principal, foi medido o valor correspondente a cada classe (calculando a área correspondente a cada pico) formada. Foi determinada a razão entre as classes/picos de tamanho de largura de cabeça formados. Como nem todos os ninhos apresentaram um padrão bimodal, foi acrescido uma unidade “+1” para o cálculo correspondente à área de cada classe de tamanho.

Foram realizadas análises de correlação: razão da largura da cabeça com o volume dos ninhos, razão da largura da cabeça com a distância ao ninho principal e o volume do ninho com a distância ao ninho principal. Finalmente, foi analisado a relação entre o tamanho médio da largura da cabeça e os diferentes tipos de ninhos (Ninho principal (NP), Ninho satélite 1 (S1), Ninho satélite (S2) e o abrigo para os hemípteros (SH)) e colônias usando uma análise de variância - ANOVA fatorial, seguido pelo teste de comparações múltiplas de Tukey. Para essa análise foram desconsiderados os ninhos satélites três e quatro da colônia 1 (C1). As análises descritas e figuras produzidas foram realizadas usando os pacotes *vegan* e *ggplot2* no software R v. 3.6.2 (R Core Team 2019), e *StatView* V.5.0.1.

4. RESULTADOS

4.1. História Natural de *Azteca paraensis bondari*

A. Estrutura e caracterização da nidificação

Os ninhos de *Azteca paraensis bondari* são construídos em árvores de médio a grande porte, como *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae), *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae) e *Theobroma cacao* L. (Sterculiaceae).

Estas construções possuem uma forma arredondada e maciça, onde a estrutura formada por porções de solo e rasps de folha é construída nos espaços entre as raízes da epífita *Codonanthopsis uleana* (Fritsch) Chautems & Mat. Perret (Gesneriaceae), podendo haver na região superior do ninho outra epífita, *Coryanthes* sp. (Orchidaceae) (Figura 1). As colônias de *A. paraensis bondari* são polidômicas e todos os ninhos (principal + satélites) observados apresentam interação com *C. uleana*, mas apenas os ninhos de maior tamanho apresentam ambas as espécies de epífita. Próximos às colônias de *A. paraensis bondari* também foram encontrados ninhos de vespas (um por colônia), de *Angiopolybia pallens* (Lepeletier, 1836), *Parachartergus pseudoapicalis* Willink, 1959, *Polybia rejecta* (Fabricius, 1798) e *Protopolybia exigua* (Saussure, 1906). Todas as colônias observadas possuíam pelo menos uma colônia de *Azteca chartifex* Forel, 1896 nidificando em árvores vizinhas.



Figura 1. Ninho de *A. paraensis bondari*, associado a *Coryanthes* sp. (Orchidaceae) e *Codonanthopsis uleana* (Gesneriaceae).

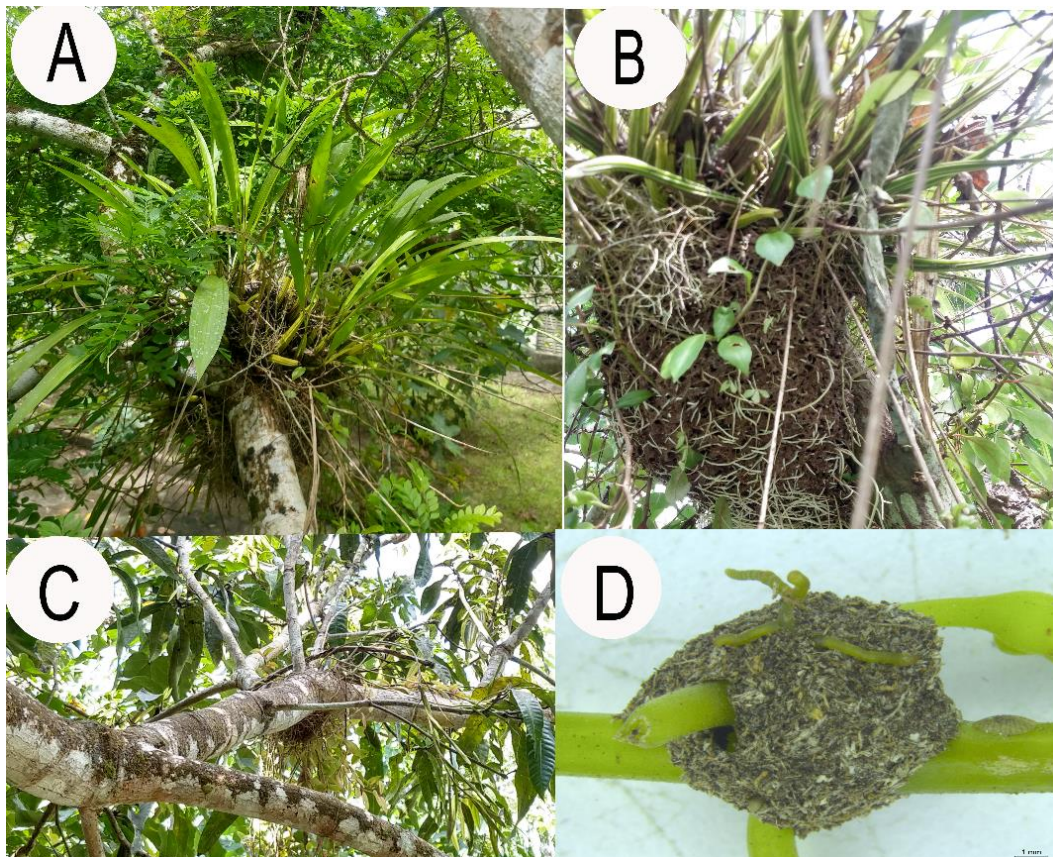


Figura 2. Ninhos de *A. paraensis bondari*. A e B- Ninho principal; C – Ninho satélite e D – Abrigo para hemípteros.

Não houve uma grande variação de tamanho entre os ninhos principais das quatro colônias, que variou entre 30 cm de comprimento e 22 cm de largura até 40 cm de comprimento e 28 cm de largura (Tabela 1). O ninho satélite de maior tamanho apresentou 30 cm de comprimento e 17 cm de largura. Por sua vez, o de menor tamanho apresentou 11 cm de comprimento e 9 cm de largura. Os ninhos satélites mais próximos estavam localizados a 0,4 m de distância do ninho principal (NP) e o ninho satélite mais distante do NP estava localizado a 4,3 m de distância deste (Tabela 1). A distância média dos ninhos satélites para o principal foi de $2,6 \pm 1,6$ m. Ainda em relação ao tamanho dos ninhos satélites, não foi encontrada uma correlação significativa entre o volume dos ninhos satélites e a distância até o ninho principal (Figura 3).

Tabela 1. Medidas obtidas das colônias de *A. paraenses bondari*. S = ninho satélite; NP = ninho principal; SH = abrigo para os hemípteros.

Colônia	Ninho	Comprimento (cm)	Largura (cm)	Distância (m)	Volume (cm ³)
C 1	NP	37	24	0	7420,44
	S1	15	11,5	0,4	5055,4
	S2	11	9	2,8	2072,4
	S3	15	12,5	2,2	1081,85
	S4	14	12	2,8	6330,24
	SH	3	0,75	3,5	0,33
C 2	NP	30	24,5	0	7717,23
	S1	12	10	3,7	3014,4
	S2	11,5	8,5	4,3	2046,23
	SH	4,1	0,5	3,8	0,25
C3	NP	40	28	0	33493,33
	S1	30	17,5	3,5	14130
	S2	26	15	3,4	22859,2
	SH	0,5	0,75	2,3	0,01
C4	NP	30	22	0	14130
	S1	20	16	2,4	17584
	S2	25	20	3,6	9198,1

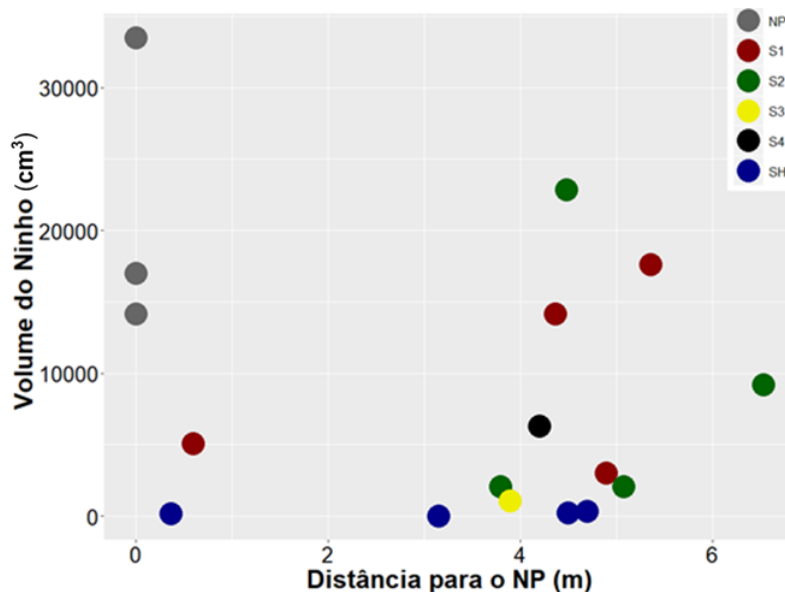


Figura 3. Relação do volume dos ninhos (principal e satélite) e a distância até o ninho principal (NP) de todas as colônias de *A. paraensis bondari* analisadas. Não houve correlação significativa entre as variáveis volume do ninho e a distância dos ninhos satélites para o ninho principal ($R = 0,325$; $P = 0,257$).

B. Interação mutualística com hemípteros

A cochonilha *Coccus viridis* (Green, 1889) (Figura 4b) sempre foi encontrada em associação com *C. uleana*, em abrigos construídos pelas formigas em entrenós, ou em brotos florais fechados, pedúnculos florais e pedúnculos de frutos fora dos abrigos. Esses hemípteros possuem uma coloração verde muito próxima àquela dos ramos da epífita, facilitando a sua camuflagem.

Indivíduos de vários ínstares de *Co.viridis* foram encontrados alimentando-se nos nós dos ramos das epífitas, nas inflorescências de *C. uleana* e nas inflorescências da árvore hospedeira. As operárias de *A. paraensis bondari* estão constantemente patrulhando esses locais, tocando os hemípteros na região abdominal com as antenas e coletando honeydew. Outras espécies de hemípteros como *Saissetia* sp. (Coccidae), uma espécie próxima ao gênero *Pulvinaria*

(Coccidae) e uma espécie da família Membracidae também são atendidas por *A. paraensis bondari* e são encontradas nos abrigos em entrenós dos galhos das respectivas árvores que hospedam a colônia. As espécies variaram de acordo com a árvore hospedeira de cada colônia. De duas a três operárias ficam dentro dos abrigos cuidando dos hemípteros e uma delas guarda a entrada do abrigo com a cabeça próxima ao orifício de entrada.

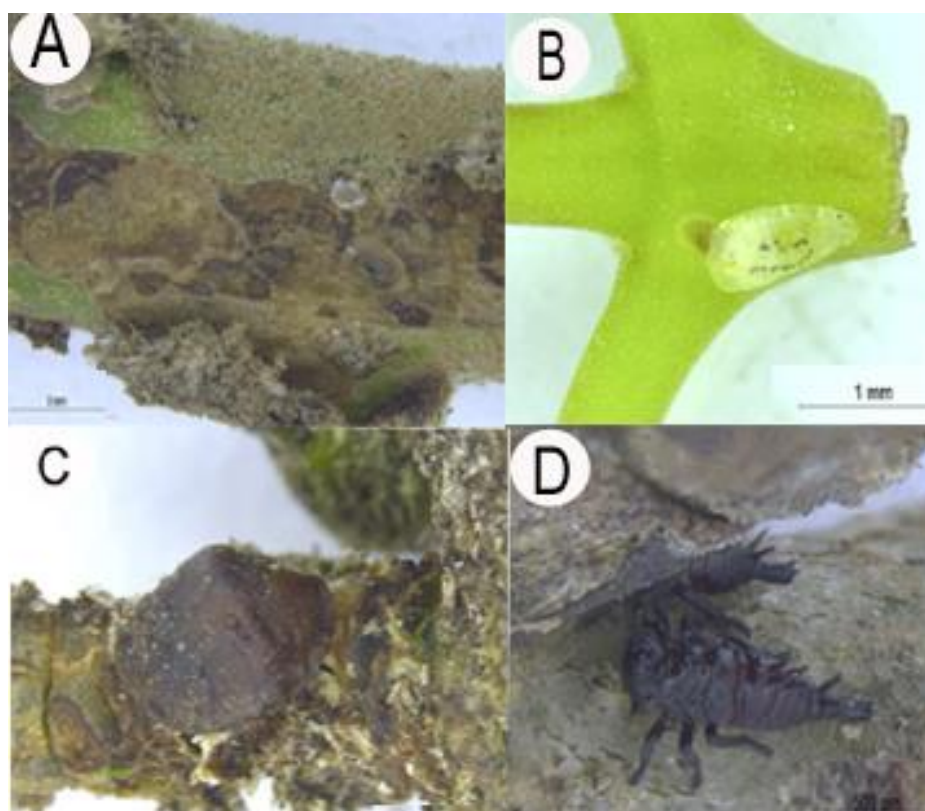


Figura 4. Hemípteros associados a *A. paraensis bondari*. A – Espécie próxima ao gênero *Pulvinaria* (Coccidae), B – *Coccus viridis* (Coccidae), C – *Saissetia* sp. (Coccidae) e D – Membracidae.

C. Interação mutualística com epífitas

Tanto no ninho principal quanto nos ninhos satélites foi registrada a ocorrência de *C. uleana*, onde foram encontrados os indivíduos de *Co. viridis*. No período de floração dessa epífita observou-se a coleta de nectário floral na base

dorsal da corola. As formigas coletam o néctar entrando através de um orifício feito nessa região. O néctar também é coletado pelas operárias em nectário extrafloral (glândulas de coloração vermelha), localizados na região abaxial da folha.

As raízes da espécie do complexo *Coryanthes speciosa* formam uma estrutura trançada em formato de “cesto de lixo” localizadas entre as raízes estruturais construídas pelas formigas que compõem o ninho (Figura 5). Algumas dessas estruturas formadas pelas raízes da epífita foram classificadas em campo como parte dos ninhos satélites, porém ao serem coletados e triados, percebeu-se que não havia a estrutura interna do ninho da formiga, apenas algumas operárias explorando o local.

Pode-se observar também formigas explorando as flores de da espécie do complexo *Coryanthes speciosa* no período anterior à floração e de floração da mesma. As flores apresentaram um orifício de abertura na sua região inferior, por onde as formigas entravam e saíam.

Para ambas as espécies de epífitas havia um patrulhamento constante de operárias ao longo destas, nas quais foram observados comportamentos de agressão contra coleópteros, lagartas e operárias de *Pseudomyrmex termitarius* (Smith, F., 1855). Por sua vez, abelhas e vespas não foram expulsas das epífitas.

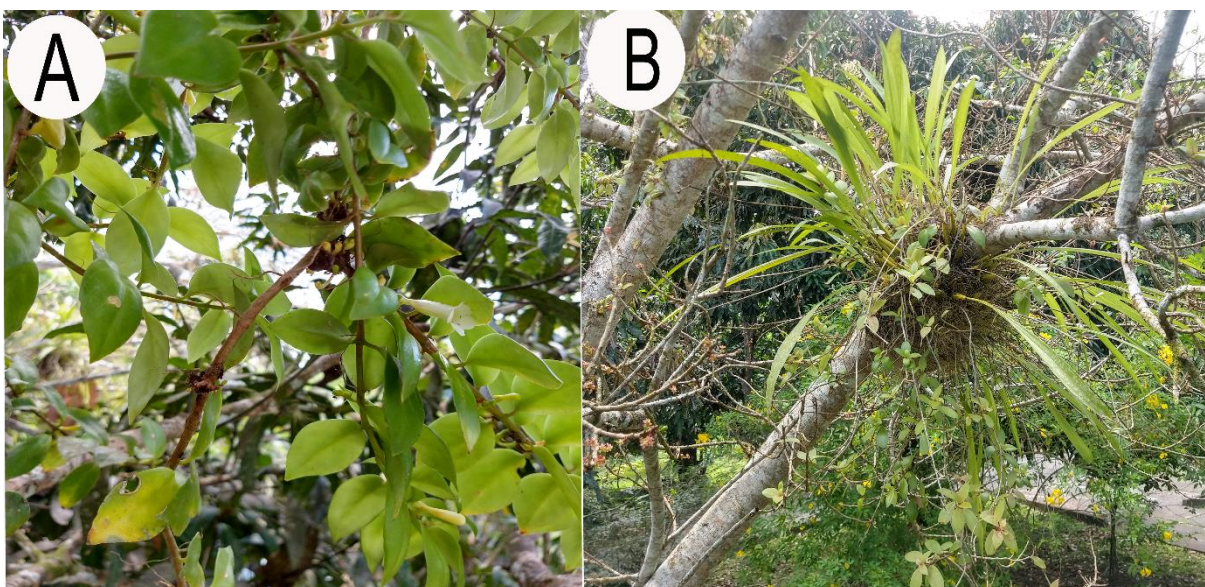


Figura 5. Epífitas associados a *A. paraensis bondari*. A – *Codonanthopsis uleana* e B – espécie do complexo *Coryanthes speciosa*.

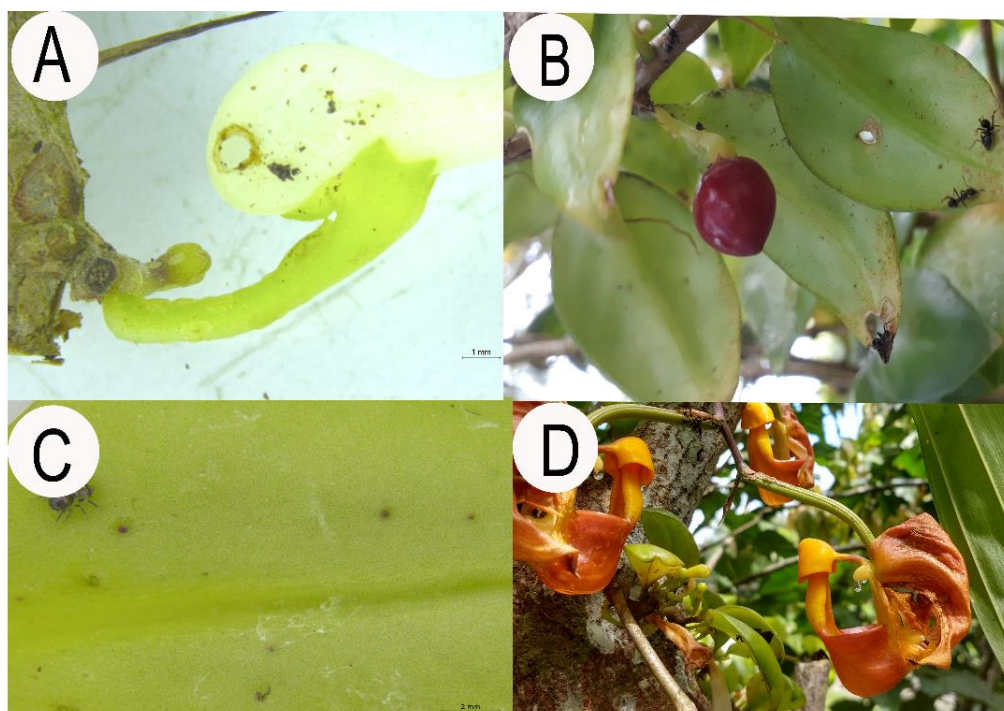


Figura 6. Epífitas associadas a *A. paraensis bondari*. A – Nectário floral de *Co. uleana*, B – Fruto de *Co. uleana*, C – Nectário extrafloral (glândulas vermelhas) e D – Flor da espécie do Complexo *Coryanthes speciosa*.

D. Interação com vespas

Vespas sociais como *Angiopolybia pallens* (Lepelletier, 1836), *Parachartergus pseudoapicalis* Willink, 1959, *Polybia rejecta* (Fabricius, 1798) e *Protopolybia exigua* (Saussure, 1906) nidificam próximo às colônias de *A. paraensis bondari*, podendo estar ao lado do ninho (Figura 6 A) ou em um galho mais distante da árvore (Figura 6 C e D).

Após 15 dias depois da retirada da colônia de *Po. Rejecta* das proximidades da colônia 1 foi observada uma fundação de *Pa. pseudoapicalis*. O ninho de *Pa. pseudoapicalis* foi parcialmente. Após esse evento as formigas se deslocaram para o ninho destruído, invadiram o ninho de vespa e predaram os imaturos.

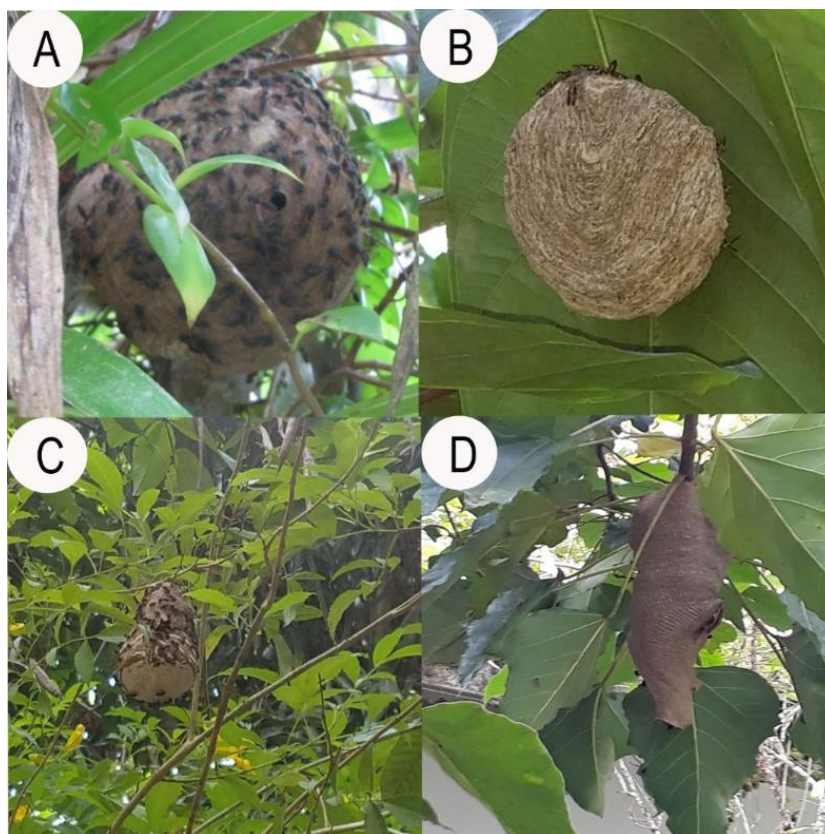


Figura 6. Epífitas associados a *A. paraensis bondari*. A – *Polybia rejecta*, B – *Protopolybia exigua*, C – *Angiopolybia pallens* e *Parachartergus pseudoapicalis*.

E. Comportamento

O etograma descreve o repertório comportamental de *A. paraensis bondari*, observado no período do dia (Tabela 2). Os atos comportamentais são classificados em cinco categorias superiores, listadas abaixo:

A – Ataque; **MI** – Morder indivíduo; **AI** – Agarrar indivíduo; **DI** – Dilacerar indivíduo; **CPI** – Carregar parte desse indivíduo; **TN** – Transportar para o ninho; **TABF** – Toque antenal no broto fechado; **PA** – Patrulhar árvore; **PE** – Patrulhar epífita; **EF** – Explorar a flor; **ECA** – Explora as fendas da casca da árvore; **CH** – Coleta de honeydew; **CL** – Capturar imaturo; **DP** – Dilacerar presa (imaturo); **IN** – Invadir ninho; **CPN** – Carregar presa ao ninho; **CNE** – Coleta de nectário extrafloral; **RP** – Raspar fruto; **CA** – Construção de abrigo; **CN** – Construção de ninho; **RF** –

Raspar folha; **RCA** – Raspar casca de árvore; **CCA** – Cortar casca de árvore; **CS** – Carregar substrato; **AO** – Toque antenal em operária; **AH** – Toque antenal em hemíptero; **GN** – Guarda do ninho; **GEA** – Guarda entrada do abrigo.

Aqueles que ocorreram com maior frequência estavam presentes na categoria Exploratória (PA e PE), Comunicação e Guarda (GEA) (Figura 7B, 8C e 8D). Os atos comportamentais na categoria Agonístico ocorreram com frequências similares, pois eram comportamentos decorrentes de um evento, exceto MI que ocorre em um evento separado (Figura 7A). Na categoria Alimentação, os comportamentos de maior frequência foram relacionados à coleta de honeydew dos hemípteros (CH) e à coleta das secreções produzidas pela planta nos nectários florais e extraflorais (Figura 7C). Já os comportamentos de menor frequência ocorreram dentro da categoria Alimentação, relacionados a eventos de predação e Construção e Coleta de Substrato (Figura 7C, 8A e 8B).

Tabela 2: Descrição do repertório comportamental de *A. paraensis bondari*.

(continua)

Categoria	Código	Comportamento	Descrição
Agonístico	A	01 Ataque	Várias (mais de 20) operárias vão em direção ao invasor com o a mandíbula aberta e o gáster erguido.
	MI	02 Morder indivíduo	A operária abaixa a cabeça e morde em sucessões rápidas nas partes moveis das pernas e/ ou pseudópodes da lagarta até esta se afastar.
	AI	03 Agarrar indivíduo	Duas ou mais operária mordem as pernas, abdômen e cabeça do indivíduo e o imobilizam.
	DI	04 Dilacerar indivíduo	Operárias agarram o invasor o puxando em direções opostas até que os membros se separem do tórax.
	CPI	05 Carregar parte desse indivíduo	Operária carrega na mandíbula fragmento (gáster, perna, cabeça) do invasor morto.
	TN	06 Transportar para o ninho	Operária caminha com o pedaço do invasor em linha reta e alterna com movimentos em diagonal (como “ziguezague”). Podendo parar e posteriormente retornar a caminhada. A velocidade da caminhada e mais acelerada que a da patrulha.

Tabela 2: Descrição do repertório comportamental de *A. paraensis bondari*.

(continua)

Categoria	Código	Comportamento	Descrição
Exploratório	TABF	07 Toque antenal no broto fechado	Operária inclina a cabeça em direção ao broto e o toca repetidas vezes com a clava antenal.
	PA	08 Patrulhar árvore	Várias (mais de 20) operárias caminham, com os gáster em posição horizontal ou com o gáster erguido, ao longo da árvore entrando em frestas e cavidades e ocasionalmente tocando com as antenas (como em TABF) esses locais.
	PE	09 Patrulhar epífita	Operárias caminham, com os gáster em posição horizontal ou com o gáster erguido, ao longo da epífita, ocasionalmente tocando com as antenas (como em TABF) os ramos e as folhas e posteriormente tocando com as antenas outra operária que vem em direção oposta.
	EF	10 Explorar flor	Operária toca com as antenas a superfície externa da flor, caminhado ao longo da superfície e posteriormente caminha pela borda da corola até adentrar a flor e caminha pelas paredes internas da corola.
	ECA	11 Explorar as fendas da casca da árvore	Operária entra em uma cavidade da casca da árvore e percorre a extensão da mesma tocando com as antenas o substrato.

Tabela 2: Descrição do repertório comportamental de *A. paraensis bondari*.

(continua)

Categoria	Código	Comportamento	Descrição
Alimentação	CH	12 Coleta de honeydew	Operária toca o hemíptero, próximo ao final do abdômen, com as antenas e posteriormente abre a mandíbula e recolhe a gotícula do honeydew.
	CL	13 Captura de imaturo	Uma operária carrega a larva ou pupa de outra espécie para fora do ninho.
	DP	14 Dilacerar presa (imaturo)	Uma operária morde o imaturo na região superior e outra na região inferior e depois puxam em direções opostas até o imaturo ser separado em dois.
	IN	15 Invadir ninho	Várias operárias (mais de 30) se dirigem ao ninho (formiga ou vespa) que será predado, as operárias invadem as câmaras do ninho até chegar à câmara de imaturos, predando-os.
	CPN	16 Carregar presa ao ninho	Operária carrega na mandíbula uma parte da presa e caminha com ele até o ninho, podendo passar a presa (se muito grande) para uma operária maior.
	CNE	17 Coleta de nectário extrafloral	Operária toca com as antenas a região abaxial da folha e encosta a mandíbula no nectário extrafloral.
	CNF	18 Coletar nectário floral	Operária entra por um orifício, criado anteriormente, na região posterior da flor.
	RP	19 Raspar fruto	Operária inclina a cabeça para frente e com a mandíbula faz movimentos para frente e para trás em cima do fruto.

Tabela 2: Descrição do repertório comportamental de *A. paraensis bondari*.

(continua)

Categoria	Código	Comportamento	Descrição
Construção	CA	20 Construção de abrigo	Operárias carregam o substrato (geralmente seco) com mandíbula em direção a área onde irão construir e depositam o substrato por cima das paredes já construídas.
	CN	21 Construção do ninho	Operárias carregam o substrato (porções de solo, úmido) com mandíbula em direção a área onde irão construir e depositam o substrato por cima das paredes já construídas.
Coleta de Substrato	RF	22 Raspar folha	Operária com tórax levemente abaixado inclina a cabeça para frente e com a mandíbula faz movimentos para frente e para trás em cima da folha.
	RCA	23 Raspar casca de árvore	Operária com tórax levemente abaixado inclina a cabeça para frente e com a mandíbula faz movimentos para frente e para trás na casca.
	CCA	24 Cortar casca de árvore	Operária toca com as antenas o local que pretende cortar e posteriormente inclina a cabeça lateralmente e com as mandíbulas corta um pedaço da casca da árvore.
	CS	25 Carregar substrato	Operária carrega na mandíbula o substrato e caminha com ele até o ninho. A velocidade da caminhada é semelhante à da patrulha.

Tabela 2: Descrição do repertório comportamental de *A. paraensis bondari*.

				(conclusão)
Categoria	Código	Comportamento	Descrição	
Comunicação	AO	26 Toque antenal em operária	Duas operárias vindo de direções opostas se encontram paralelamente, tocam suas antenas e retornam a caminhada. Uma operária pode chocar-se com outra para chamar a atenção da que está trabalhando e posteriormente ambas tocam suas antenas e a primeira operária torna a caminhar pelo substrato.	
	AH	27 Toque antenal em hemíptero	A operária caminha sobre os hemípteros, presente nas áreas de alimentação, e durante a caminhada toca com as antenas a região dorsal dos hemípteros.	
Defesa	GN	28 Guarda do ninho	Ao menor toque em cima da estrutura do ninho, várias operárias saem de dentro dele e começam a atacar o invasor com sucessivas mordidas e se prendem a qualquer estrutura do invasor.	
	GEA	29 Guarda na entrada do abrigo	A operária coloca a cabeça próxima ao orifício de entrada do abrigo e pode sair da estrutura e revezar a guarda da entrada com outra formiga dentro do abrigo.	

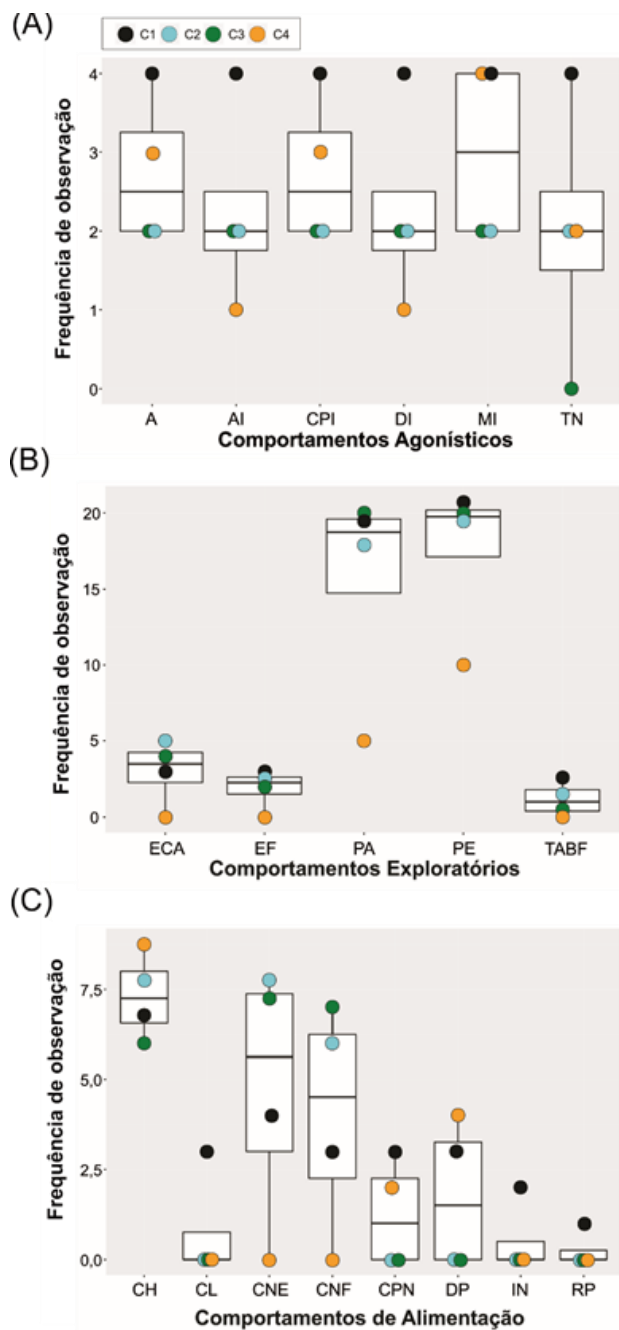


Figura 7. Frequência dos comportamentos: (A) Agonísticos, (B) Exploratórios e (C) Alimentares exercidos pelas operárias de *A. paraenses bondari* durante o período de observação do estudo. Os códigos referentes aos comportamentos são apresentados da Tabela 2. Na legenda, C1 até C4 representam as Colônias: C1, C2, C3 e C4.

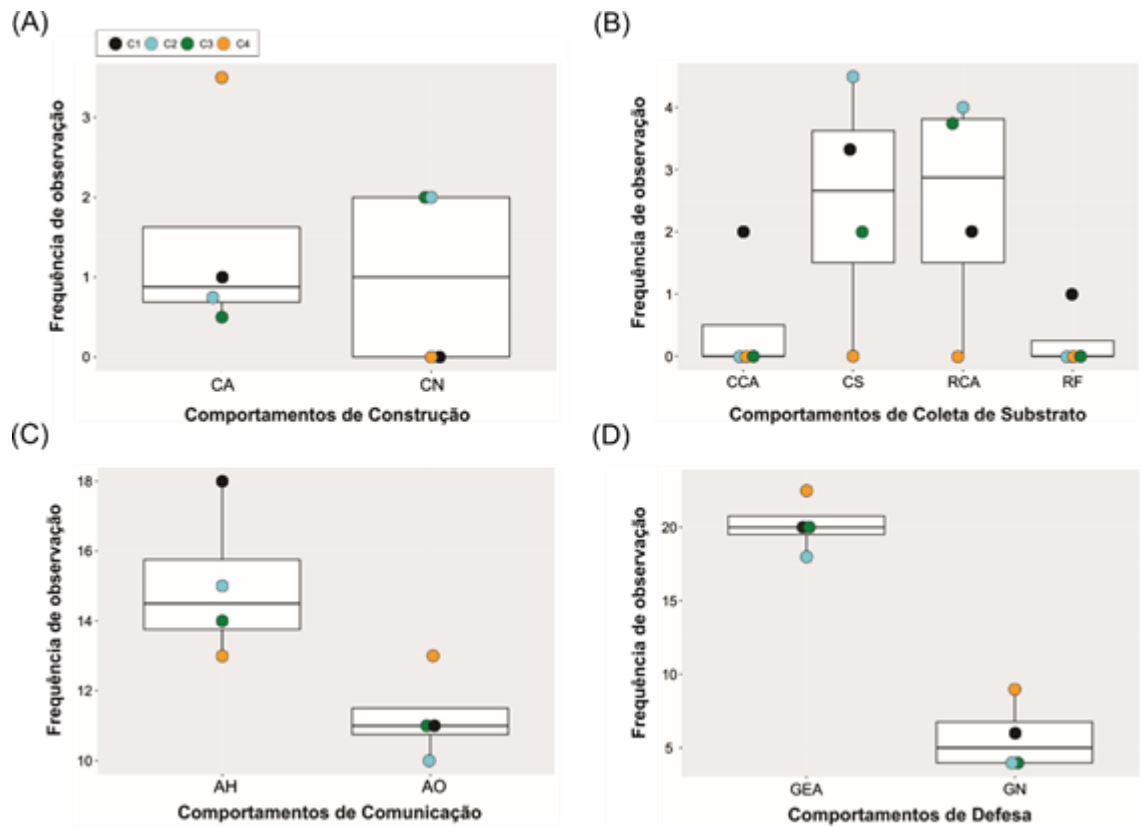


Figura 8. Frequência dos comportamentos: de (A) Construção, (B) Coleta de Substrato, (C) Comunicação e (D) Defesa exercidos pelas operárias de *A. paraenses bondari* durante o período de observação do estudo. Os códigos referentes aos comportamentos são apresentados da Tabela 2. Na legenda, C1 até C4 representam as Colônias C1, C2, C3 e C4.

4.2. Relação entre as variáveis morfométricas em *A. paraensis bondari*

A nível de colônia, a distribuição dos indivíduos de *A. paraensis bondari* quanto à variável morfométrica largura da cabeça permite observar a existência de dois picos de tamanho na casta operária, representando assim um padrão bimodal que pode ser observados nas colônia C1, C2 e C3, sendo a C4 uma exceção, representada por um padrão unimodal (Figura 9).

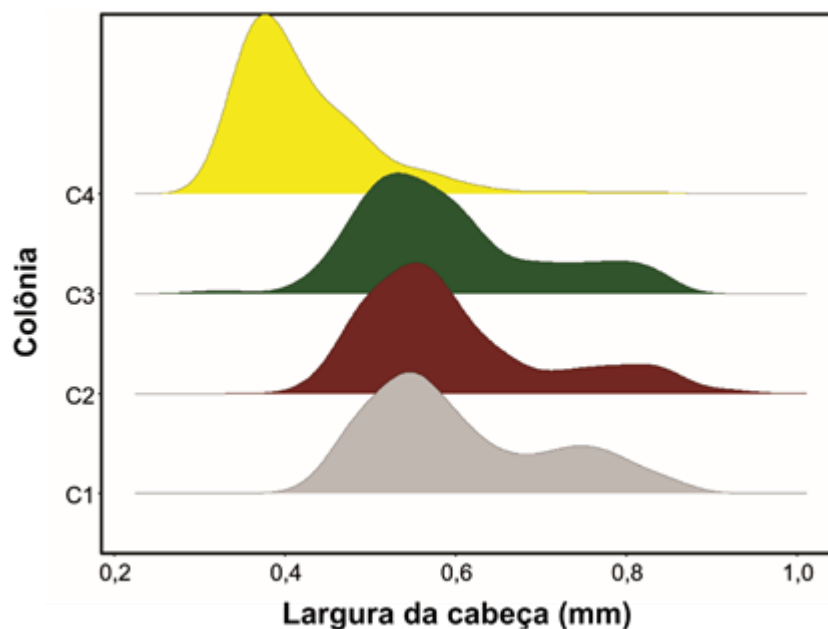


Figura 9. Frequência relativa de operárias de *A. paraensis bondari* em função das classes de tamanho da largura da cabeça. C1, C2, C3 e C4 correspondem às colônias avaliadas.

Dentro de cada colônia pode se observar uma variação na formação dos picos de tamanho na casta operária. Para os ninhos satélites das colônias C1, C2 e C3 houve dois picos de tamanho para as operárias e para os ninhos principais dessas colônias, observou-se apenas um pico de tamanho das operárias, apresentando um padrão quase unimodal (Figuras 10, 11 e 12). Porém para a colônia C4 os ninhos satélites e o ninho principal apresentou um padrão unimodal, sendo que apenas o S1 (Figura 13) apresentou um padrão levemente bimodal.

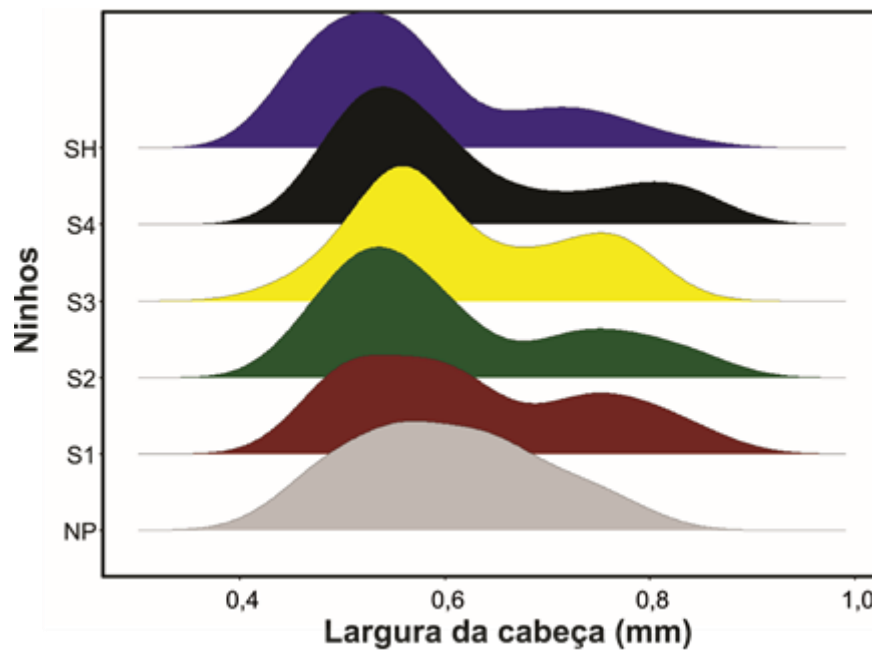


Figura 10. Frequência de operárias de *A. paraensis bondari* em função das classes de tamanho da largura da cabeça na colônia 1. NP corresponde ao ninho principal, S1-S4 aos ninhos satélites e SH aos abrigos de hemípteros.

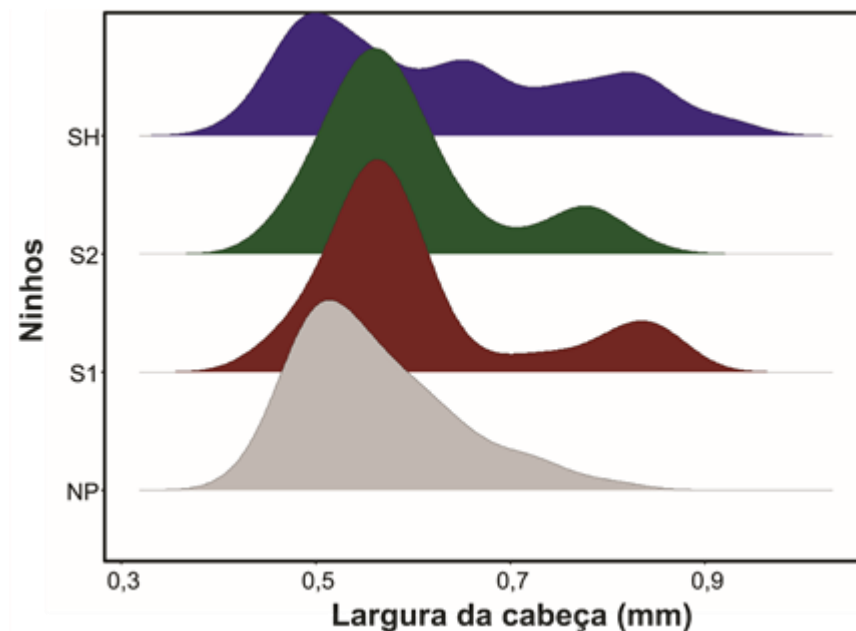


Figura 11. Frequência de operárias de *A. paraensis bondari* em função das classes de tamanho da largura da cabeça na Colônia 2. NP corresponde ao ninho principal, S1 e S2 aos ninhos satélites e SH aos abrigos de hemípteros.

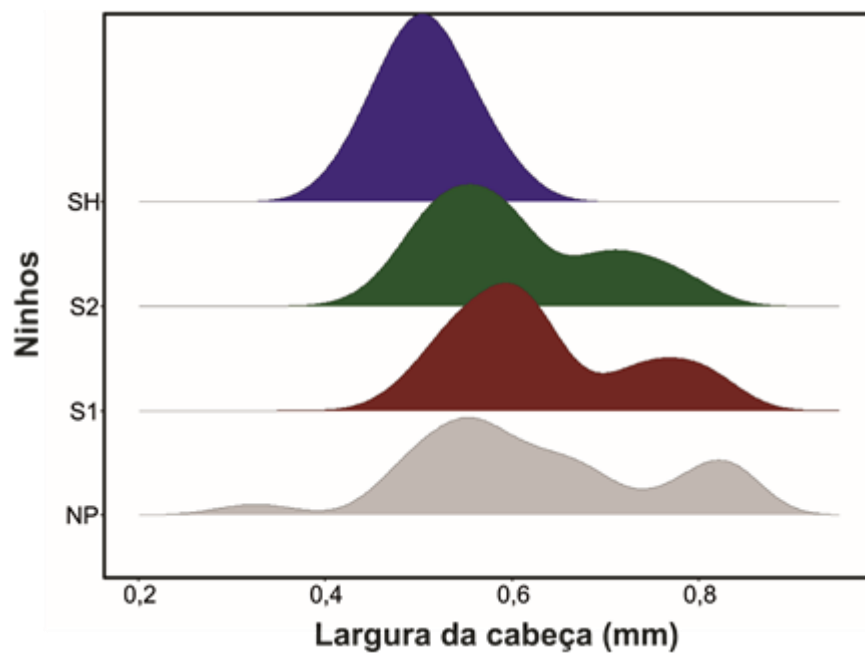


Figura 12. Frequência de operárias de *A. paraensis bondari* em função das classes de tamanho da largura da cabeça na colônia 3. NP corresponde ao ninho principal, S1 e S2 aos ninhos satélites e SH aos abrigos de hemípteros.

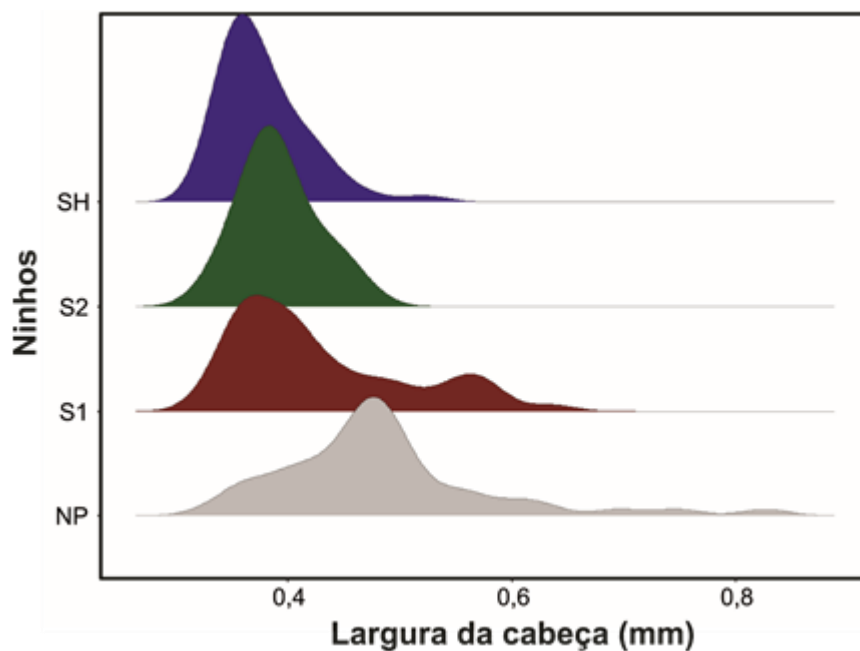


Figura 13. Frequência de operárias de *A. paraensis bondari* em função das classes de tamanho da largura da cabeça. Colônia 4. NP corresponde ao ninho principal, S1 e S2 aos ninhos satélites e SH aos abrigos de hemípteros.

O comprimento médio da cabeça das operárias de *A. paraensis bondari* variou de $0,38\pm0,03$ mm a $0,60\pm0,08$ mm, a largura média da cabeça variou de $0,36\pm0,03$ mm a $0,62\pm0,11$ mm, enquanto o comprimento de Weber variou de $0,46\pm0,04$ mm a $0,71\pm0,09$ mm (Tabela 3).

Tabela 3. Medidas morfométricas obtidas dos indivíduos (n = 50) de diferentes populações de *A. paraensis bondari*. S = ninho satélite; NP = ninho principal e SH- Abrigo para os hemípteros. Os valores representam o valor médio e o desvio padrão.

Colônia	Ninho	WL (mm)	HW (mm)	HL (mm)
Colônia 1	NP	$0,71\pm0,08$	$0,60\pm0,09$	$0,58\pm0,06$
	S1	$0,71\pm0,09$	$0,62\pm0,11$	$0,60\pm0,08$
	S2	$0,71\pm0,09$	$0,60\pm0,11$	$0,58\pm0,08$
	S3	$0,70\pm0,07$	$0,61\pm0,09$	$0,59\pm0,06$
	S4	$0,69\pm0,10$	$0,61\pm0,11$	$0,58\pm0,08$
	SH	$0,65\pm0,07$	$0,54\pm0,09$	$0,52\pm0,07$
Total		$0,71\pm0,08$	$0,60\pm0,10$	$0,58\pm0,07$
Colônia 2	NP	$0,66\pm0,08$	$0,56\pm0,08$	$0,55\pm0,06$
	S1	$0,67\pm0,09$	$0,60\pm0,11$	$0,57\pm0,08$
	S2	$0,68\pm0,08$	$0,59\pm0,09$	$0,57\pm0,07$
	SH	$0,67\pm0,11$	$0,61\pm0,13$	$0,61\pm0,13$
Total		$0,67\pm0,08$	$0,60\pm0,10$	$0,58\pm0,07$
Colônia 3	NP	$0,69\pm0,11$	$0,59\pm0,13$	$0,55\pm0,10$
	S1	$0,70\pm0,08$	$0,60\pm0,09$	$0,58\pm0,07$
	S2	$0,67\pm0,08$	$0,58\pm0,09$	$0,55\pm0,06$
	SH	$0,60\pm0,04$	$0,50\pm0,04$	$0,51\pm0,03$
Total		$0,66\pm0,09$	$0,56\pm0,10$	$0,54\pm0,07$
Colônia 4	NP	$0,48\pm0,08$	$0,39\pm0,07$	$0,39\pm0,06$
	S1	$0,58\pm0,09$	$0,47\pm0,09$	$0,48\pm0,07$
	S2	$0,49\pm0,07$	$0,40\pm0,07$	$0,40\pm0,05$
	SH	$0,47\pm0,03$	$0,38\pm0,03$	$0,39\pm0,02$
Total		$0,46\pm0,04$	$0,36\pm0,03$	$0,38\pm0,03$

As variáveis morfológicas largura da cabeça e comprimento de Weber foram fortemente relacionadas nas quatro colônias conforme ilustrado na figura 14. Indicando que o tamanho da cabeça tem um crescimento proporcional em relação ao tamanho do corpo das operárias.

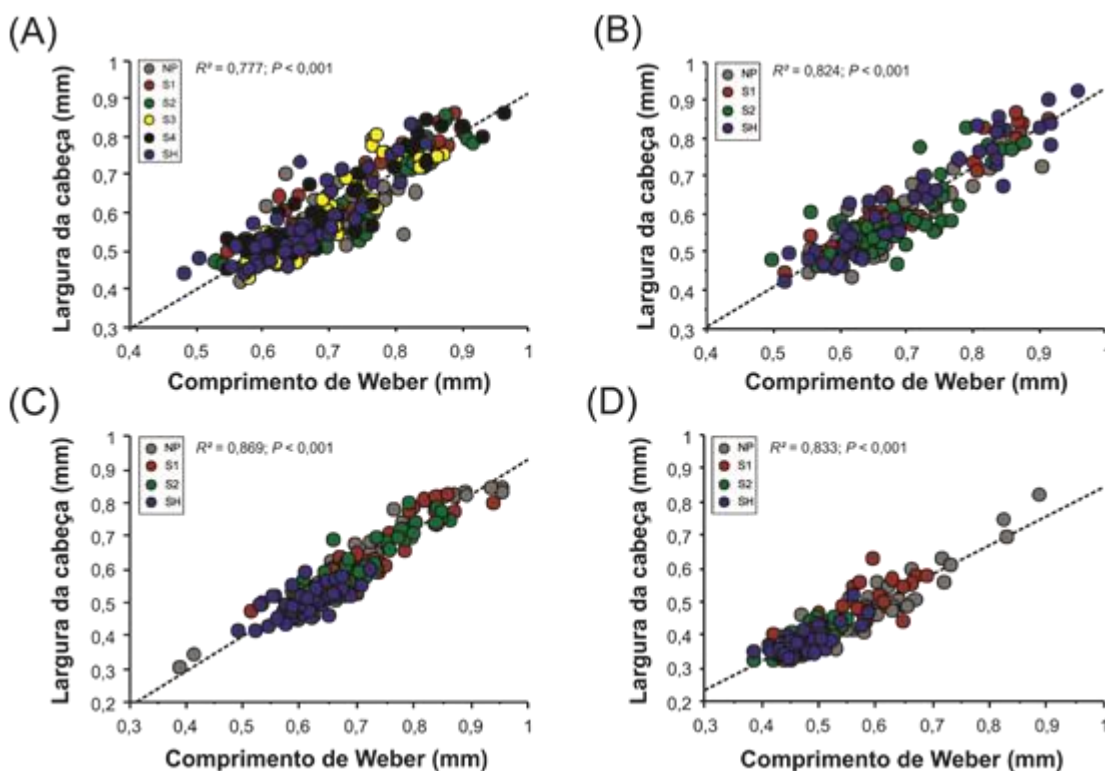


Figura 14. Relação entre a largura da cabeça e o comprimento de Weber das operárias de *A. paraensis bondari* para as Colônias: C1 (A), C2 (B), C3 (C) e C4 (D).

Em cada colônia as variáveis morfométricas também diferiram entre o ninho principal e os ninhos satélites. A morfometria distingue os dois grupos polimórficos dentro da casta operária nas colônias C1, C2 e C3. Na colônia 1 (C1) as variáveis morfológicas largura da cabeça e comprimento de Weber foram fortemente relacionados nos ninhos S1, S2, S3, S4, SH e moderadamente relacionadas na colônia NP (Figura 14). Na colônia 2 (C2) as variáveis morfológicas largura da cabeça e comprimento de Weber foram fortemente relacionados nas estruturas NP,

S2 e SH e moderadamente relacionadas no ninho S1 (Figura 15). Na colônia 3 (C3) as variáveis morfológicas largura da cabeça e comprimento de Weber foram fortemente relacionados nos ninhos NP, S1 e S2 e moderadamente relacionadas na colônia SH (Figura 16). Na colônia 4 (C4) as variáveis morfológicas largura da cabeça e comprimento de Weber foram fortemente relacionados nos ninhos NP e S2 e moderadamente relacionadas em S1 e SH (Figura 17).

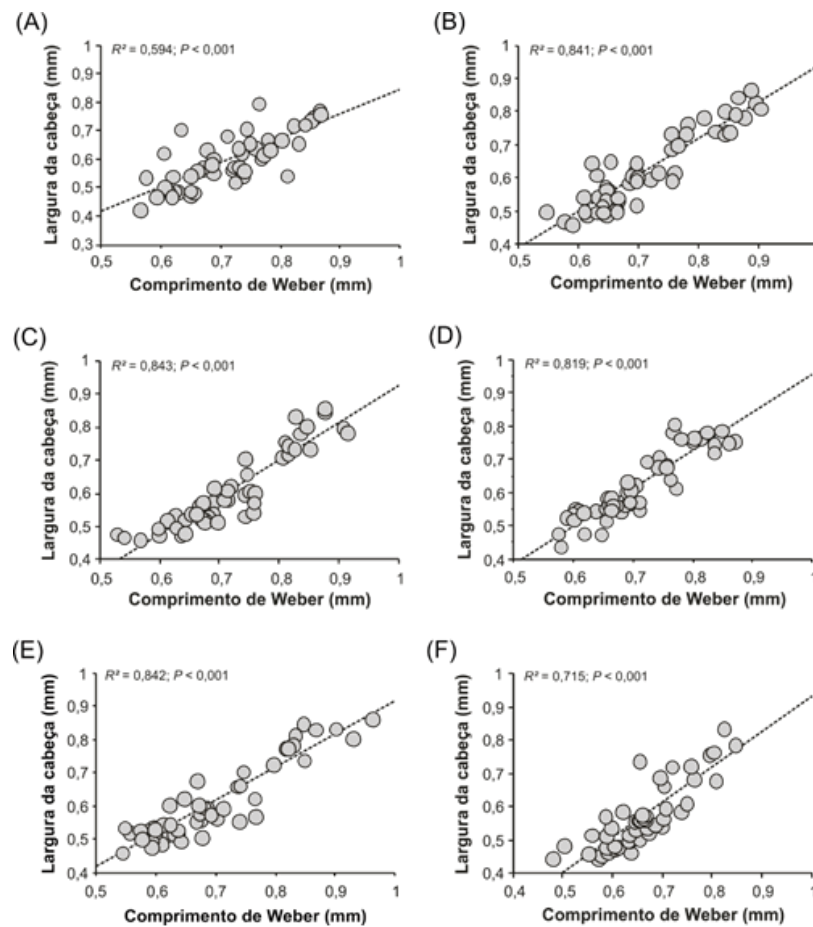


Figura 15. Relação entre o tamanho médio da largura da cabeça de *Azteca paraensis bondari* e as diferentes estruturas físicas da colônia C1. (A) corresponde ao NP, (B) corresponde ao ninho S1, (C) corresponde ao ninho a S2, (D) corresponde ao ninho S3 e (E) corresponde ao ninho S4 respectivamente e (F) corresponde ao SH.

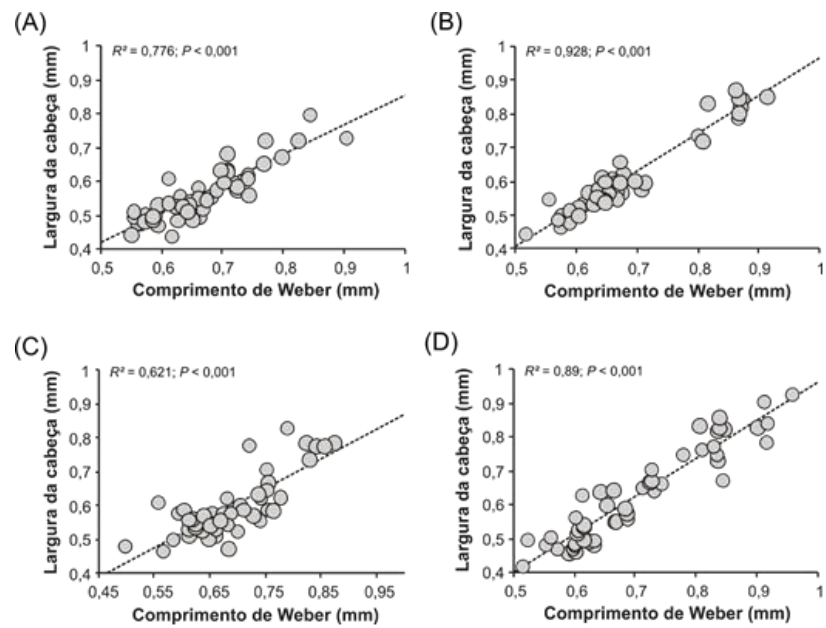


Figura 16. Relação entre o tamanho médio da largura da cabeça de *Azteca paraensis bondari* e as diferentes estruturas físicas da colônia C2. (A) corresponde ao NP, (B) e (C) correspondem aos ninhos S1 e S2 e (D) corresponde ao SH.

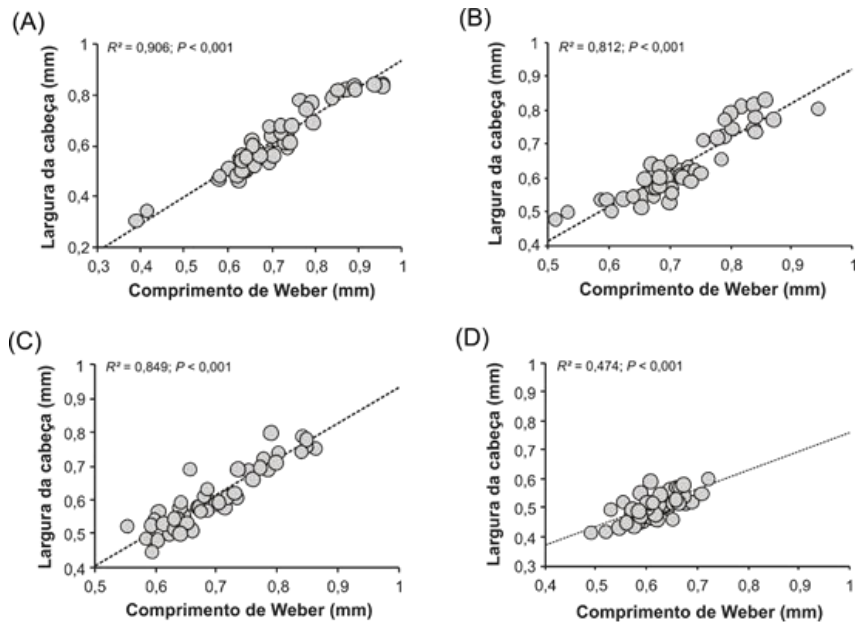


Figura 17. Relação entre o tamanho médio da largura da cabeça de *Azteca paraensis bondari* e as diferentes estruturas da colônia C3. (A) corresponde ao NP, (B) e (C) correspondem aos ninhos S1 e S2 e (D) corresponde ao SH.

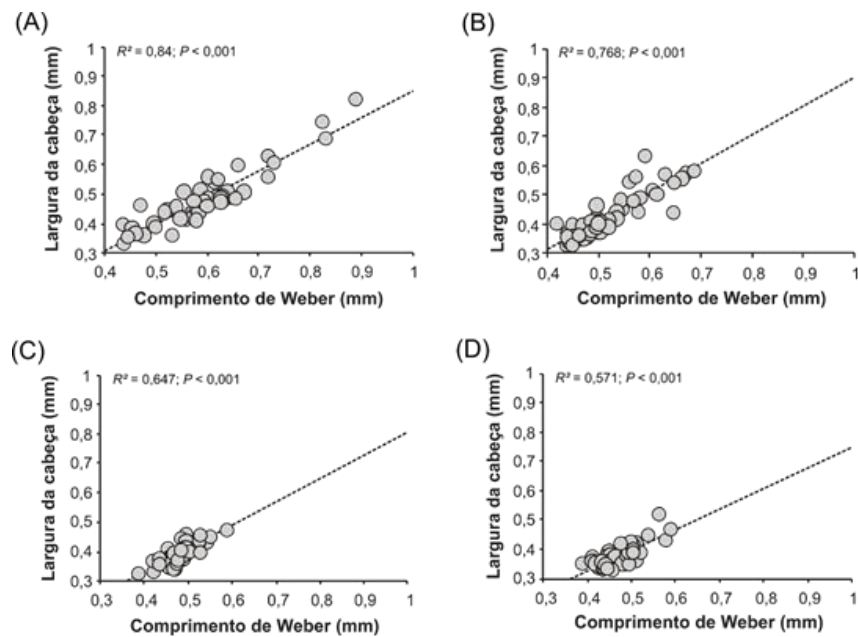


Figura 18. Relação entre o tamanho médio da largura da cabeça de *Azteca paraensis bondari* e diferentes estruturas da colônia C4. (A) corresponde ao NP, (B) e (C) correspondem aos ninhos S1 e S2 e (D) corresponde ao SH.

Foi observado diferença significativa na largura da cabeça dos indivíduos de *A. paraensis bondari* de acordo com os diferentes tipos de ninhos ($F_{3,784} = 11,879$; $P < 0,001$) e também quanto as diferentes colônias estudadas ($F_{3,784} = 170,302$; $P < 0,001$). Entretanto, a interação entre os dois fatores também foi significativa ($F_{9,784} = 8,995$; $P < 0,001$) (Figura 18). Isso ocorre porque o padrão de largura da cabeça observado variou de acordo com os dois fatores avaliados: não existe diferença na largura de cabeça entre as colônias para o ninho principal e satélite 1, entretanto a colônia 4 apresentou valores de largura da cabeça significativamente menores em relação as outras tanto para os ninhos satélites 2 e satélite com hemípteros (SH) (teste de Tukey, $P < 0,05$) (Figura 18).

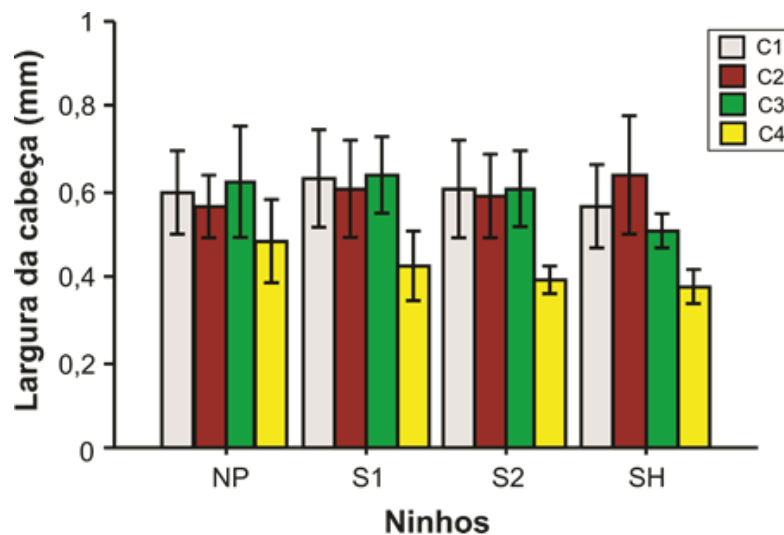


Figura 19. Relação entre o tamanho médio da largura da cabeça de *Azteca paraensis bondari* e os tipos de ninho de todas as colônias analisadas (C1, C2, C3 e C4). NP: Ninho Principal; S1-S4: Ninhos Satélites e SH: Abrigos de hemípteros.

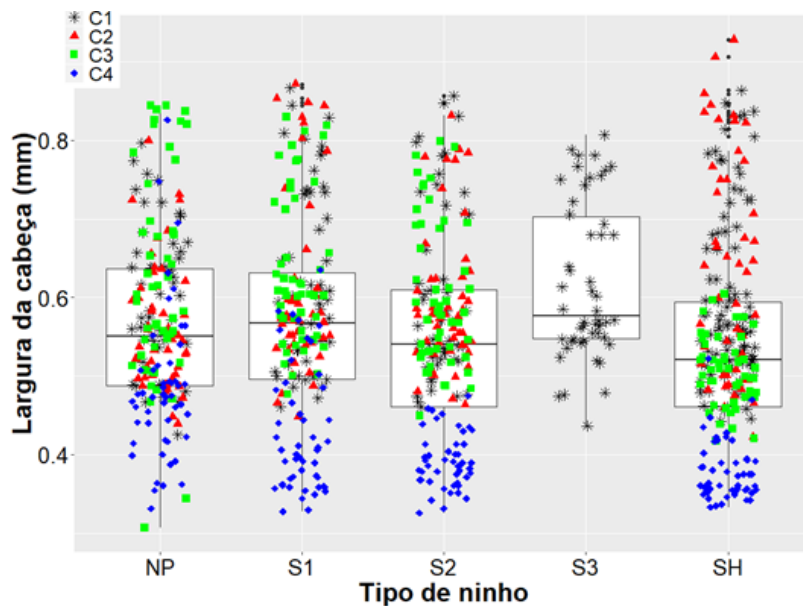


Figura 19. Relação entre o tamanho médio da largura da cabeça de *Azteca paraensis bondari* e os tipos de ninho das colônias C1, C2, C3 e C4. NP: Ninho Principal; S1-S4: Ninhos Satélites e SH: Abrigos de hemípteros.

Observou-se que a razão das classes de tamanho da largura da cabeça (mm) está moderadamente correlacionada com a distância para o ninho principal (m) em *A. paraensis bondari* ($R = 0,575$; $P = 0,031$) (Figura 20) e que a razão das classes de tamanho da largura da cabeça (mm) está fracamente correlacionada com o volume (cm^3) ($R = 0,197$; $P = 0,5$) (Figura 21).

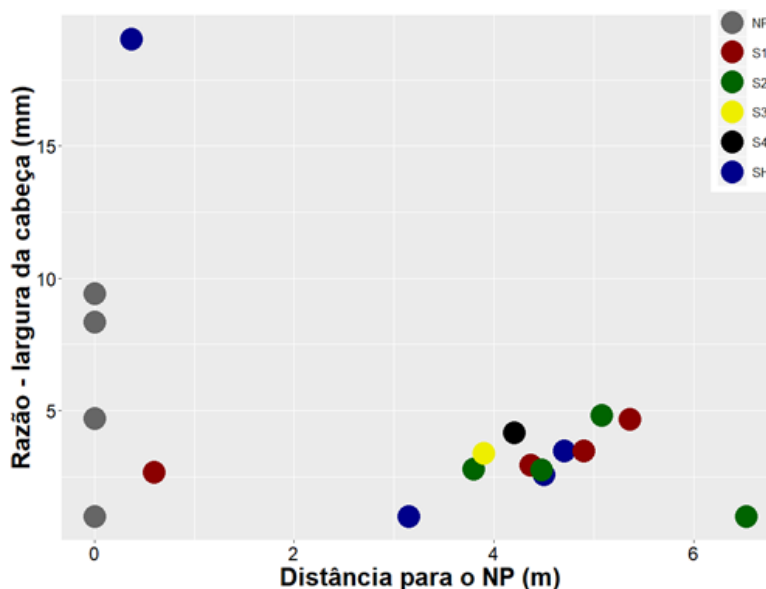


Figura 20. Relação entre a razão das classes de tamanho da largura da cabeça (mm) e a distância para o ninho principal (m) de todas as colônias de *A. paraensis bondari* analisadas.

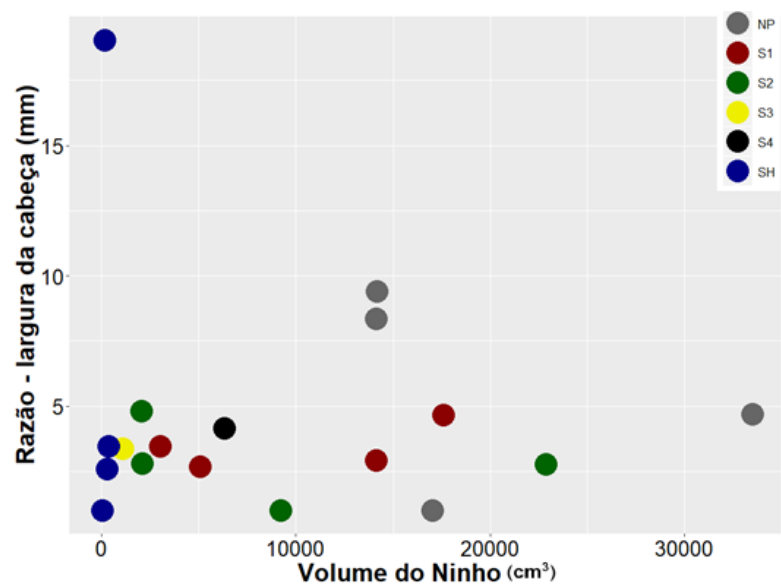


Figura 21. Relação entre a razão das classes de tamanho da largura da cabeça (mm) e volume (cm³) em *A. paraensis bondari*.

5. DISCUSSÃO

5.1 História Natural de *Azteca paraensis bondari*

Os ninhos de *A. paraensis bondari* foram observados associados a duas espécies de epífita, *Codonanthopsis uleana* e *Coryanthes* sp. formando o que se conhece como jardim de formigas. Foram observadas espécies de hemípteros, *Coccus viridis*, *Saissetia* sp., uma espécie próxima ao gênero *Pulvinaria* (Coccidae) e uma espécie da família Membracidae, sendo atendidas e cuidadas pelas operárias. Foram registrados também quatro espécies de vespas, *Angiopolybia pallens*, *Parachartergus pseudoapicalis*, *Polybia rejecta* e *Protopolybia exigua*, nidificando na mesma árvore ou próximo aos ninhos de formiga.

Nas interações com formiga-planta a proporção de nutrientes obtida através da predação pode estar correlacionada com a qualidade de proteção oferecida as plantas pelas formigas. Isso contribui a explicar por que mirmecófilos neotropicais desenvolveram relações mutualísticas com as espécies de *Azteca* (DAVIDSON *et al.*, 2003).

Diversas espécies de *Azteca* possuem uma fauna de hemípteros associados (DAVIDSON *et al.*, 2003), e nossos resultados confirmam essa afirmação: Em *C. uleana* foram observados indivíduos de *Coccus viridis* (Coccidae) exclusivamente nos nós e nas inflorescências da epífita associada. Outros hemípteros, como a espécie próxima ao gênero *Pulvinaria* (Coccidae), *Saissetia* sp. (Coccidae) e membracídeos foram observados próximos as inflorescências das árvores hospedeiras. *Co. viridis* é uma espécie muito comum de hemíptero em plantações, essa espécie foi observada associada a colônias de *Azteca instabilis* (Smith, F., 1862) (VANDERMEER *et al.*, 2006). Outra espécie de hemíptero que foi registrada tendo associação com *A. instabilis* foi *Co. viridis* que estava foi encontrada em *Alchornea* Sw. (Euphorbiaceae) (LIVINGSTON *et al.*, 2008; VANDERMEER *et al.*, 2006). Essa mesma espécie quando nidifica em *Inga* sp. Mill. (Fabaceae) é encontrada associada a *Octolecanium* sp. Kondo 2005 (Coccidae), (LIVINGSTON, 2008). Essa variação também foi observada em *A. paraensis bondari* a qual se associou a hemípteros de espécies diferentes quando muda a árvore hospedeira.

Segundo Livingston *et al.* (2008) uma espécie de hemíptero pode estar competindo indiretamente com outra no que diz respeito ao atendimento das formigas a esses hemípteros. Dessa forma *A. instabilis* escolhe o hemíptero com

maior produção de honeydew para manter interação (LIVINGSTON *et al.*, 2008). Diferente de *A. instabilis*, numa mesma colônia de *A. paraensis bondari* as operárias foram observadas cuidando de duas espécies de hemíptero. Isso pode ocorrer por conta da associação da mesma com duas espécies de epífita, além da árvore hospedeira. Dessa forma, a formiga pode cuidar de duas espécies de hemípteros, que podem ser competidoras indiretas, em espécies vegetais diferentes.

As associações entre espécies do gênero *Azteca* e epífitas dos gêneros *Coryanthes*, *Codonanthe* e *Codonanthopsis* parecem ser bastante vantajosas e difundidas pelas localidades onde os gêneros de epífita possuem distribuição. Houve registros de associação das epífitas *Codonanthe macredenia* Donn. Sm. e *Coryanthes speciosa* Hook. (1831) com *Azteca* sp. em Belize (DALLING *et al.*, 1997), *C. uleana* (sinônimo *Codonanthe formicarum*) e *Cor. Speciosa* (sinônimo *Coryanthes maculata*) com *A. paraensis bondari* no Brasil, na região cacauzeira no estado da Bahia (SILVA, 1945) e na Amazônia os gêneros *Codonanthe* e *Codonanthopsis* foram os mais frequentes em jardins de formiga que formam colônias polidômicas, incluindo *Azteca trailii* Emery, 1893, *Azteca ulei* Forel, 1904 e *Azteca* sp. (MADISON, 1979). As colônias de *A. paraensis bondari* estudadas foram observadas em interação com *C. uleana* e uma espécie do complexo *Cor. speciosa*, assim como as colônias observadas por Silva (1945). Em algumas colônias mais jovens em uma área de plantação de cacau também foram observadas a presença de uma espécie de Bromeliaceae em substituição a espécie de Orchidaceae, porém não foi possível chegar até a identificação específica pois a planta era muito jovem.

Nas epífitas as formigas podem coletar nectários floral e extrafloral, estruturas nutritivas que envolvem as sementes, além terem um local adequado para a criação dos hemípteros. Foram observadas operárias de *A. paraensis bondari* visitando e coletando a polpa em orifícios existentes em alguns frutos (maduros e secos) de *C. uleana*, semelhante ao que foi observado por Madison (1979) que cita formigas que escavam os frutos maduros de *Codonanthe* e posteriormente removem as sementes (MADISON, 1979). As sementes desse gênero possuem um arilo (estrutura carnuda semelhantes a um fruto) bem desenvolvido e essa estrutura vegetal é consumida pelas formigas na baga ou levada para dentro do ninho (MADISON, 1979).

Os nectários extraflorais podem ser encontrados nas espécies do gênero *Codonanthe* e *Codonanthopsis* que compõem jardins de formiga. As operárias de *A.*

paraensis bondari foram observadas visitando o nectário floral de *C. uleana*, que está localizado no final da corola, através de um pequeno orifício. *Codonanthe uleana* apresenta um nectário floral (localizado na base da corola) que é explorado pelas formigas (MADISON, 1979). No início do desenvolvimento da flor, as formigas abrem com as mandíbulas um orifício que expõe o nectário floral. Esse nectário continua a funcionar até o desenvolvimento do fruto (MADISON, 1979). A epífita também possui pequenas glândulas vermelhas, nectários extraflorais, na superfície abaxial da folha de *Codonanthe uleana* (MADISON, 1979). Estes nectários extraflorais, localizados na região abaxial da folha, foram raramente visitados pelas operárias de *A. paraensis bondari* aqui estudadas.

Foram observadas operárias de *A. paraensis bondari* explorando a corda da corola da flor de *Coryanthes* (espécie do Complexo *Coryanthes speciosa*) e algumas dessas operárias caíram no “balde” da flor. Porém não foi observada a saída da operária da flor, o que sugeriria a participação da formiga na polinização dessa orquídea. Segundo Dodson *et al.* (1969) as flores do gênero *Coryanthes* possuem um mecanismo de polinização do tipo queda, onde a porção apical do labelo da flor é adaptada para acumular a secreção liberada por duas glândulas laterais. Essa secreção é um óleo volátil que pode atrair machos de abelhas Euglossinae, responsáveis por sua polinização (DODSON *et al.*, 1969). Mesmo não sendo observada a saída das operárias da flor, dentro dos ninhos foram encontrados polinários (estrutura que sustenta uma massa de pólen para fixação no polinizador) que podem ser dessa orquídea. Isso sugere que *A. paraensis bondari* também pode atuar como agente polinizador dessa epífita.

Assim como em outros estudos, também observamos ninhos de vespa próximos às colônias de *A. paraensis bondari*. Sabe-se que muitas espécies de vespas sociais neotropicais como *Po. rejecta* (Fabricius, 1798) nidificam próximo a ninhos de formigas, incluindo *Azteca chartifex*, em busca de proteção contra a predação por formigas de correição (DEJEAN *et al.*, 2001; DE SOUZA *et al.*, 2013; CORBARA *et al.*, 2009, 2018). Formigas predadoras representam um grande risco para as colônias de vespas (JEANNE, 1979; LITTE, 1977) e dessa forma muitas espécies de vespas se associam com formigueiros em busca de proteção (RICHARDS; RICHARDS, 1951). O territorialismo e a agressividade das espécies de *Azteca* impede que formigas cortadeiras e de correição subam nos troncos de suas

árvores hospedeiras (VASCONCELOS & CASIMIRO, 1997; DEJEAN *et al.*, 2014). *A. chartifex* pode até mesmo desviar colunas de formigas de correição da base de suas árvores hospedeiras, atacando-as (DEJEAN *et al.*, 2014) ou depositando compostos repelentes (HERRE *et al.*, 1986).

Segundo Herre *et al.* (1986) há uma grande probabilidade de que as vespas mais agressivas, que nidificam próximos a ninhos de formiga, reduzam os danos provocado por herbívoros à planta hospedeira e consequentemente aos ninhos de formiga. Por exemplo, os ninhos de *A. chartifex* próximos a *Po. rejecta* nunca foram atacados por aves, diferente do que ocorre na ausência dos ninhos de vespas (LE GUEN *et al.*, 2015). Algumas espécies de vespas pouco agressivas, que também nidificam próximas a colônias de formigas, podem se beneficiar da tolerância que as formigas desenvolveram para espécies de vespas mais agressivas, aquelas que beneficiam a colônia de formiga conferindo proteção contra predação por aves e mamíferos (HERRE *et al.*, 1989).

Dentre as espécies de vespas encontradas nidificando próximo ao ninho de *A. paraensis bondari*, *Po. rejecta* também foi observada diversas vezes nidificando próximo a ninhos de outra espécie de formiga do mesmo gênero, *A. chartifex* (DEJEAN *et al.*, 2001; DE SOUZA *et al.*, 2013; LE GUEN *et al.*, 2015; CORBARA *et al.*, 2018). *Angiopolybia pallen* foi observada associada a várias espécies de formiga (WINDSOR, 1986). De acordo com Corbara *et al.*, 2009 todos os ninhos de *Protopolybia emorualis* observados na Guiana Francesa estavam associadas a algum ninho de formigas (CORBARA *et al.*, 2009).

Em relação ao comportamento as operárias de *A. paraensis bondari* possuem um comportamento rápido de resposta a perturbações. Esse comportamento é observado em Dolichoderinae, onde as espécies aumentam muito a taxa de movimentação em resposta a perturbações (BLUM & WARTER, 1966). A espécie estudada possui um comportamento de recrutamento de numerosas operárias se direcionando ao local de perturbação. Esse recrutamento é reforçado com a liberação de feromônio de alarme. Isso também é observado por exemplo em espécies, de *Tapinoma sessile* (Say, 1836), *Liometopum occidentale* Emery, 1895 e *Dolichoderus bispinosus* (Olivier, 1792) (sinônimo *Monacis bispinosa*) quando as colônias são perturbadas, as operárias liberam quantidades consideráveis de secreções através de suas glândulas anais (WILSON, 1962). Para o comportamento

de forrageamento, as operárias de *Dorymyrmex pyramicus* (Roger, 1863) (sinônimo *Conomyrma pyramica*) se movem em zigue-zague com explosões irregulares de maior atividade. Essas operárias geralmente respondem a essas perturbações

A associação com mimercófitas exige da formiga um comportamento mais agressivo em resposta a perturbações (ADAMS, 1994; JANZEN, 1967, 1972) além de alterar o componente dos insetos associados a essa planta (ADAMS, 1994). Sendo assim formigas do gênero *Azteca* desenvolveram técnicas predatórias bastante especializadas como a criação de armadilhas para captura de artrópodes: *Azteca brevis* Forel, 1899 e *Azteca cf lanugiosa* emboscam suas presas, se posicionando na região abaxial da folha e capturando insetos que pousem na superfície desta (MORAIS, 1994; SCHMIDT & DEJEAN, 2018)

As operárias de *A. paraensis bondari* foram observados coletando secreção açucarada do nectário floral de *C. uleana*. Porém essas formigas não foram observadas fazendo o orifício na corola da flor, onde o nectário floral está localizado. Uma das sugestões é que outros insetos abriram esses orifícios. Por exemplo algumas espécies de Meliponini têm como fonte nutricional líquidos açucarados produzidos por plantas, oriundos de nectários florais, por exemplo *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793), *Tetragonisca angustula* Latreille, 1811, *Nannotrigona testaceicornis* Lepeletier, 1836) e extraflorais (*Trigona hypogea* Silvestri, 1902) (NOLL, 1997; NOLL *et al.*, 1996). Segundo O'Dowd (1979) as formigas que exploram o nectário extrafloral peciolar, acabam excluindo outros potenciais receptores. As operárias de *Azteca* parecem excluir a visita de abelhas do gênero *Trigona* dos nectários extraflorais, porém raramente foi observada uma interação agonística entre ambas, o que sugere que a exclusão se deve ao fato de que as operárias de *Azteca* ocupam esses ambientes inibindo a exploração desse recurso por outros organismos (O'DOWD, 1979).

Foi observada a frequência de operárias em atividade na árvore durante o dia. A frequência de operárias patrulhando entre os ninhos e ao longo da árvore hospedeira foi maior no período da manhã, diminuindo no período da tarde. Esse fluxo foi quase inexistente na região próxima à base da árvore, a partir das 15:30, onde se concentrou mais próximo aos ninhos. A única exceção foi a colônia 4, onde a atividade das operárias fora dos ninhos foi baixa durante todo o período de observação. Esse ritmo de atividade pode ser mais semelhante àquele das espécies

de Azteca estudadas por O'Dowd (1979) que também foram mais ativas durante o dia, do que foi encontrado em *A. chartifex spiriti*, que foram mais ativas no período da noite (BENTON, 1979). Contudo são necessárias observações no período noturno para *A. paraensis bondari*.

5.2 Relação entre as variáveis morfométricas em *A. paraensis bondari*

A polidomia pode conferir inúmeras vantagens ecológicas. Porém sem informações filogenéticas, dificilmente pode-se determinar quais dessas vantagens são seletivas e que favoreceram a polidomia ou quais eram consequências posteriores ao surgimento da polidomia (DEBOUT *et al.*, 2007). No entanto sabe-se que a estrutura polidômica permite que os ninhos sejam dispersos entre si, encurtando as rotas de forrageamento, o que reduz os custos energéticos, pois o forrageio é próximo ao ninho principal (MCIVER, 1991; DEBOUT *et al.*, 2007).

Semelhante ao estudo feito com *A. chartifex spiriti* (MIRANDA, 2019), as colônias de *A. paraensis bondari* também mostram uma relação negativa entre os comprimentos e as larguras do ninho e a distância até o ninho principal.

A relação pouco significativa encontrada entre o volume dos ninhos satélites e a distância até o ninho principal (Figura 2) sugere que geralmente ninhos satélites progressivamente mais distantes do ninho principal apresentam um tamanho menor que os ninhos mais próximos; porém na colônia 1 o ninho satélite mais distante do ninho principal apresentou um tamanho maior que o ninho mais próximo. É possível que tenha ocorrido uma colonização das epífitas de *Coryanthes* sp. após a planta já estar instalada na árvore hospedeira, pois foram encontradas na mesma árvore (onde as colônias nidificaram) epífitas dessa espécie sem que haja o formigueiro. Como operárias foram observadas visitando essas plantas é possível que a planta sobreviva mesmo após a “morte” do ninho de formiga.

Diferente dos ninhos de outras espécies de *Azteca*, como *A. chartifex* em que seus ninhos principais são muito maiores que os da espécie estudada, os ninhos de *A. paraensis bondari* parecem ter seu tamanho limitados pelas raízes de *Coryanthes* sp., pois as estruturas dos ninhos são construídas entre as raízes da epífita.

Os dados sobre a relação da frequência de operárias em função das classes de tamanho da largura da cabeça (Figura 8) corroboram Wheeler (1986) e Miranda (2019). Estes autores verificaram o polimorfismo em colônias de *A. chartifex laticeps*, *Azteca trigona* Emery, 1893, *A. chartifex spiriti* mostrando a bimodalidade na casta de operárias ao relacionar as variáveis morfológicas de largura da cabeça e comprimento do corpo. Assim como em Miranda (2019), considerou-se aqui uma amostragem que representa a colônia por inteiro (ninho principal + ninho satélite) e não apenas os indivíduos do ninho principal como em Wheeler (1986).

Porém uma das colônias, C4, (Figura 12) apresentou um padrão unimodal para a maioria dos ninhos. Isso pode se dever ao fato de que a colônia era aparentemente mais jovem que as outras estudadas. Segundo Hölldobler & Wilson (1990) as primeiras operárias produzidas por uma colônia recém fundada são muito menores que as menores operárias em uma colônia madura. Outra hipótese é que, diferente das outras colônias que tinha todas as suas estruturas (ninho principal, satélites e abrigos de hemípteros) distribuídos em apenas uma árvore hospedeira, os ninhos da colônia 4 estavam distribuídos em 3 árvores diferentes. Possivelmente a árvore onde o ninho principal foi estabelecido não possuía condições de abrigar um maior número de ninhos que seriam adicionados no crescimento da colônia, pois o tronco é mais fino e apresenta uma copa muito menor que as árvores hospedeiras das outras 3 colônias.

Assim como em *A. chartifex spiriti* (Miranda, 2019), a distribuição da subcasta operária é relacionada com a distância do ninho principal em *A. paraensis bondari*. Porém, em contraponto ao que foi observado por Miranda (2019) para *A. chartifex spiriti*, a espécie estudada aqui apresentou uma maior quantidade de operárias *minor* nos ninhos satélites. Isso sugere que, mesmo fora do ninho principal, a proporção de operárias *major* é significativamente menor que a de operárias *minor*. Isso ocorre porque a criação de hemípteros em vários estágios do desenvolvimento ocorre em todos os ninhos em razão da associação com *C. uleana*. Miranda (2019) propôs que as operárias *minor* de *A. chartifex spiriti* seriam responsáveis pelo cuidado com os hemípteros nos ninhos periféricos. O que pode ser reforçado pelo fato de que na maioria das colônias observadas de *A. paraensis bondari*, os abrigos de hemípteros eram compostos quase que exclusivamente de operárias *minor*.

6. CONCLUSÃO

. Assim como nos estudos feitos com outras espécies do gênero, *A. paraensis bondari* apresenta duas subcastas de operárias, *major* e *minor*. A proporção entre estas, no ninho principal e nos ninhos satélites das colônias difere daquela encontrada em *A. chartifex spirit* devido à associação íntima com epífitas. Essa interação possibilita a criação dos hemípteros em todos os ninhos da colônia, o que não ocorre em *A. chartifex spirit*. As razões das classes de tamanho com as distâncias para o ninho principal sugerem que, possivelmente, o maior investimento em formigas maiores nos ninhos satélites decorre dessa presença de hemípteros em todos os ninhos. Porém a presença predominante de operárias *minor* nos abrigos de hemípteros sugere que essa subcasta de operárias é responsável pelo cuidado com os trofobiontes.

O comportamento diurno dessa espécie parece estar mais voltado para a coleta de secreções açucaradas de espécies de plantas e hemípteros associados. As colônias utilizavam mais de um mirmecófilo para a obtenção dos exsudatos açucarados. As operárias de cada colônia cuidam de duas espécies de hemípteros, em áreas diferentes. Os indivíduos de *Co. viridis* possuem uma associação mais frequente com *A. paraensis bondari*, sendo a única espécie de hemíptero presente em todas as colônias, localizados apenas na epífita *C. uleana*. As outras espécies de hemípteros que são criados nos nós e nas inflorescências da árvore hospedeira.

As colônias de *A. paranensis bondari* parecem possuir uma associação mais frequente com a *C. uleana*, pois essa epífita é a primeira a aparecer nos ninhos e está presente em todas as colônias observadas. As epífitas das famílias

Orchidaceae e Bromeliaceae são também encontradas nos jardins de formiga de *A. paraensis bondari*, porém essas espécies são encontradas nos ninhos de maior tamanho, muitas vezes apenas no ninho principal. Sua presença nas colônias, provavelmente está associada a distribuição dessas espécies de epífitas próximas a colônia.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, E. S. Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia*, v. 97, n. 2, p. 202–208, 1994.

AMMAR, E. D. Internal morphology and ultrastructure of leafhoppers and planthoppers. *The leafhoppers and planthoppers*, v. 11, p. 127–162, 1985.

AUCLAIR, J. L. Aphid Feeding and Nutrition. *Annual Review of Entomology*, v. 8, n. 1, p. 439–490, 1963.

BARONI URBANI, C., BOLTON, B., WARD, P. S. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae) *Systematic Entomology*, v. 17, p. 301–329, 1992

BELIN-DEPOUX, M. Écologie Et Évolution des Jardins de Formis en Guyane Française. *Revue d'écologie*, v. 46, p. 1–38, 1991.

BENTON, F. P. *Atividade diária da formiga caçarema Azteca chartifex Forel no cacauero. CEPEC, Informe Técnico 1979, CEPLAC, Itabuna, Bahia, pp. 182-183. Ilhéus, Bahia - Brasil: [s.n.], 1979.*

BLUM, M. S.; WARTER, S. L. Chemical Releasers of Social Behavior. VII. The Isolation of 2-Heptanone from *Conomyrma pyramica* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) and Its Modus Operandi as a Releaser of Alarm and Digging Behavior1. *Annals of the Entomological Society of America*, v. 59, n. 4, p. 774–779, 1966.

BOUDINOT, B. E. Contributions to the knowledge of formicidae (Hymenoptera, Aculeata): A new diagnosis of the family, the first global male-based key to subfamilies, and a treatment of early branching lineages. *European Journal of Taxonomy*, v. 120, n. 2118–9773, p. 1–62, 2015.

BOLTON, B. "AntWeb". 2019 Disponível em: <https://www.antweb.org/>. Acesso em: 15/07/2019.

CARROLL, C. R.; JANZEN, D. H. Ecology of Foraging by Ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 4, n. 1, p. 231–257, 1973.

CARTER, W. G. Ants of the North Carolina. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, v. 78, n. 2, p. 1–18, 1962.

CARVER, M.; GROSS, G. F.; WOODWARD, T. E. Hemiptera. In: NAUMANN, I. D., CARNE, P. B., LAWRENCE, J. F., NIELSEN, E. S., SPRADBERRY, J. P., TAYLOR, R. W., WHINTTEN, M. J., LITTLEJOHN, M. J. *The insects of Australia*. 2. ed. New York: Cornell University Press, 1991. p. 49–515.

CORBARA, B. SERVIGNE, P., DEJEAN, A., CARPENTER, J. M., ORIVEL, J. A mimetic nesting association between a timid social wasp and an aggressive arboreal ant. *Comptes Rendus - Biologies*, v. 341, n. 3, p. 182–188, 2018.

- CORBARA, B. CARPENTER, J. M., CÉRÉGHINO, R., LEPONCE, M., GIBERNAU, M., DEJEAN, A. Diversity and nest site selection of social wasps along Guianese forest edges: assessing the influence of arboreal ants. *Comptes Rendus - Biologies*, v. 332, n. 5, p. 470–479, 2009.
- DALLING, J. W.; Y AIZPRÙA, R. I.; CATLING, P. M. Influence of Aerial *Azteca* Nests on the Epiphyte Community of Some Belizean Orange Orchards. *Department of Ecology and Evolutionary Biology*, v. 29, n. November 1994, p. 237–242, 1997.
- DAVIDSON, Diane W. COOK, S. C., SNELLING, R. R., CHUA, T. H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*, v. 300, n. 5621, p. 969–972, 2003.
- DE SOUZA, M M; PIRES, E P; PREZOTO, F. Nidification of *Polybia rejecta* (Hymenoptera: Vespidae) associated to *Azteca chartifex* (Hymenoptera: Formicidae) in a fragment of Atlantic Forest, in the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, v. 13, n. 3, p. 390–392, 2013.
- DEBOUT, G. SCHATZ, B., ELIAS, M., MCKEY, D. Polydomy in ants: What we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 90, n. 2, p. 319–348, fev. 2007.
- DEJEAN, A.; NGNEGUEU, P. R.; BOURGOIN, T. Trophobiosis between ants and *Peregrinus maidis* (Hemiptera, Fulgoromorpha, Delphacidae). *Sociobiology*, v. 28, n. 1, p. 111–120, 1996.
- DEJEAN, A. ORIVEL, J., CORBARA, B., OLMSTEAD, I., LACHAUD, J. P. Nest site selection by two polistine wasps: the influence of *Acacia-Pseudomyrmex* associations against predation by army ants (Hymenoptera). *Sociobiology*, v. 37, n. 1, p. 135–146, 2001.
- DEJEAN, A. CORBARA, B., ROUX, O., ORIVEL, J. The antipredatory behaviours of neotropical ants towards army ant raids (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, v. 19, p. 17–24, 2014.
- DEJEAN, A.; GIBERNAU, M.; BOURGOIN, T. A new case of trophobiosis between ants and. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, v. 323, n. 5, p. 447–454, 2000.
- DEL-CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: Temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia*, v. 124, n. 2, p. 156–165, 2000.
- DELABIE, J C. The ant problems of cocoa farms in Brazil. *Applied myrmecology, a world perspective*, v. 1887, n. January 1990, p. 555–569, 1990. D
- DELABIE, J. H.C. JAHYNV, B., do NASCIMENTO, I. C., MARIANO, C. S., LACAU, S., CAMPIOLO, S., PHILPOTT, S. M., LEOPONCE, M. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, v. 16, n. 8, p. 2359–2384, 2007.
- DELABIE, J. H.C. Trophobiosis Between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an Overview. *Neotropical Entomology*, Evolução do comportamento de trofobiose. Vantagens de tal comportamento, v. 30, n. 4, p. 501–516, 2001.
- DELABIE, J. H. C.; FERNÁNDEZ, F. Relaciones entre hormigas y “homópteros” (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha. In: FERNÁNDEZ, FERNANDO (Org.). . *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. 1. ed. Bogotá: 2005. p. 149–156.
- DILL, M.; MASCHWITZ, U. The nomadic herdsman of Kinabalu Park: A unique lifestyle in ants. *Sabah Parks Nature Journal*, v. 1, p. 61–67, 1998.
- DODSON, C. H. DRESSLER, R. L., HILLS, H. G., ADAMS, R. M., WILLIAMS, N. H. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, v. 164, n. 3885, p. 1243–1249, 1969.
- DOUGLAS, R. G. WEINER, J. M., ABRAMSON, M. J., O'HEIR, R. E. Prevalence of severe ant-

venom allergy in southeastern Australia. *J Allergy Clin Immunol*, v. 101, p. 129–131, 1998.

EISNER, T. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, v. 116, p. 429–490, 1957.

FADIL, J. P. R.. *A agressividade das formigas influencia a ocorrência de lianas em sua planta hospedeira?* Universidade de São Paulo. São Paulo: [s.n.], 2013.

FOREL, A. Études Myrmécologiques En 1878 (Première Partie) Avec L'Anatomie Du Gésier Des Fourmis. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences naturelles*, v. 15, n. 80, p. 337–392, 1878.

FOREL, A.. *The Social World of the Ants Compared with That of Man.* New York:, 1929. v. 1.

GULLAN, P. J. Relationships with ants. In: BEN-DOV, Y.; HODGSON, C. J. *Soft Scale Insects: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Amsterdam: Elsevier Science, 1997. p. 351–373.

HERBERS, J. M.; GRIECO, S. Population structure of *Leptothorax ambiguus*, a facultatively polygynous and polydomous ant species. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 7, n. 5, p. 581–598, 1994.

HERRE, E. A.; WINDSOR, D. M; FOSTER, R. B. Nesting Associations of Wasps and Ants on Lowland Peruvian Ant-Plants. *Biotropica*, v. 93, n. 3–4, p. 321–330, 1986.

HOLLOBLER, B; WILSON, E.O. *The ants*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of the Harvard University Press, 1990.

JACKSON, D. A. Ant distribution patterns in a cameroonian cocoa plantation: investigation of the ant mosaic hypothesis. *Oecologia*, v. 62, n. 3, p. 318–324, 1984.

JANZEN, D.I H. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferrugineus* F. Smith) in eastern Mexico. *Kansas University Science Bulletin*, v. 47, p. 315–558, 1967.

JANZEN, D.I H. Protection of Barteria (Passifloraceae) By Pachysima Ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian Rain Forest. *Ecological Society of America*, v. 53, n. 5, p. 885–892, 1972.

JEANNE, R. L. A Latitudinal Gradient in Rates of Ant Predation. *Ecological Society of America*, v. 60, n. 6, p. 1211–1224, 1979.

KIRKPATRICK, H. C; ROSS, A. F. Aphid-transmission of potato leafroll virus to solanaceous species. *Phytopathology*, v. 42, n. 1, p. 540–546, 1952.

KLEINFELDT, S. E. Ant-Gardens: The Interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology*, v. 59, n. 3, p. 449–456, 1978.

LE GUEN, R. CORBARA, B., ROSSI, V., AZÉMAR, F., DEJEAN, A Reciprocal protection from natural enemies in an ant-wasp association. *Comptes Rendus - Biologies*, v. 338, n. 4, p. 255–259, 2015.

LESTON, D. A Neotropical Ant Mosaic. *Annals of the Entomological Society of America*, v. 71, n. 4, p. 649–653, 1978.

LITTE, M. Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 2, n. 3, p. 229–246, 1977.

LIVINGSTON, G. F.; WHITE, A. M.; KRATZ, C. J. Indirect Interactions Between Ant-Tended Hemipterans, a Dominant Ant *Azteca instabilis* (Hymenoptera: Formicidae), and Shade Trees in a Tropical Agroecosystem. *Environmental Entomology*, v. 37, n. 3, p. 734–740, 2008.

MACKAY, W. P. W.; MACKAY, E. E. E. Why Do Harvester Ants Store Seeds in Their Nests. *Sociobiology*, v. 9, n. 1, p. 31–47, 1984.

- MADISON, M. Additional observations on ant-gardens in Amazonas. *Selbyana*, v. 5, n. 2, p. 107–115, 1979.
- MAJER, J. D.; DELABIE, J. H. C.; SMITH, Martha R. B. Arboreal Ant Community Patterns in Brazilian Cocoa Farms. *Biotropica*, v. 26, n. 1, p. 73, 1994.
- MASCHWITZ, ULRICH., FIALA, B. DAVIES, S. J., LINSENMAIR, K. E.. A South-East Asian myrmecophyte with two alternative inhabitants: *Camponotus* or *Crematogaster* as partners of *Macaranga lamellata*. *Ecotropica*, v. 2, p. 29–40, 1996.
- MASCHWITZ, U.; FIALA, B. Investigations on ant–plant associations in the South-East-Asian genus *Neonauclea* Merr. (Rubiaceae). *Acta Oecologica*, v. 16, p. 3–18, 1995.
- MCIVER, J. D. Dispersed central place foraging in Australian meat ants. *Insectes Sociaux*, v. 38, n. 2, p. 129–137, 1991.
- MIRANDA, V. L. *Polidômiaea Divisão de Trabalhona População de Azteca chartifex spiriti FOREL, 1912 (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, DOLICHODERINAE)*. 2019. 92 f. Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia - Brasil, 2019.
- MORAIS, H. C. Coordinated group ambush: A new predatory behavior in *Azteca* ants (Dolichoderinae). *Insectes Sociaux*, v. 41, n. 3, p. 339–342, 1994.
- MURCIA, A. A., ALISSA, L., PARMIGIANI, R., BIFFI, V. L. *Proteção não é de graça : variação na quantidade de alimento oferecido para as formigas modula a proteção recebida em espécies de Cecropia (Urticaceae)*. São Paulo: [s.n.], 2015.
- NIXON, G. E. J. The Association of Ants with Aphids and Coccids. *The Association of Ants with Aphids and Coccids*. London: Commonw Institute Ent., 1951. p. 36.
- NOLL, F. B. ZUCCHI, R., JORGE, J. A., MATHEUS, S. Food Collection and Maturation in the Necrophagous Stingless Bee , *Trigona hypogea* (Hymenoptera : Meliponinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, v. 69, n. 4, p. 287–293, 1996.
- NOLL, F. B. Foraging behavior on carcasses in the necrophagic bee *Trigona hypogea* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Insect Behavior*, v. 10, n. 3, p. 463–467, 1997.
- NUNES OLIVEIRA, K.. *INTERAÇÃO Cecropia-Azteca e seus Efeitos na Herbivoria e Crescimento*. 2015. 75 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Departamento de Biologia Geral da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa, MG, Viçosa, 2015.
- O'DOWD, D. J. Foliar Nectar Production and Ant Activity on a Neotropical Tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia*, v. 43, n. 2, p. 233–248, 1979.
- OLIVEIRA, G V De; CORREA, M M; DELABIE, J H. Interação planta-inseto: Aspectos biológicos e ecológicos do mutualismo Cecropia-Azteca. *EntomoBrasilis*, v. 8(2), p. 85–90, 2015.
- OSTER, G. F.; WILSON, E. O. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton ed. Princeton University Press, 1978.
- PASSERA, L.; SUZZONI, J. P. Le role de la reine de *Pheidole pallidula* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae) dans la sexualisation du couvain après traitement par l'hormone juvénile. *Insectes Sociaux*, v. 26, n. 4, p. 343–353, 1979.
- PESSON, P. *Contribution a l'étude morphologique et fonctionnelle de la tete, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de coccides*. . Paris: Impr. nationale. , 1994
- RENAULT, C. K.; BUFFA, L. M.; DELFINO, M. A. An aphid-ant interaction: Effects on different trophic levels. *Ecological Research*, v. 20, n. 1, p. 71–74, 2005.

- RICHARDS, O. W.; RICHARDS, M. J. Observations on the Social Wasps of South America (Hymenoptera Vespidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, v. 102, n. 1, p. 1–169, 1951.
- SCHMIDT, M.; DEJEAN, A. A dolichoderine ant that constructs traps to ambush prey collectively: convergent evolution with a myrmicine genus. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. XX, n. April, p. 41–46, 2018.
- SCHUPP, E. W. Azteca protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees. *Oecologia*, v. 70, n. 3, p. 379–385, 1986.
- SCHÜTZE, M., MASCHWITZ, U. A Enemy recognition and defence within trophobiotic associations with ants by the soldier caste of *Pseudoregma sundanica* (Homoptera: Aphidoidea). *Entomologia generalis*, v. 16, n. 1, p. 1–12, 1991.
- SHATTUCK, S. O. Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae and Formicinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, v. 17, n. 2, p. 199–206, 1992.
- SILVA, P. A “formiga de enxerto”. *Inst. Cacau Bahia, Bol. Divulgacao no. 1*, 21 p. [S.l: s.n.], 1945
- TOBIN, J. E. Ants as primary consumers: diet and abundance in the Formicidae. In: HUNT, J. H.; NALEPA, C. A. (Org.). *Nourishment and evolution in insect societies*. Boulder, Colorado: Westview Press, 1994. p. 279–307.
- ULE, E. Ameisengarten im Amazonasgebiet. *Botanische Jarbucher fur Systematik*, v. 30, n. 2, p. 45–52, 1902.
- ULE, E. Ameisenpflanzen. *Botanisches Jahrbuch*, v. 37, p. 335–352, 1906.
- ULE, E. Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen. *Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung*, v. 94, p. 491–497, 1905.
- VANDERMEER, J.; PERFECTO, I. A Keystone Mutualism Drives Pattern in a Power Function. *Science*, v. 311, n. 100, p. 5–9, 2006.
- VANDERPLANK, F. L. The Bionomics and Ecology of the Red Tree Ant, *Oecophylla* sp., and its Relationship to the Coconut Bug *Pseudotheraptus wayi* Brown (Coreidae). *Journal of Animal Ecology*, v. 29, n. 1, p. 15–33, 1960.
- VASCONCELOS, H. L.; CASIMIRO, A. B. Influence of *Azteca alfari* ants on the exploitation of *Cecropia* trees by a Leaf-Cutting Ant. *Biotropica*, v. 29, n. 1, p. 84–92, 1997.
- VIRGÍNIO, F.; MACIEL, T. T.; BARBOSA, B. C. Nidificação de *Polybia rejecta* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae) Associada à *Azteca chartifex* Forel (Hymenoptera: Formicidae) em Ecótono de Bioma Caatinga/Mata Atlântica, no Estado do Rio Grande do Norte. *EntomoBrasilis*, v. 8, n. 3, p. 242–245, 2015.
- WARD, P. S. Mesic Elements in the Western Nearctic Ant Fauna: Taxonomic and Biological Notes on Amblyopone, Proceratium, and Smithistruma (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, v. 61, n. 1, p. 102–124, 1988.
- WAY, M. J. Studies on the Association of the Ant *Oecophylla longinoda* (Late.) (FORMICIDAE) With the Scale Insect *Saissetia zanzibabensis* Williams (COCCIDAE). *Bulletin of Entomological Research*, v. 45, n. 1, p. 113–133, 1954.
- WHEELER, D. E. Polymorphism and Division of Labor in *Azteca chartifex laticeps* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, v. 59, n. 3, p. 542–548, 1986.
- WHEELER, W. M. *Ants; their structure, development and behavior*. New York: , 1910.

WILSON, E. O. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) 3. The experimental induction of social responses *Animal Behaviour*, v. 10, p. 159-164., 1962.

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