

Interações Mutualísticas Entre Formigas e Plantas

Wesley Dáttilo¹, Elisabete da Costa Marques², Jéssica Caroline de Faria Falcão¹ & Denise Dolores de Oliveira Moreira¹

1. Universidade Estadual do Norte Fluminense, e-mail: wf.cruz@glbio.uenf.br (e-mail para correspondência), falcao.jc@glbio.uenf.br, denise@uenf.br. 2. Serviços Integrados em Gestão Ambiental de Maceió, e-mail: elisabetemarques@gmail.com
Fomento: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)

EntomoBrasilis 2 (2): 32-36 (2009)

Resumo. O mutualismo entre formigas e plantas está entre as interações mais bem estudadas. Seu estudo vem sugerindo e testando hipóteses ecológicas e evolucionárias aplicáveis a muitas outras formas de mutualismo. A cada ano relações mais especializadas entre formigas e plantas são descobertas. Entre estas relações podemos mencionar a obtenção de abrigo e/ou alimento pela formiga, que implica no fornecimento de proteção a planta contra herbivoria, dispersão de suas sementes e, até, polinização de suas flores. Nesta revisão são discutidos os tipos de interações mutualísticas entre formigas e plantas existentes.

Palavras-chave: mutualismo formiga-planta, mirmecocoria, mirmecogamia, mirmecofitismo, mirmecotrofia.

Mutualistic interactions between ants and plants

Abstract. The mutualism between ant and plants is the one of the more studied ecological relationships, and these studies have been suggesting and testing ecological and evolutionary hypothesis that can be applied to many other kinds of mutualism. Each year more specialized mutualism relationships between ants and plants are discovered. Among these relations we can mention the obtaining of shelter and / or food by the ant, which implies in providing plant protection against herbivory, dispersal of seeds and even pollination of their flowers. In this review are discussed mutualistic types of interactions between ants and existing plants.

Key words: mutualism ant-plant, myrmecochory, myrmecogamy, myrmecophytism, myrmecotrophy.

As interações entre organismos vêm merecendo cada vez mais a atenção de pesquisadores. É fato que a maioria das espécies hoje viventes, necessariamente se engaja em pelo menos uma interação interespecífica ao longo de seu ciclo de vida (BRONSTEIN *et al.* 2006). Espécies diferentes podem se associar para aumentar suas chances de sobrevivência, ambas provendo e recebendo benefícios, em uma relação denominada mutualismo ou simbiose. Nestes tipos de relação, uma das espécies oferece um serviço ou produto que seu parceiro não pode conseguir sozinho e, em troca, recebe algum tipo de pagamento ou recompensa (HOEKSEMA & BRUNA 2000). O mutualismo entre insetos e plantas está entre as interações ecológicas mais estudadas (BRONSTEIN 1994). Muitas evidências indicam que mutualismo entre insetos e plantas evoluiu em função de vantagens oferecidas às plantas pelos insetos que forrageavam naturalmente em sua superfície (BRONSTEIN *et al.* 2006).

O termo mirmecofilia define certo tipo de relação entre formigas e plantas, na qual, as plantas apresentam estruturas especializadas destinadas a alimentar e/ou servir de abrigo para as formigas. Nos casos de simbiose e mutualismo entre formigas e plantas, se considera que ambas as partes obtêm grandes vantagens com essa associação (FERNÁNDEZ 2003). Como a maior parte das interações mutualísticas conhecidas, independentemente das espécies envolvidas, as relações específicas entre plantas e formigas são relativamente raras e restritas, embora, interações facultativas e/ou oportunistas possam ser determinantes em ecossistemas tropicais, promovendo a estruturação de redes tróficas e efeitos em cascata (BEATTIE 1985; RICO-GRAY & OLIVEIRA 2007).

Em alguns casos, as plantas apresentam adaptações antagônicas para evitar a associação com formigas oportunistas, como por exemplo, componentes repelentes tóxicos que mantêm

as formigas afastadas das flores enquanto a planta tenta atrair polinizadores mais específicos. Em sua totalidade, a escala das interações é muito diversa e os custos e/ou benefícios para os parceiros dessa relação podem ser sutil (FERNÁNDEZ 2003; RICO-GRAY & OLIVEIRA 2007). Estes casos especiais não serão abordados nesta revisão.

Embora as interações específicas entre plantas e formigas sejam raras e restritas, interações facultativas e/ou oportunistas podem ser determinantes em ecossistemas tropicais, promovendo a estruturação de redes tróficas e efeitos em cascata (RICO-GRAY & OLIVEIRA 2007).

Os diferentes tipos de relações entre formigas e plantas não se restringem às plantas superiores, podendo ser comumente encontradas em diversas pteridófitas e em algumas coníferas da região Neotropical (FERNÁNDEZ 2003). Muitas plantas tropicais de diferentes grupos taxonômicos possuem relações mutualísticas com formigas (BEATTIE 1985; HÖLLDOBLER & WILSON 1990; MCKEY & DAVIDSON 1993), e as subfamílias de formigas que apresentam maior número dessas relações são Dolichoderinae e Myrmicinae (BROWN 1973). Embora interessante essas duas subfamílias estão entre as mais abundantes dentro de Formicidae, o que reforça o fato de que a maioria das associações tende a ser não especializada, sendo apenas dependente da abundância.

A pesquisa atual sobre interações mutualísticas entre formigas e plantas, está sugerindo e testando hipóteses ecológicas e evolucionárias que podem ser aplicáveis a muitas outras formas de mutualismo que existem atualmente. Esta revisão tem como objetivo buscar alguns dos principais detalhes para abordar e discutir o conhecimento atual das três principais formas de mutualismo entre formigas e plantas: polinização, proteção e dispersão de sementes.

POLINIZAÇÃO

Quase todas as espécies de plantas possuidoras de estágios florais nas florestas tropicais são polinizadas por animais (BAWA 1990). Abelhas, borboletas, pulgões, mosquitos, vespas estão dentre os principais insetos polinizadores sendo que destes, as abelhas ocupam uma posição de destaque (COUTO & COUTO 2006). Apesar do tegumento de muitas formigas ser pouco piloso, dificultando a adesão do pólen em processos de polinização, existem numerosas espécies em que este é mais piloso do que o das abelhas e vespas, permitindo a retenção do pólen (BEATTIE 1985). Ainda que alguns estudos mostrem que as formigas agem como polinizadores de algumas espécies de plantas (PEAKALL *et al.* 1991; GÓMEZ & ZAMORA 1992; GARCIA *et al.* 1995; PUTERBAUGH 1998) em um processo chamado de mirmecogamia (JOLIVET, 1986), existem duas principais limitações na polinização realizadas por elas: 1) a ausência de asas e por geralmente forragearem na mesma planta, dificilmente transferem o pólen de uma planta para outra (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; RICO-GRAY 1989) e; 2) a maior parte das formigas possui a glândula metapleuraral que produz substâncias lipofílicas que se distribuem na superfície cuticular e têm função antibiótica. Estes antibióticos podem mesmo inativar o pólen, que perde sua capacidade de germinação (BEATTIE 1985). Esta inibição, no entanto, certamente depende do tempo de contato entre o produto da glândula e o grão de pólen.

Mesmo com esta função antibiótica, vários estudos mostram o potencial de formigas em polinizar algumas espécies vegetais. KAWAKITA & KATO (2002) mostraram que as formigas *Paratrechina flavipes* Smith, *Leptothorax* sp. e *Aphaenogaster* sp. são capazes de polinizar flores e que as secreções produzidas pela glândula metapleuraral destas espécies nem sempre inativam o pólen de espécies do gênero *Balanophora* (Balanophoraceae). Já em *Brassica campestris* L., não houve dano ao pólen ocasionado pelo contato com o principal polinizador, a formiga *Iridomyrmex gracilis* Lowne, sugerindo que a secreção metapleuraral desta espécie é pouco potente ou que as glândulas metapleurais não são ativas durante o período crítico de aptidão polinizadora (PEAKALL *et al.* 1990).

De fato, vários são os exemplos de que formigas são potenciais polinizadoras de plantas. Um recente estudo feito no nordeste brasileiro mostrou que a formiga *Pseudomyrmex gracilis* Roger e a abelha *Apis mellifera* Linnaeus apresentam 14% da seqüência favorável de visitação (masculino-feminino) dos órgãos reprodutivos do coqueiro *Cocos nucifera* L. (Anão Verde da Malásia) (CONCEIÇÃO *et al.* 2007). Estas espécies foram seguidas, respectivamente, pelas formigas *Camponotus crassus* Mayr (8%) e *Pseudomyrmex termitarius* Smith (6%), sendo que outras espécies de formigas e abelhas mostraram-se menos significativas sobre o processo, com porcentagens abaixo de 4%. Esses autores sugerem que quando se trata de autopolinização direta em coqueiro, é provável que as formigas sejam mais eficientes do que abelhas, em razão do comportamento ativo das formigas nas inflorescências, mais favorável ao carregamento do pólen de uma flor à outra. Também, no sudoeste da Espanha, as formigas representam 81,2% das visitas de *Lobularia maritima* (L.) (Cruciferae), e que das 4 espécies ocorridas (*Plagiolepis pygmaea* Latreille, *Camponotus micans* Nylander, *Tapinoma simrothi* Krausse, *Crematogaster auberti* Forel), somente *C. micans* teve o potencial de aumentar o número de sementes e flores produzidas devido a ausência da glândula metapleuraral nesse gênero de formiga (GÓMEZ 2000). Em *Hormathophylla spinosa* (L.) (Brassicaceae) todos os polinizadores têm padrão similar de forrageamento e as formigas sempre fazem contato com o órgão reprodutivo da planta em busca de néctar, transferindo grande quantidade de grãos de pólen (GÓMEZ & ZAMORA 1992). Também as operárias, apesar de suas limitações devido à ausência de asas, agem como verdadeiros polinizadores e que o fator chave da referida relação é principalmente a grande densidade dessas durante o período de florescimento (GÓMEZ & ZAMORA 1992).

Porém, devido uma melhor aptidão de outros organismos como agentes polinizadores, algumas plantas desenvolveram sistemas de proteção de suas flores contra as formigas, como nectários florais repelentes e obstáculos que impeçam a penetração da formiga na flor, como por exemplo, superfícies lisas, escorregadias ou adesivas (FERNÁNDEZ 2003). Entretanto, PEAKALL *et al.* (1991) citam mais de 12 espécies de plantas, a maioria da família Orchidaceae, que são obrigatoriamente polinizadas por formigas. Do ponto de vista evolutivo, existem mecanismos coevolutivos responsáveis os quais mantêm a especificidade entre os parceiros da interação. No entanto, estudos ainda são necessários para uma melhor compreensão desse processo.

O interesse pelo estudo dos mecanismos de polinização ganhou mais expressão nos últimos anos, sugerindo novas linhas e fronteiras. Os agentes polinizadores naturais de muitas plantas ainda são desconhecidos, e informações básicas sobre a biologia, comportamento e eficiência dos polinizadores ainda são insuficientes. Pouco se sabe sobre a fidelidade as plantas visitadas e o verdadeiro potencial de polinização feito pelas formigas, que poderia ser usado até mesmo em escala econômica para o aumento na produção de plantas que permitem a autopolinização direta ou semidireta.

PROTEÇÃO

A associação formiga-planta tem sido documentada, principalmente, em uma relação denominada mirmecotrofia (JOLIVET, 1986) onde plantas com nectários extraflorais (NEF) produzem corpúsculos nutritivos para atrair as formigas, sendo uma fonte rica de carboidratos, aminoácidos, vitaminas, água e outros compostos orgânicos (BAKER *et al.* 1978). É, portanto, um valioso recurso alimentar para muitos artrópodes (RUHREN & HANDEL 1999), principalmente formigas das subfamílias Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae (OLIVEIRA & BRANDÃO 1991).

Vários estudos têm quantificado a importância da defesa por formigas contra potenciais herbívoros nas plantas que possuem NEFs (HORVITZ & SCHEMSKE 1982; DEL-CLARO *et al.* 1996). Nas regiões com plantas nectaríferas a densidade de formigas é alta devido à disponibilidade de alimento, no Cerrado do Sudeste do Brasil, os NEFs estão presentes entre 15 a 22% das espécies de plantas, no Centro-Oeste, entre 21 a 26% das espécies (OLIVEIRA & LEITÃO-FILHO 1987; OLIVEIRA & OLIVEIRA-FILHO 1991). Os NEFs são registrados em mais de 66 famílias de angiospermas e pteridófitas (RICO-GRAY & OLIVEIRA 2007), corroborando a importância dessa estrutura na atração de formigas.

De acordo com JAFFÉ (1993) as formigas são importantes predadoras, alimentando-se de outros artrópodes, incluindo insetos, sendo esses a maior fonte de proteína para suas colônias (BENTLEY 1997). Dessa forma, as formigas forrageiam nas plantas, especialmente, naqueles períodos em que as presas são mais abundantes. Considerando que pelo menos parte dos indivíduos predados é herbívoro potencial, as formigas acabam exercendo um efeito protetor sobre a planta. O néctar extrafloral é justamente o mecanismo responsável em manter formigas constantemente forrageando pelas folhas da planta. Diversos autores relatam não só o aumento da taxa de herbivoria, como diminuição de produção de frutos em plantas isoladas das formigas (OLIVEIRA *et al.* 1999), o que reflete o aumento de sucesso reprodutivo para plantas possuidoras de NEFs e visitadas por formigas. Porém, estes benefícios podem variar entre microhabitats, com a agressividade da espécie de formiga, com as estratégias defensivas apresentadas pelos insetos herbívoros, bem como com a espécie de planta (DEL-CLARO & SANTOS 2000). Além disso, pode haver uma variação espacial (BARTON 1986) e temporal do efeito das formigas em plantas com NEFs (BRONSTEIN 1994).

Outro tipo bem interessante de proteção fornecida pelas formigas ocorre em uma relação chamada de mirmecofitismo.

Nos trópicos, mais de 150 espécies de plantas denominadas de mirmecófitas apresentam troncos, espinhos modificados, bolsas foliares e outras estruturas, também chamadas de domáceas, onde espécies de formigas extremamente especializadas estabelecem suas colônias (BENSON 1985). Algumas mirmecófitas oferecem diretamente para as formigas além de abrigo, recursos alimentares conhecidos como corpúsculos de alimentação (VASCONCELOS 1991).

As formigas, em troca de alimento e abrigo, podem: 1) agir como alelopáticos, impedindo o crescimento de plantas trepadeiras e evitando a competição por luz (SUAREZ *et al.* 1998); 2) acumular matéria orgânica no interior das domáceas, que pode ser absorvida na forma de nutrientes pela planta (BENSON 1985;); 3) diminuir o impacto da herbivoria por insetos (VASCONCELOS 1991; FONSECA & GANADE 1996) e/ou mamíferos (STAPLEY 1998).

Em contraponto a associação com plantas com nectários que apresentam vários parceiros intercambiáveis, tanto plantas mirmecófitas quanto as espécies de formigas especialistas, utilizam apenas um ou poucos parceiros, havendo baixa sobreposição no uso de parceiros. Logo, em um mesmo ambiente existem vários sistemas planta-formiga interagindo de forma totalmente independente e compartimentalizada (GUIMARÃES *et al.* 2007). Amostragens realizadas em uma variedade de sistemas demonstraram que o número de plantas desocupadas, é extremamente baixo (BRUNA *et al.* 2005), sugerindo que a habilidade das rainhas de encontrar e colonizar as plantas representa uma alta vantagem adaptativa (MCKEY & DAVIDSON 1993). A especificidade nessa relação entre formigas e plantas é tão alta que as formigas específicas reconhecem os voláteis emitidos pela sua planta hospedeira no momento da colonização, sendo um mecanismo fundamental para a estruturação da comunidade de formigas que habitam mirmecófitas (EDWARDS *et al.* 2006).

Muitos estudos demonstraram que as formigas diminuem as taxas de herbivoria nas plantas mirmecófitas associadas (VASCONCELOS 1991), de modo que as mesmas não atingiriam a maturidade reprodutiva sem a presença de formigas associadas (FONSECA & GANADE 1996). Porém a efetividade das formigas como defensoras contra potenciais herbívoros pode variar com a espécie da formiga associada (DAVIDSON & MCKEY 1993), uma vez que uma única espécie de mirmecófitas pode estar associada a mais de uma espécie de formiga (VASCONCELOS & DAVIDSON 2000).

Por fim, é importante considerar que a composição das associações entre formigas e mirmecófitas pode variar geograficamente, uma vez que os limites de ocorrência de uma dada espécie de planta nem sempre coincidem com os de uma dada espécie de formiga e vice-versa (GUIMARÃES *et al.* 2007). Isso acaba gerando um complexo mosaico de interações, quando considerado em larga escala, o que pode determinar o estabelecimento e permanência de diferenciados mutualismos em diferentes locais (LAPOLA *et al.* 2004).

DISPERSÃO DE SEMENTES

Pesquisadores têm focado seus estudos quase que exclusivamente em dispersão de sementes por pássaros e mamíferos (TIFFNEY 2004). Entretanto, devido principalmente a defaunação de florestas por meio do histórico e intenso desmatamento, houve a perda de espécies importantes à ecologia do ecossistema, tais como dispersores primários. Foi, então, evidenciado a importância das formigas como dispersores secundários de sementes (MARQUES 2006), uma vez que sua biomassa é cerca de quatro vezes maior que a dos vertebrados em florestas tropicais, sendo assim, bastante dominantes nesses ecossistemas (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Estima-se que existam mais de 3.000 espécies de Angiospermas cujas sementes são dispersas por formigas, pertencentes a mais de 70 famílias e encontradas em diversos ecossistemas de todos os continentes, em exceção da Antártida (BEATTIE 1985). A este tipo de dispersão, é dado o nome de mirmecocoria. No Brasil, a interação entre

diásporos e formigas tem sido registrada em vários ambientes, como Floresta Atlântica (MARQUES 2006), Floresta Amazônica (T. Izzo, obs. pess.) Floresta Semidecídua (PASSOS & FERREIRA 1996), Cerrado (LEAL & OLIVEIRA 2000), restinga da região Sudeste (PASSOS & OLIVEIRA 2004), bem como na Caatinga (LEAL 2003). Mesmo formigas cortadeiras, normalmente consideradas pragas de plantas, têm sido observadas dispersando e/ou promovendo a germinação das sementes de várias espécies de plantas (LEAL & OLIVEIRA 2000).

As plantas desenvolveram várias características no contexto de dispersão de sementes por formigas (NESS & BRESSMER 2005). Porém, a adaptação mais notável é o desenvolvimento do elaiossomo, um tecido gorduroso rico em nitrogênio e lipídeo que envolve externamente as sementes, especializado na atração das formigas (VAN DERL PIJL 1982). Além de servir como matéria-prima para a produção de alguns tipos de feromônios, os elaiossomos são usados por elas como apoio mecânico no transporte das sementes para os seus ninhos, onde também possuem função alimentícia (BEATTIE 1985). O elaiossomo provavelmente tem função exclusiva de atrair as formigas, servindo como recompensa pelo trabalho desses organismos como dispersores de sementes. Curiosamente, caso formigas não retirem o elaiossomo de sementes, há uma drástica redução da taxa de germinação (LEAL 2003). Durante o transporte, algumas sementes podem ser perdidas pelas formigas, germinando e se estabelecendo em novos locais (HORVITZ & SCHEMSKE 1984). Esse tipo de mirmecocoria especializada é comum em ambientes áridos e de solos pobres da África e Austrália (BEATTIE 1985).

Embora as formigas transportem as sementes por curtas distâncias quando comparadas com mamíferos e aves (BOND & SLINGSBY 1984) a mirmecocoria pode trazer uma série de benefícios às plantas, tais como: (1) evitar o consumo por predadores (BENSON 1985); (2) diminuir a competição interespecífica e intraespecífica entre plântulas embaixo da planta-mãe (GILIOME 1986); (3) escapar as sementes do fogo, sendo este benefício mais evidente em ambientes constantemente atingidos por queimadas, como o Cerrado (BOND & SLINGSBY 1984) e (4) germinativo, uma vez que os formigueiros onde são depositadas as sementes são sítios mais favoráveis à germinação das sementes (MARQUES 2006).

Interações mirmecocóricas são relativamente generalistas e a maioria das formigas não leva sementes (BEATTIE 1985). Casos de mirmecocoria envolvendo plantas aparentemente especializadas como, por exemplo, *Ricinus communis* L. uma planta comum na Mata Atlântica, já foram documentadas como bastante comuns (MARQUES 2006). Também na Mata Atlântica, formigas são comuns fazendo a limpeza de sementes de várias espécies de Melastomataceas, Anacardiáceas, Mimosáceas sem haver o deslocamento da mesma, provavelmente devido ao tamanho do fruto ou, talvez, devido à escassez de pesquisas em diversos períodos do dia, levando à impossibilidade em categorizar este tipo de associação. Houve, porém, tentativa de remoção das sementes de *Buchenavia capitata* (Vahl) (Combretaceae) em estudo recente, entretanto não houve êxito na dispersão da semente provavelmente devido a seu grande tamanho em relação ao tamanho das operárias de *Atta sexdens* (Linnaeus). Mesmo com espécies não verdadeiramente mirmecocóricas (leia-se não possuidoras de elaiossomo) é observada a dispersão de sementes de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), *Miconia prasina* DC (Melastomataceae), *Miconia ciliata* (L. C. Rich.) (Melastomataceae), *Clidemia bisserrata* DC (Melastomataceae), *Clidemia capitellata* (Bonpl.) (Melastomataceae), entre outras espécies (SILVA 2006). Porém, entre as espécies de formiga que transportam sementes, estão alguns melhores dispersores que outras (MARQUES 2006). Isto ocorre obviamente pelas diferenças na capacidade de transporte, deslocamento e estocagem entre as espécies de formigas envolvidas. Adicionalmente, muitas espécies de formigas desenvolveram estratégias específicas de forrageio (por exemplo, a coleta em horários diferentes) podendo ser resposta frente a

competição com vertebrados pelo recolhimento das sementes, especialmente aves e roedores (FERNÁNDEZ 2003). Estudos são necessários para se testar essa hipótese.

PERSPECTIVAS DE ESTUDOS FUTUROS

A singularidade das relações entre formigas e plantas, especialmente nas regiões tropicais, chama cada vez mais a atenção de biólogos e ecólogos sobre a importância dos processos evolutivos que regem o estabelecimento destas interações. As formigas se tornam importantes agentes ao interagirem com plantas, normalmente favorecendo o sucesso reprodutivo e proteção destas, uma vez que grande parte das atividades de forrageamento das formigas é realizada utilizando as plantas como substrato (RICO-GRAY & OLIVEIRA 2007). De maneira geral, é sempre constatado como um efeito positivo a atividade das formigas sobre a biologia das plantas (LEAL 2003).

A maioria das interações entre formigas e plantas tende a ser oportunista ou não especializada (SCHEMSKE 1982; BEATTIE 1985), porém existem sistemas que evidenciam fortes especializações evolutivas. Apesar das formigas não serem polinizadores eficientes devido a suas limitações, em alguns casos, como a polinização obrigatória por formigas em algumas espécies da família Orchidaceae, o grau de especialização de ambas as partes da interação é altíssimo, mantendo a especificidade entre os parceiros da interação. Algumas plantas possuem mecanismos alternativos (abrigo ou alimento) que atraem formigas que as protejam contra herbívoros, de modo que em alguns casos, as mesmas não atingiriam a maturidade reprodutiva sem a presença de formigas associadas (FONSECA 1994). Apesar de, geralmente, serem dispersores secundários de sementes não-mirmecócricas (LEAL & OLIVEIRA 1998; LEAL 2003), as formigas possuem uma característica exclusiva a respeito da dispersão de sementes: são os únicos dispersores a depositarem-nas em sítios favoráveis (CULVER & BEATTIE 1983; RISSING 1986), ricos em matéria orgânica, com maior permeabilidade, maior aeração, maior profundidade e granulometria, fora todas outras vantagens adquiridas e são poucos os exemplos onde as formigas agem como trapaceiros nessa interação (LEAL 2003).

Muitos estudos devem ainda ser feitos para confirmar padrões gerais e extrapolações correntes que regem as relações mutualísticas com formigas e plantas, tentando relacionar a qualidade dos parceiros da interação com sua filogenia.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Msc. Israel dos Santos (LRMGA) e ao Dr. Victor Flores (LBT) da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - Campos dos Goytacazes/RJ, e ao Dr. Thiago Izzo do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (PDBFF) - Manaus/AM, pelas valiosas sugestões e críticas na primeira versão desse manuscrito. Os autores também agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de PIBIC ao primeiro autor (Processo nº 107495/2008-2).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baker, H.G., P.A. Opler & I. Baker, 1978. A comparison of the amino acid complements of floral and extrafloral nectars. *Botanical Gazette*, 139: 322-332.
- Barton, A.M., 1986. Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology*, 67: 495-504.
- Bawa, K.S., 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, & Systematics*, 21: 399-422.
- Beattie, A.J., 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Benson, W.W., 1985. Amazon ant-plants. In: Prance, G.T.; Lovejoy, T.E. *Amazonia*. Pergamon Press, Oxford, 442p.
- Bentley, B.L., 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 8: 407-428.
- Bond, W. & P. Slingsby, 1984. Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology*, 65: 1031-1037.
- Bronstein, J.L., 1994. Our current understanding of mutualism. *The Quarterly Review of Biology*, 69: 31-51.
- Bronstein, J.L., R. Alarcón & M. Geber, 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist*, 172: 412-428.
- Brown, W. L., 1973. A comparison of the Hylean and Congo - West African rain forest ant faunas In: Meggers, B. J., E.S. Ayenson & W.D. Duckworth (Eds). *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C, 350p.
- Bruna, E.M., H.L. Vasconcelos & S. Heredia, 2005. The effect of habitat fragmentation on communities of mutualists: a test with Amazonian ants and their host plants. *Biological Conservation*, 124: 209-216.
- Conceição, E.S., A.O. Costa Neto, J.I.L. Moura & J.H.C. Delabie, 2007. Auto-polinização direta do coqueiro *Cocos nucifera* L. var. "Anão verde da Malásia" por formigas. In: SIMPÓSIO DE MIRMECOLOGIA, 18, 2007, São Paulo. *O Biológico*, 69: 507-509.
- Couto, R.H.N. & L.A. Couto, 2006. *Apicultura: Manejo e Produtos*. Jaboticabal, FUNEP, 193p.
- Culver, D.C. & A.J. Beattie, 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. *Ecology*, 64: 485-492.
- Davidson, D.W. & D. Mckey, 1993. The evolutionary of symbiotic ant-plant relationship. *Journal of Hymenoptera Research*, 2: 13-83.
- Del-Claro, K., V. Berto & W. Réu, 1996. Effect of herbivore deterrence by ants increase fruit set in an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 12: 887-892.
- Del-Claro, K. & J.C. Santos, 2000. A função de nectários extraflorais em plantas do cerrado. In: Cavalcanti, T.B. (Ed). *Tópicos atuais em botânica*. Brasília, Embrapa, ed. 400p.
- Edwards, D.P., M. Hassall, W.J. Sutherland & D.W. Yu, 2006. Assembling a mutualism: ant symbionts locate their host plants by detecting volatile chemicals. *Insectes Sociaux*, 53: 172-176.
- Fernández, F., 2003. *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Bogotá, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 398p.
- Fonseca, C.R.F., 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology*, 82: 833-842.
- Fonseca, C.R.F., G. Ganade, 1996. Asymmetries, compartments, and null interactions in Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology*, 65: 339-347.
- Garcia, M.B.; R.J. Antor & X. Espadaler, 1995. Ant pollination of the palaeoendemic dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoriaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 198: 17-27.
- Gilomee, J.H., 1986. Seed dispersal by ants in the cape flora threatened by *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis*, 11(3): 217-219
- Gómez, J.M., R. Zamora, 1992. Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. *Oecologia*, 91: 410-418.
- Gómez, J.M., 2000. Effectiveness of ants as pollinators of *Lobularia maritima*: effects on main sequential fitness components of the host plant. *Oecologia*, 122: 90-97.
- Guimarães P.R., V. Rico-Gray, P.S. Oliveira, T.J. Izzo, S.F. Reis & J.N. Thompson, 2007. Interaction Intimacy Affects Structure and Coevolutionary Dynamics in Mutualistic Networks. *Current Biology*, 17: 1797-1803.
- Hoeksema, J.D. & E.M. Bruna, 2000. Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. *Oecologia*, 125: 321-330.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson, 1990. *The ants*. 1ed. Cambridge:

- Harvard University Press, 733p.
- Horvitz, C.C. & D.W. Schemske, 1984. Effects of ants and na ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology*, 65: 1369-1378.
- Jaffé, K., 1993. El mundo de las hormigas. Universidad Simon Bolivar, Baruta, 183p.
- Jolivet, P., 1986. Les fourmis et les plantes, um exemple de coevolução. Paris, Boubée, 249p.
- Kawakita, A. & M. Kato, 2002. Floral biology and unique pollination system of root holoparasites, *Balanophora kuroiwai* and *B. tobiracola* (Balanophoraceae). *American Journal of Botany*, 89: 1164-1170.
- Lapola, D.M., E.M. Bruna, H.L. Vasconcelos, 2004. Amizade tênue: mutualismo entre plantas e formigas na Amazônia. *Ciência Hoje* 34: 29-33.
- Leal, I.R. & P.S. Oliveira, 1998. Interations between fungus-growing ants (Attini), fruits, and seeds in cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica*, 30: 170-178.
- Leal, I.R. & P.S. Oliveira, 2000. Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. *Insectes Sociaux*, 47: 376-382.
- Leal, I.R., 2003. Dispersão de sementes por formigas na Caatinga. In: Leal, I.R., Tabarelli, M.; Silva, J. M. C. *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife, 692p.
- Marques, E.C., 2006. Dispersão de sementes de *Buchenavia capitata* Eichl. (Combretaceae) no Parque Estadual de Dois Irmãos, Recife-PE. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacherelado em Ciências Ambientais) - Centro de Ciências Biológicas. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco, 63p.
- McKey, D. & D.W. Davidson, 1993. Ant-plant symbioses in Africa and the neotropics: history, biogeography and diversity. In: Goldblatt, P., ed. *Biological relationship between Africa and South America*: Yale University Press, 606p.
- Ness, J.H. & K. Bressmer, 2005. Abiotic influences on the behaviour of rodents, ants, and plants affect an ant-seed mutualism. *Ecoscience*, 12: 76-81.
- Oliveira, P.S. & H.F. Leitão-Filho, 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica*, 19: 140-148.
- Oliveira, P.S. & C.R.F. Brandão, 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrado. In: Cutler, D.F.; Huxley, C.R. *Ant- Plant Interactions*. Oxford Univ. Press, Oxford, 601p.
- Oliveira, P.S. & A.T. Oliveira-Filho, 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in Western Brazil. In: Price, P.W. (Ed). *Evolutionary ecology of plant-animal interactions: tropical and temperate comparisons*. New York, John Wiley & Sons, 639p.
- Oliveira, P.S., V. Rico-Gray, C. Díaz-Castelazo & C. Castilho-Guevara, 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal and dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opintia stricta* (Cactacea). *Functional Ecology*, 13: 623-631.
- Passos, L. & S.O. Ferreira, 1996. Ant dispersal of *Croton priscus* (Euphorbiaceae) seeds in a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Biotropica*, 28: 697-700.
- Passos, L. & P.S. Oliveira, 2004. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. *Oecologia*, 139: 376-382.
- Peakall, R., C.J. Angus, A.J. Beattie, 1990. The significance of ant and plant traits for ant pollination in *Leporella fimbriata*. *Oecologia*, 84: 457-460
- Peakall R., S.N. Handel, A.J. Beattie, 1991. The evidence for, and importance of, ant pollination. In: Huxley, C.R. & D.F. Cutler (Ed). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, 421-428p.
- Puterbaugh, M.N., 1998. The roles of ants as flower visitors: experimental analysis in three alpine plant species. *Oikos*, 83: 36-46.
- Rico-Gray, V., 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38: 173-181.
- Rico-Gray, V. & P.S. Oliveira, 2007. *The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions*. The University of Chicago Press, Chicago, 331p.
- Rissing, S.W., 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nest. *Oecologia*, 68: 231-234.
- Ruhren, S. & S.N. Handel, 1999. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. *Oecologia*, 119: 227-230.
- Schemske, D.W., 1982. Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectarines. *Ecology*, 63:932-941.
- Silva, F.A., 2006. Interações entre formigas e diásporos de espécies vegetais do Parque Estadual de Dois Irmãos, Recife-PE. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacherelado em Ciências Biológicas) - Centro de Ciências Biológicas. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco, 55p.
- Suarez, A.V., C. Moraes, A. Ippolito, 1998. Defense of *Acacia collinsii* by in obligate and nonobligate ant species: the significance of encroaching vegetation. *Biotropica*, 30: 480-482.
- Tiffney, B.H., 2004. Vertebrate dispersal of seed plants through time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 1-29.
- Van Der Pijl, L., 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 3ed. Springer Verlag, Berlin., 162p.
- Vasconcelos, H.L., 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia*, 87: 295-298.
- Vasconcelos, H.L. & D.W. Davidson, 2000. Relationship between plant size and ant associates in two amazonian ant-plants. *Biotropica*, 32: 100-111.

Recebido em: 19/02/2009

Aceito em: 20/04/2009

Como citar este artigo:

Cruz, W.F.D., E.C., Marques, J.C.F. Falcão & D.D.O. Moreira, 2009. Interações mutualísticas entre formigas e plantas. *EntomoBrasilis*, 2(2): 32-36. www.periodico.ebras.bio.br/ojs

