



**UNIVERSIDADE DA INTEGRAÇÃO INTERNACIONAL
DA LUSOFONIA AFRO-BRASILEIRA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
LICENCIATURA EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

LETÍCIA FRANCO DE ALMEIDA COSTA

**DESVENDANDO AS INTERAÇÕES MIRMECÓFILAS DO
MACIÇO DO BATURITÉ, CEARÁ: PLANTAS, HEMÍPTEROS
E SUAS FORMIGAS MUTUALISTAS**

REDENÇÃO

2019



**UNIVERSIDADE DA INTEGRAÇÃO INTERNACIONAL
DA LUSOFONIA AFRO-BRASILEIRA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
LICENCIATURA EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

LETÍCIA FRANCO DE ALMEIDA COSTA

**DESVENDANDO AS INTERAÇÕES MIRMECÓFILAS DO
MACIÇO DO BATURITÉ, CEARÁ: PLANTAS, HEMÍPTEROS
E SUAS FORMIGAS MUTUALISTAS**

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao
Curso de Graduação em Ciências Biológicas da
UNILAB, como requisito parcial de obtenção
de título de Licenciada em Ciências Biológicas.

ORIENTADOR: PROF. DR. ROBERTH FAGUNDES DE SOUZA

REDENÇÃO

2019

LETÍCIA FRANCO DE ALMEIDA COSTA

**DESVENDANDO AS INTERAÇÕES MIRMECÓFILAS DO MACIÇO
DO BATURITÉ, CEARÁ: PLANTAS, HEMÍPTEROS E SUAS
FORMIGAS MUTUALISTAS**

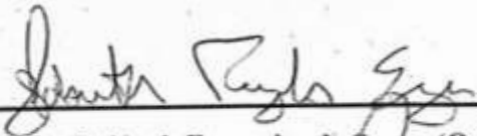
Trabalho de Conclusão de Curso julgado e aprovado para obtenção de diploma de licenciado em Ciências Biológicas da Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afro-Brasileira.

Local:

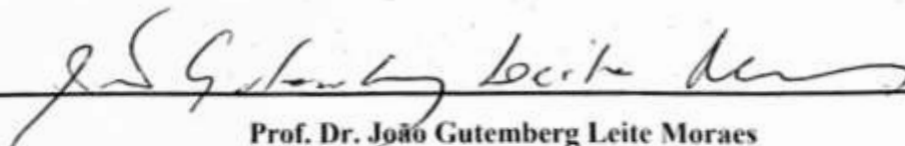
Data:

Nota: _____ (_____)

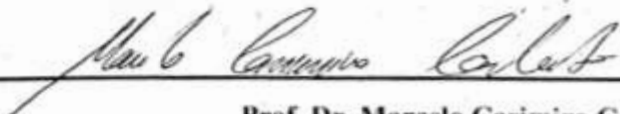
Banca Examinadora:



Prof. Dr. Roberth Fagundes de Souza (Orientador)
Ciências Biológicas – ICEN/UNILAB



Prof. Dr. João Gutemberg Leite Moraes
Agronomia – IDR/UNILAB



Prof. Dr. Marcelo Casimiro Cavalcante
Agronomia – IDR/UNILAB

Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afro-Brasileira
Sistema de Bibliotecas da UNILAB
Catalogação de Publicação na Fonte.

Costa, Leticia Franco de Almeida.

C87d

Desvendando as interações Mirmecófilas do Maciço do Baturité,
Ceará: plantas, hemípteros e suas formigas mutualistas / Leticia
Franco de Almeida Costa. - Redenção, 2019.
53f: il.

Monografia - Curso de Ciências Biológicas, Instituto De Ciências
Exatas E Da Natureza, Universidade da Integração Internacional da
Lusofonia Afro-Brasileira, Redenção, 2019.

Orientador: Prof. Dr. Roberth Fagundes de Souza.

1. Ciências Biológicas - interações animal-planta. 2. redes
mutualistas. 3. mutualismo. I. Título

CE/UF/BSCA

CDD 570

A minha mãe, por tudo, desde sempre;

Ao Lucas, por tudo, até sempre.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por ter iluminado meus passos e providenciado cada detalhe para que tudo fosse muito além do que pedi e esperei.

Ao meu professor, orientador e meu amigo, Dr. Roberth Fagundes, pelo apoio intelectual, moral e logístico durante o tempo que nos conhecemos. Você é meu exemplo de genialidade, humanidade e competência. Obrigada por acreditar no meu potencial e por sua incansável e admirável dedicação em me orientar no desafiador mundo das interações mutualistas.

Ao Lucas, por ter segurado minha mão e enfrentado comigo cada segundo dessa trajetória. Você foi o presente inesperado que mudou a minha vida. Obrigada por esses seis anos de mutualismo. Essa conquista é nossa, meu bem.

Ao Pibic/Unilab pelo apoio financeiro deste trabalho e ao CNPq pelo financiamento da bolsa de IC Júnior da Layza Monteiro, que me ajudou durante o período de coleta e a quem agradeço.

A todos os meus professores, por todo o apoio e pelos valiosos aprendizados que me ajudaram a trilhar esse caminho de forma mais leve. Em especial, à Profa. Viviane, coordenadora do curso, por sua gentileza e disponibilidade em ajudar no que fosse preciso.

Ao meu grupo de pesquisa, InterZoa, e todos os interzoários pelo suporte e por tornarem a trajetória mais leve. A todos os colegas de curso, por compartilharem as alegrias e dificuldades. Especialmente, à Edilane Eduardo, por todo apoio técnico, moral e emocional durante a escrita desse trabalho, pelas longas conversas e boas risadas dentro e fora do Laboratório.

À Byanca Cavalcante, por me ajudar com a coleta, herborização e identificação das plantas.

A todos os técnicos, servidores e motoristas pelo apoio ao longo da graduação.

Aos membros da banca examinadora, Prof. Dr. João Gutemberg L. Moraes, Prof. Dr. Marcelo Casimiro Cavalcante e Profa. Dra. Viviane Pinho de Oliveira pela disponibilidade em avaliar meu trabalho e pelas contribuições valiosas.

À toda família Franco: meus avós, primos e tios pelos momentos de descontração, pelo incentivo, compreensão e por serem a minha base. Em especial, à minha mãe, Ednuza Franco, por tudo o que é e por tudo que me ensinou. Obrigada por ter acreditado e investido em mim desde sempre. À minha vó e segunda mãe Verônica Franco, por sua generosidade e pelo apoio fundamental que me permitiram concluir esse trabalho.

A todos que contribuíram de alguma forma para a minha formação profissional.



DESVENDANDO AS INTERAÇÕES MIRMECÓFILAS DO MACIÇO DO BATURITÉ, CEARÁ: PLANTAS, HEMÍPTEROS E SUAS FORMIGAS MUTUALISTAS

RESUMO: As formigas são um modelo clássico para estudar interações ecológicas complexas, como mutualismos. Em algumas dessas interações, plantas com nectários extraflorais (NEFs) e hemípteros sugadores de seiva fornecem recursos alimentares açucarados para formigas, que em troca as defendem de potenciais herbívoros. Essa relação é comum, mas pouco conhecida para o nordeste do Brasil, e quase desconhecida para o Ceará, não sendo encontrados registros para o Maciço de Baturité. Neste estudo, investigamos pela primeira vez as interações entre formigas que utilizam o néctar extrafloral de plantas e a melada de hemípteros em dois diferentes ecossistemas localizados na região do Maciço do Baturité, no Estado do Ceará (Brasil). Ao todo, foram registradas 1520 formigas de 30 espécies interagindo com 104 arbustos de 12 espécies de plantas com nectários extraflorais e 40 agregações de 15 espécies de hemípteros. Duas espécies de formigas foram as mais interativas em ambos os ecossistemas: *Camponotus arboreus* e *C. crassus*, que forragearam intensamente em quase todas as plantas e hemípteros. As espécies mirmecófilas mais abundantes e interativas foram a planta *Senna georgica* e o hemíptero *Aphis craccivora*. As plantas realizaram mais interações, recrutaram mais formigas e foram mais abundantes que hemípteros. A quantidade de mirmecófilos diferiu entre a parte baixa e parte alta do Maciço, mas a composição das espécies de formigas, plantas e hemípteros foi semelhante entre os dois ecossistemas, que foram ligados pelo mesmo núcleo de espécies centrais: *Camponotus arboreus* e *C. crassus*. Nosso estudo apresenta 80 novas interações para a literatura, todas novas ocorrências para o Ceará, contribui para o entendimento da relação multiespecífica da mirmecofilia, especialmente no Maciço de Baturité, e reforça o papel de *Camponotus*, principalmente *C. crassus*, como grupo chave para a evolução da mirmecofilia no Brasil.

PALAVRAS-CHAVE: Caatinga, interações animal-plantas, mutualismo, Mata Atlântica, redes mutualistas.

UNRAVELING THE MYRMECOPHILIC INTERACTIONS FROM THE MACIÇO DE BATURITÉ, CEARÁ: PLANTS, HEMIPTERANS AND THEIR MUTUALIST ANTS

ABSTRACT: Ants are a classic model for studying complex ecological interactions, such as mutualisms. In some of these interactions, plants with extrafloral nectaries (NEFs) and sap-sucking hemipterans provide sugary food resources for ants, which in turn defend them from potential herbivores. This relationship is common, but little known for northeastern Brazil, and almost unknown for Ceará, with no records for the Maciço of Baturité. In this study, we investigated for the first time the interactions between ants using extrafloral nectaries and honeydew-hemipterans in the ecosystems composing the Maciço de Baturité, in Ceará State (Brazil). We recorded 1520 ants of 30 species interacting with 104 shrubs of 12 plant species and 40 aggregations of 15 hemipterans species. Two ant species were the most interactive in both ecosystems: *Camponotus arboreus* and *Camponotus crassus*, which foraged intensely in almost all plants and hemipterans. The most abundant and interactive myrmecophilous species were the plant *Senna georgica* and the hemipteran *Aphis craccivora*. The plants performed more interactions, recruited more ants and were more abundant than hemipterans. The amount of myrmecophilous differed between the lower and upper part of the Maciço, but the composition of ant, plant and hemipterans species was similar between the two ecosystems, which were linked by the same core species: *C. arboreus* and *C. crassus*. Our study presents 80 new interactions for the literature, all new occurrences for Ceará, contributes to the understanding of the multispecific relationship of myrmecophily, especially in the Maciço of Baturité, and reinforces the role of *Camponotus*, especially *C. crassus*, as a key group for evolution of myrmecophily in Brazil.

KEYWORDS: Mutualism, animal-plant interactions, mutualist networks, Caatinga, Atlantic Forest.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa da região do Maciço do Baturité. Os pontos em amarelo representam as áreas amostrais no baixo-macijo, enquanto os pontos pretos representam as áreas no alto-macijo. Fonte: IPECE. Modificado por Franco L. (2019). 17
- Figura 2.** Panorama dos diferentes ecossistemas do Maciço do Baturité. Os locais de estudo inseridos no baixo-macijo correspondem (a) Trilha do Campus dos Auroras, (b) Fazenda Experimental da Unilab e (c) Trilha Alto de Santa Rita. Compreendidos no alto-macijo: (d) trilha paralela a estrada de Guaramiranga, (e) Trilha Chalé Nosso Sítio e (f) Pernambuco. Fotos: Franco L. (2018 e 2019). 18
- Figura 3.** As plantas com NEFs mais interativas no Maciço do Baturité. (a) *Senna georgica* (PSEN) interagiu com 14 espécies de formigas e (c) *Senna obtusifolia* (PPAR) e *Cynophalla hastata* (PCOR) com oito. (a) *S. georgica* e (b) *C. hastata* foram as mais comuns, ocorrendo em três das seis áreas amostrais. (Fotos: Franco L. 2019). 22
- Figura 4.** (a) *Chamaecrista duckeana* no distrito de Pernambuco (PER), região do alto-macijo e (b) *Piptadenia stipulacea* na trilha do Campus dos Auroras (ACA), no baixo-macijo. As setas apontam para seus nectários extraflorais. Fotos: Franco L. (2019). 23
- Figura 5.** Rede formada pelas interações mutualistas entre formigas e mirmecófilos que oferecem dois tipos de alimentos no Maciço do Baturité. Os círculos pretos representam as espécies de formigas, os verdes de plantas e os azuis de hemípteros. O tamanho dos círculos é proporcional a abundância da espécie. As linhas representam as interações e a espessura da linha é proporcional à frequência da interação. Os nomes das espécies de formigas, plantas e hemípteros simbolizados por códigos podem ser observados nas tabelas 1, 2 e 3, respectivamente. 28
- Figura 6.** (a) Diferença entre a quantidade de arbustos com NEFs e hemípteros trofobiontes. Arbustos foram mais abundantes, porém (b) a quantidade de espécies de arbustos e hemípteros não diferiu. 29
- Figura 7.** (a) Número de interações de arbustos e hemípteros com formigas. Arbustos perfizeram mais interações com (b) uma frequência maior e (c) recrutaram mais forrageiras. 30
- Figura 8.** Espécies de formigas visitando os nectários extraflorais de plantas. (a) *Camponotus arboreus* sobre o NEF de *Cynophalla hastata* (b) *C. crassus* e (c) *C. latangulus* se alimentando no NEF de *S. georgica* (d) *Cephalotes* sp. sobre o NEF de *C. hastata* (e) *Brachymyrmex* sp. no nectário de *Chamaecrista duckeana* (f) *Ectatomma* sp. em *S. georgica* (g) *C. renggeri* na base foliar de *S. georgica* (h) *Crematogaster* sp. sobre o NEF de *S. obtusifolia* (i) *C. arboreus* no pecíolo de *S. georgica* (j) Forrageiras de *Wasmannia auropunctata* e de (k) *Pheidole* sp. consumindo do néctar de *S. georgica* (l) *Solenopsis* sp. na superfície foliar de *S. obtusifolia*. Barra de escala (a) – (h): 0.5cm, (i) – (k): 0.3cm e (l): 0.1cm. Fotos: Franco L. (2019). 31

Figura 9. (a) *Camponotus renggeri* atendendo ao hemíptero *Aphis gossypii* e a (b, c) *A. craccivora* (d) *C. arboreus* coletando exsudado de um membracídeo (e) *C. arboreus* em agregações de *Ceroplastes* sp (f) *C. crassus* e *Coccus* sp. (g) *C. arboreus* e membracídeo (h) *C. latangulus* sobre agregação de *A. gossypii* (i) *Solenopsis* sp. atendendo a membracídeos. Barra de escala: (a) – (f): 0.5cm, (g) e (h): 0.3cm e (i): 0.2cm. (Fotos: Franco L. 2019). 32

Figura 10. Redes mutualistas das interações formiga-planta e formiga-hemíptero no Maciço do Baturité. Os círculos pretos representam as espécies de formigas, os verdes de plantas e os azuis de hemípteros. O tamanho dos círculos é proporcional a abundância relativa da espécie. As linhas representam as interações e a espessura da linha é proporcional à frequência da interação. Os nomes das espécies de formigas, plantas e hemípteros simbolizados por códigos podem ser observados nas tabelas 1, 2 e 3, respectivamente. 33

Figura 11. (a) Diferenças na quantidade de arbustos ou agregações por região do Maciço (b) Quantidade de forrageiras que acessaram os mirmecófilos nos dois ambientes. 34

Figura 12. (a) Uniformidade e (b) Compartilhamento de interações em plantas e hemípteros nas duas regiões. 36

Figura 13. Redes mutualistas das interações formiga-planta-hemíptero no alto-macício e no baixo-macício. Os círculos pretos representam as espécies de formigas, os verdes de plantas e os azuis de hemípteros. 37

Figura 14. Tamanho (quantidade de espécies) das redes para cada mirmecófilo em cada ambiente e o (b) grau (quantidade de interações). 38

Figura 15. Análise de similaridade das interações formiga-planta verde ou formiga-hemíptero (azul) entre as regiões alta (preto) e baixa (amarelo) do Maciço. 39

Figura 16. Dendograma gerado a partir do índice de similaridade das interações de Bray-Curtis entre os mirmecófilos no Maciço. As siglas representam os seis pontos amostrais. As siglas em verde representam as plantas com NEFs dessa área e em azul representam os hemípteros. 40

Figura 17. Dendograma gerado a partir do índice de similaridade das interações de Bray-Curtis entre os mirmecófilos no Maciço. As siglas representam os seis pontos amostrais. As siglas em verde representam as plantas com NEFs dessa área e em azul representam os hemípteros. 40

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista de espécies de formigas interagindo com mirmecófilos no Maciço do Baturité. As letras “H” e “P” representam hemípteros e plantas. Os valores representam a quantidade de forrageiras interagindo com mirmecófilos em cada uma das seis áreas amostrais: ACA – Acarape, PIR – Piroás, RED – Redenção, compreendidas no baixo-maciço, e GUA – Guaramiranga, PAC – Pacoti e PER – Pernambucozinho, compreendidas no alto-maciço.24

Tabela 2. Lista de hemípteros mirmecófilos observadas no Maciço do Baturité (Ceará, Brasil) de Dez/2018 a Jun/2019. A região onde o hemíptero foi registrado está descrita na coluna “região do Maciço”. A coluna “formigas recrutadas” representa o número de formigas observadas interagindo com hemípteros. A coluna “espécies interagindo” representa o número total de espécies de formigas que interagiram com as agregações. As áreas do Maciço onde os hemípteros foram registrados estão representadas na coluna “localidades”. Os hemípteros estão classificados de acordo com a quantidade total de interações por espécie de hemíptero.....26

Tabela 3. Lista de hemípteros mirmecófilos observadas no Maciço do Baturité (Ceará, Brasil) de Dez/2018 a Jun/2019. A região onde o hemíptero foi registrado está descrita na coluna “região do Maciço”. A coluna “formigas recrutadas” representa o número de formigas observadas interagindo com hemípteros. A coluna “espécies interagindo” representa o número total de espécies de formigas que interagiram com as agregações. As áreas do Maciço onde os hemípteros foram registrados estão representadas na coluna “localidades”. Os hemípteros estão classificados de acordo com a quantidade total de interações por espécie de hemíptero.....27

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	13
METODOLOGIA	16
<i>Área de estudo</i>	16
<i>Delineamento experimental</i>	18
<i>Interações formiga-planta</i>	19
<i>Interações formiga-hemíptero</i>	19
<i>Estrutura das redes mutualistas</i>	20
RESULTADOS	21
<i>Interações formiga-planta e formiga-hemíptero</i>	29
<i>Interações mirmecófilas no baixo e alto-macizo</i>	34
DISCUSSÃO	41
<i>Formigas do Macizo e seus mirmecófilos</i>	41
<i>Redes de interações formiga-planta e formiga-hemíptero</i>	42
<i>Os componentes do núcleo generalista da rede formiga-planta e formiga-hemíptero</i>	44
<i>Redes mutualistas no baixo e alto-macizo</i>	45
CONCLUSÃO	47
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	48

INTRODUÇÃO

O mutualismo é uma importante interação ecológica na qual espécies diferentes podem se associar e ambas são beneficiadas (Boucher *et al.*, 1982). As formigas são insetos abundantes nos habitats terrestres, ocupam papéis ecológicos chave nos ecossistemas (Hölldobler e Wilson, 1990) e realizam uma grande diversidade de interações mutualísticas com animais e plantas, chamados mirmecófilos (Rico-Gray e Oliveira, 2007; Del-Caro *et al.*, 2016). Os mirmecófilos mais comuns são as plantas portadoras de nectários extraflorais (Del-Caro, 2004) e os hemípteros sugadores de seiva e secretores de exsudato açucarado (Delabie, 2001), que fornecem alimento em forma de néctar ou melada para as formigas em troca de proteção contra inimigos naturais em um mutualismo chamado de trofobiose (Janzen, 1966; Rico Gray e Oliveira, 2007). Interações entre formigas, plantas e hemípteros têm sido amplamente documentadas no Brasil para o Cerrado e Floresta Tropical (Del-Claro, 2004; Rico-Gray e Oliveira, 2007), entretanto, ainda faltam informações para outros ecossistemas brasileiros, como a Caatinga nordestina. O Maciço do Baturité, no Estado do Ceará, é um ambiente geograficamente isolado que apresenta sertões semiáridos de Caatinga e fragmentos de Floresta Atlântica ainda pouco conhecidos quanto a sua diversidade de interações. Portanto, desvendar essas interações é fundamental para compreender a diversidade de interações mirmecófilas do Brasil em sua totalidade.

Atualmente, mutualismos entre animais e plantas têm sido melhor entendidos sob a perspectiva da teoria de redes multiespecíficas, complexas e interdependentes (Bascompte e Jordano 2007). A teoria de redes provê ferramentas que permitem a compreensão e a descrição dessas relações a nível de comunidade, e não apenas de maneira isolada entre duas ou poucas espécies (Bascompte e Jordano, 2007; Guimarães *et al.*, 2011). Na teoria de redes, os pares de espécies em interação constituem os elementos de uma rede de múltiplas interações descrita na forma de grafos, que são figuras compostas por conjuntos de pontos ligados por linhas, na qual as espécies envolvidas são representadas como pontos (ou nós), enquanto cada interação é representada como uma linha (ou aresta) (Guimarães *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2007; Guimarães *et al.*, 2007; Vázquez *et al.*, 2009). Dessa estrutura é possível obter diversos padrões não-aleatórios (aninhamento, diversidade de interações, uniformidade, modularidade e conectância, por exemplo) que respondem a alterações na comunidade e no meio, permitindo a comparação entre redes, bem como a compreensão dos mecanismos que influenciam as interações (Vázquez *et al.*, 2009; Jordano, 2010). Redes mutualísticas podem apresentar um

núcleo formado por espécies mais importantes, que alcançam altos níveis de interatividade (Bascompte *et al.*, 2003), influenciando a estrutura e dinâmica da rede e da comunidade (Dáttilo *et al.*, 2013). Essas espécies núcleo são ecologicamente dominantes e possuem altas taxas de recrutamento e forte territorialidade (Dáttilo *et al.*, 2014; Fagundes *et al.*, 2006). Quando estudadas em rede, as interações podem revelar espécies chave para evolução e manutenção ecológica dessas interações, chamadas arquitetas da biodiversidade, assim como mecanismos e processos baseados nessas interações, chamadas propriedades emergentes (Bascompte e Jordano, 2007).

Apesar de serem considerados equivalentes ecológicos na criação de mutualismos com formigas (Delabie, 2001; Del-Claro, 2004; Rico-Gray e Oliveira, 2007) interações formiga-planta e formiga-hemíptero têm sido pouco estudados em uma mesma área (Becerra e Venable, 1989; Buethgen *et al.*, 2000; Campos e Camacho, 2014; Fotso *et al.*, 2015; Fagundes *et al.*, 2016; Costa *et al.*, 2016). Néctar extrafloral e melada estão disponíveis para as formigas de formas distintas (Fagundes *et al.*, 2016). NEFs são fontes pequenas, ocasionais e dispersas que secretam néctar de modo imprevisível sobre a planta (Heil *et al.*, 2000; Rico-Gray e Oliveira, 2007) enquanto melada são fontes fixas e contínuas de alimento (Delabie, 2001). A exsudação de melada pode ser controlada pelas formigas ao tocarem os hemípteros com suas antenas, o que fortalece a interação mutualística (Del-Claro and Oliveira, 1996; Stadler and Dixon, 2005). Uma vez que ambos os recursos tendem a ser explorados por formigas, o estudo dessas interações é apropriado para compreender os fatores que regulam interações e os padrões sob os quais elas são estruturadas (Bluthgen *et al.*, 2000; Blüthgen e Fiedler, 2004; Davidson *et al.*, 2003).

Embora o néctar extrafloral das plantas e o exsudado de hemípteros sejam fontes alimentares açucaradas de composição similar (Blüthgen *et al.*, 2004), o exsudato pode ser um recurso mais nutritivo por conter uma maior variedade de açúcares (como melezitose, açúcar específico de hemípteros), aminoácidos, amidas e minerais em comparação ao néctar extrafloral (Koptur, 1994; Blüthgen *et al.*, 2004). Em uma comunidade, formigas interagem com plantas produtoras de nectários extraflorais formando redes complexas de interações (Bascompte e Jordano, 2007; Del-Claro *et al.*, 2016), as quais, normalmente, exibem um baixo grau de especialização e um padrão altamente aninhado, ou seja, as interações são muito compartilhadas entre as espécies alta sobreposição (Bascompte e Jordano, 2007; Guimarães *et al.*, 2007; Chamberlain *et al.*, 2010; Dattilo *et al.*, 2013, 2014c). Enquanto isso, a estrutura das redes de interações entre formigas e hemípteros trofobiontes ainda é pouco conhecida, mas em alguns

casos pode seguir o mesmo padrão aninhado esperado para outras interações mutualísticas ou apresentar um padrão modularizado, ou seja, com pouco compartilhamento e muitas interações exclusivas (Staab *et al.*, 2014). A variação e composição dessas fontes alimentares são fatores importantes na estruturação das interações pois determinam a preferência das formigas por tais recursos (Blüthgen e Fiedler, 2004; Blüthgen *et al.*, 2010; Del-Claro, 2004; Fagundes *et al.*, 2016).

Variações nos padrões de interação podem ser explicados por fatores como temperatura e precipitação (Rico-Gray *et al.*, 2012), disponibilidade de luz (Kersch & Fonseca, 2005) e de recurso (Fagundes *et al.*, 2016), fenologia e sazonalidade (Lange *et al.*, 2013; Santos *et al.*, 2014) e pelo tipo de vegetação e solo (Dáttilo *et al.*, 2013). Em florestas tropicais pluviais, como a Mata Atlântica, as temperaturas e as chuvas são relativamente constantes favorecendo uma vegetação mais alta, mais estratificada e mais diversa (Raven *et al.*, 2007), incluído plantas com nectários extraflorais (Rico-Gray e Oliveira, 2007). A alta diversidade de recursos vegetais contribui para a maior diversidade de insetos fitófagos como os hemípteros trofobiontes (Lawton, 1983). A interação com formigas seria vantajoso nesse ecossistema pela susceptibilidade dos mirmecófilos a predação e ao parasitismo devido a maior diversidade de inimigos naturais. Em comparação, a Caatinga exibe condições climáticas extremas sendo um mosaico de florestas tropicais secas e vegetação arbustiva (Leal *et al.*, 2005) que apresenta a maior média anual de temperatura, a menor umidade relativa e menores e mais irregulares níveis de precipitação (Krol *et al.*, 2001; Prado, 2003; Silva *et al.*, 2018). Em resposta, a vegetação é dominada por árvores espinhosas de folhas pequenas com troncos torcidos com deciduidade durante a estação seca (Silva *et al.*, 2018). Esses contrastes de ecossistemas estão compreendidos dentro do Maciço do Baturité de forma circum-adjacente, permitindo a avaliação comparada de redes de interação compostas por semelhantes espécies, mas sob diferentes condições ambientais.

Nesse sentido, o estudo dessas interações nos diferentes ecossistemas brasileiros é imperativo para um maior entendimento sobre a diversidade de interações mirmecófilas no Brasil. A ausência de dados sobre essas relações para o Estado do Ceará, especificamente para o Maciço do Baturité, é uma lacuna nesse conhecimento. O presente estudo teve por objetivo descrever as interações entre formigas e plantas e hemípteros do Maciço de Baturité. Para isso, nós avaliamos três hipóteses. A primeira hipótese é que as formigas, plantas e hemípteros interagem em rede ao longo do Maciço do Baturité. Portanto, nós esperamos que a composição das espécies interagentes e o padrão de interação seja consistente em todo o Maciço e

semelhante ao esperado para mutualismos. Na segunda hipótese nós testamos que as formigas interagem diferentemente com plantas e hemípteros resultando em alteração na estrutura da rede. Desse modo, a rede formiga-planta será mais aninhada, com muitas interações compartilhadas, enquanto a rede formiga-hemíptero será menos aninhada e modularizada, com menos interações compartilhadas. Por último, avaliamos a hipótese de que o Maciço é um mosaico de interações com variações nas redes ao longo da serra. Assim, esperamos encontrar diferenças na estrutura e composição de espécies nas redes das regiões de baixa e alta altitude do Maciço, com redes mais simples na parte mais baixa do maciço, caatinga semiárida, e mais complexas no alto do Maciço, floresta úmida.

METODOLOGIA

Área de estudo

O estudo foi realizado entre dezembro de 2018 e junho de 2019 em seis diferentes pontos dentro da Área de Proteção Ambiental (APA) no Maciço do Baturité, na porção norte do Estado do Ceará, que abrange um total de 32.690 hectares (Figura 1) (CEARÁ, 2007). O Maciço de Baturité é uma formação geológica composta por 16 municípios divididos em três sub-regiões. Os municípios de Aratuba, Guaramiranga, Palmácia, Pacoti e Mulungu compreendem a sub-região Serrana do Maciço, enquanto Baturité, Capistrano, Itapiúna, Aracoiaba, Aracoiaba, Redenção e Acarape compreendem a sub-região dos Vales/Sertão e Barreira e Ocara a sub-região de Transição (CEARÁ, 2007). A região serrana que integra o Maciço do Baturité pode ser considerada um planalto residual, com características de um maciço isolado com significativas altimetrias e extensas superfícies aplainadas em seu entorno (Pereira, 2011).

As altitudes mais elevadas recebem chuvas anuais mais regularizadas e abrigam os “brejos de altitude”, nos quais se desenvolve uma mata úmida que pode ser encontrada em cotas acima de 600 m e abriga algumas espécies disjuntas de mata atlântica e de floresta amazônica (Borges, 1991; Figueiredo *et al.*, 1995). Os setores cobertos por Caatinga encontram-se geralmente abaixo dessa cota e possuem diferentes formações vegetacionais (Oliveira e Araújo, 2007). O clima é tropical quente semiárido nas regiões de menor altitude, com estação chuvosa que se estende de janeiro a abril e médias pluviométricas que não chegam a ultrapassar 700 mm anuais. Nas áreas de maior altitude, o clima é tropical úmido e/ou tropical subquente úmido, com regime de chuvas concentrado de janeiro a julho e médias pluviométricas podem alcançar

valores superiores a 1.500 mm anuais, com anos excepcionais que ultrapassam facilmente esse valor (Freitas Filho, 2011).

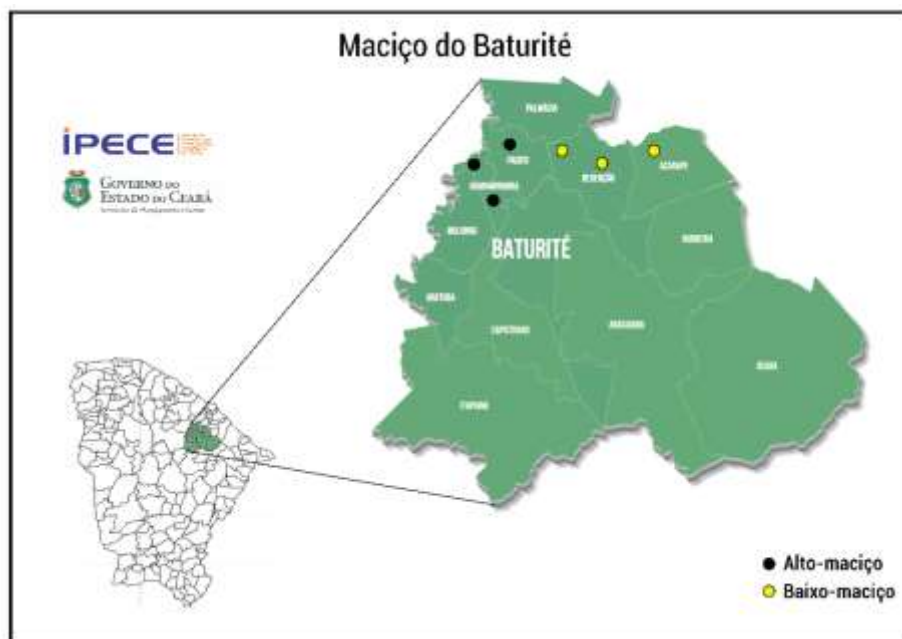


Figura 1. Mapa da região do Maciço do Baturité. Os pontos em amarelo representam as áreas amostrais no baixo-macijo, enquanto os pontos pretos representam as áreas no alto-macijo. Fonte: IPECE. Modificado por Franco L. (2019).

As seis áreas amostradas localizam-se em altitudes que variam de 88 a 1115 m em municípios que compõem parte da APA da Serra de Baturité. O levantamento foi realizado em três áreas localizadas na parte mais baixa da região inseridas no domínio Caatinga e as quais denominamos “baixo-macijo”, e três áreas situadas nos setores mais altos, onde o ecossistema predominante é a Mata Atlântica e as quais nos referimos aqui como “alto-macijo” (Figura 2). No baixo-macijo, nós trabalhamos (1) na Fazenda Experimental da UNILAB em Piraóas, no distrito de Barra Nova ($04^{\circ} 14'S$ e $38^{\circ} 45'W$), a 240m de altitude, localizado a 17 km do município de Redenção, (2) na trilha do Campus das Auroras, no município de Acarape ($04^{\circ}13'05''S$ e $38^{\circ}42'46'' W$), a 110m e (3) no Alto de Santa Rita, em Redenção ($4^{\circ}13'10.2''S$ e $38^{\circ}43'47.4''W$), a 210m. No alto-macijo, trabalhamos (1) na área rural de Pernambuco ($4^{\circ}12'30.4''S$ e $38^{\circ}56'26.4''W$), a 1115m, no município de Guaramiranga, (2) na trilha do Chale Nosso Sítio ($4^{\circ}13'28.6''S$ e $38^{\circ}55'33.5''W$) no município de Pacoti, a 740m e (3) paralelo a estrada Guaramiranga-Pacoti ($04^{\circ}13'46.315'' S$ e $38^{\circ}57'31.309'' W$), a 824m.



Figura 2. Panorama dos diferentes ecossistemas do Maciço do Baturité. Os locais de estudo inseridos no baixo-macijo correspondem (a) Trilha do Campus dos Auroras, (b) Fazenda Experimental da Unilab e (c) Trilha Alto de Santa Rita. Compreendidos no alto-macijo: (d) trilha paralela a estrada de Guaramiranga, (e) Trilha Chalé Nosso Sítio e (f) Pernambucozinho. Fotos: Franco L. (2018 e 2019).

Delineamento experimental

Os registros das interações mirmecófilas foram realizados durante a estação chuvosa, quando a floração e a rebrota aumentam a atividade dos NEFs e, consequentemente, as interações com formigas (Lange *et al.*, 2013). A amostragem das interações foi feita de forma semelhante a Fagundes *et al.*, (2016), caminhando por 5 horas consecutivas no período de 10:00 a 15:00h em uma área de 100m², realizando observação direta. Em cada um dos seis pontos amostrados, nós inspecionamos e contabilizamos todas as interações entre formigas e mirmecófilos. Nós classificamos o tipo de interação de acordo com o tipo de mirmecófilo que

interagia com formigas: plantas portadoras de NEFs e hemípteros produtores de melada, e a interação foi denominada “formiga-planta” ou “formiga-hemíptero”, respectivamente. O evento de interação foi registrado apenas quando a formiga foi observada consumindo a fonte de alimento.

Interações formiga-planta

Nas interações formiga-planta, cada arbusto foi observado uma vez por um período de 5 a 10 minutos, no qual registramos os dados sobre a identificação e o número de operárias utilizando o recurso no momento da observação para estimarmos a taxa de recrutamento de cada espécie de formiga. Após a observação, formigas foram fotografadas e coletadas manualmente, obtendo-se o mínimo de um indivíduo de cada espécie observada por planta. Os indivíduos coletados foram armazenados em tubos criogênicos com tampa de rosca e preservados em álcool 95% até a montagem dos espécimes. A coleta foi cessada à medida que as espécies se tornaram repetidas nas observações. Todas as formigas coletadas foram triadas e montadas em alfinete entomológico para a identificação taxonômica a nível de gênero e espécie. Os demais artrópodes observados sobre os arbustos também foram quantificados e identificados de acordo com a taxonomia do grupo. As plantas foram fotografadas em campo e as mais abundantes tiveram parte dos seus galhos coletados para posterior herborização.

Interações formiga-hemíptero

Semelhantemente, nas interações formiga-hemíptero, cada planta hospedando agregações de hemípteros foi observado uma vez por um período de 5 a 10 minutos, no qual registramos os dados sobre a quantidade de formigas mutualistas (que coletaram melada) e os visitantes (que subiram na planta hospedeira, mas não acessaram os hemípteros), identificando-as. Os hemípteros foram fotografados ainda em campo, coletados manualmente e preservados em álcool 95%. A planta hospedeira também foi observada quanto a presença ou ausência de NEFs.

Para a identificação das formigas nós usamos a chave de Baccaro *et al.*, (2015). Os espécimes-testemunho foram depositados na Coleção Zoológica da UNILAB. Os hemípteros foram identificados por consulta à especialistas. Algumas plantas portando NEFs foram identificadas ainda em campo e as demais foram identificadas com auxílio de especialistas e de chaves de identificação.

Estrutura das redes mutualistas

Nós construímos uma rede de interações entre formigas, plantas com NEFs e hemípteros trofobiontes a partir de uma matriz “A”, com as espécies de formigas “*i*” como fileiras e plantas ou hemípteros “*j*” como colunas, onde " A_{ij} " é o número de interações entre espécies de planta ou de hemíptero com espécies de formigas e zero é a ausência de interações. Essa rede compreendeu todos os eventos de interações observados durante o período de estudo. Também construímos uma matriz para cada tipo de mirmecófilo, incorporando todas as interações registradas nas seis áreas.

Para cada rede foram calculados alguns padrões não-aleatórios (descritores) que descreveram a estrutura das interações ecológicas e permitiram a comparação entre os diferentes grupos avaliados no estudo. Foram eles: número de interações por espécie (grau médio); compartilhamento, diversidade e uniformidade de interações; conectância; aninhamento e modularidade. O grau médio é a média do número de interações das espécies de cada grupo (que é a soma das interações dividida pelo número de espécies). A frequência de interação levou em consideração todas as vezes que o mesmo par de espécies interagiu em um evento diferente. A uniformidade mede o quão as interações entre as espécies estão uniformemente distribuídas dentro da rede (Bersier *et al.*, 2012). A conectância corresponde à proporção do número de interações observadas pelo número de interações possíveis da rede. O aninhamento é o índice que verifica se as espécies menos conectadas (potencialmente especialistas) são subconjuntos das espécies mais conectadas (generalistas) criando sobreposição e redundância de interações (Almeida-Neto *et al.*, 2011). A modularidade (ou compartimentalização) é utilizada para testar se algumas espécies interagem mais frequentemente entre elas do que com outros grupos criando módulos específicos de interações exclusivas (Olesen *et al.*, 2007).

Para avaliar se as interações de espécies especialistas eram um subconjunto das interações de espécies generalistas (ou seja, mostrar o grau de aninhamento das interações), utilizamos a métrica NODF no software ANINHADO[®] (Guimarães-Jr e Guimarães, 2006). Também testamos se os grupos de espécies que existem são fortemente associados com um determinado conjunto de espécies de outros níveis tróficos dentro de cada rede, como esperado em uma rede modular. Para isso, utilizamos o índice de modularidade (M) usando o software MODULAR[®] (Marquitti *et al.*, 2014). A significância de aninhamento e modularidade nas redes formiga-planta e formiga-hemípteros foram estimadas usando o Modelo Nulo II ($n = 1.000$ randomizações para cada rede).

Usamos a fórmula proposta por Dáttilo *et al.*, (2013) para descrever espécies de formigas como componentes periféricos (com menos interações) ou núcleo generalista (com mais interações) das redes: $G_c = (k_i - k_{mean}) / \sigma_k$, onde k_i = número médio de ligações para uma determinada espécie de formiga, k_{mean} = número médio de ligações para todas as espécies de formigas na rede, e σ_k = desvio padrão do número de ligações para espécies de formigas. Espécies de formigas com valores de $G_c > 1$ constituem o núcleo generalista e espécies com $G_c < 1$ representam formigas periféricas. Essa categorização nos permitiu avaliar se esse núcleo de formigas mais interagidas é semelhante entre os tipos de recursos e entre os ecossistemas.

Todas as análises estatísticas foram realizadas na plataforma R (R development Core Team 2019)[®] e todas as redes mutualistas foram construídas no software Pajek[®] v.5.07.

RESULTADOS

No total, 1520 formigas de 30 espécies (Tabela 1) realizaram 80 interações com as 27 espécies de mirmecófilos, sendo 12 plantas com NEFs (Tabela 2) e 15 hemípteros produtores de exsudatos (Tabela 3). Encontramos 104 arbustos portando NEFs, sendo 17 ± 5 arbustos por localidade. As plantas mais comuns foram *Senna georgica* e *Cynophalla hastata* (3 de 6 localidades) a mais abundante foi *S. georgica* (39 arbustos) e as mais interativas foram *S. georgica* (com 491 formigas de 14 espécies), *Senna obtusifolia* (319 de 8) e *C. hastata* (96 de 8) (Figura 3). Também observamos 40 agregações, sendo 7.5 ± 5 agregações por localidade (Tabela 3). O hemíptero mais comum, a espécie *Aphis craccivora* (Hemiptera: Aphididae) (em 3 localidades), foi também o mais abundante e interativo (11 agregações; 118 formigas de 5 espécies), junto com *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) (9; 58 de 7). (Figura 9; Tabela 3). As formigas mais comuns foram *Camponotus crassus* (6 de 6 localidades), *Camponotus arboreus* (5 de 6) e *Pseudomyrmex gracillis* (5 de 6). As mais abundantes foram *Solenopsis* sp. (393 forrageiras em 19 mirmecófilos), *C. arboreus* (273 em 49) e *C. crassus* (216 em 4). Apenas *C. crassus* (15 interações) e *C. arboreus* (13) foram as mais interativas e compuseram o núcleo da rede (Figura 5; Figura 8).

Foram em média 253 ± 102 forrageiras de 9 ± 2 espécies de formigas interagindo com 10 ± 5 espécies de mirmecófilos por localidade. O número de arbustos foi maior que o número de agregações de hemípteros (ANOVA: $F= 6,8$, $p = 0,4$), porém a quantidade de espécies de plantas não diferiu de hemípteros (ANOVA: $F= 1,8$, $p = 0,3$). Ao todo, a rede apresentou 57 espécies realizando 80 das 753 interações possíveis (10% de conectância), sendo 2 ± 1 interações por espécie com compartilhamento de 80 ± 43 das interações. O padrão de interação foi aninhado

(ANINHADO: NODF= 31,01, NODFnul= 16,01, $p < 0,001$) porém não modular, apesar dos seis módulos identificados (MODULAR: $M= 0,51$, $p = 0,49$).

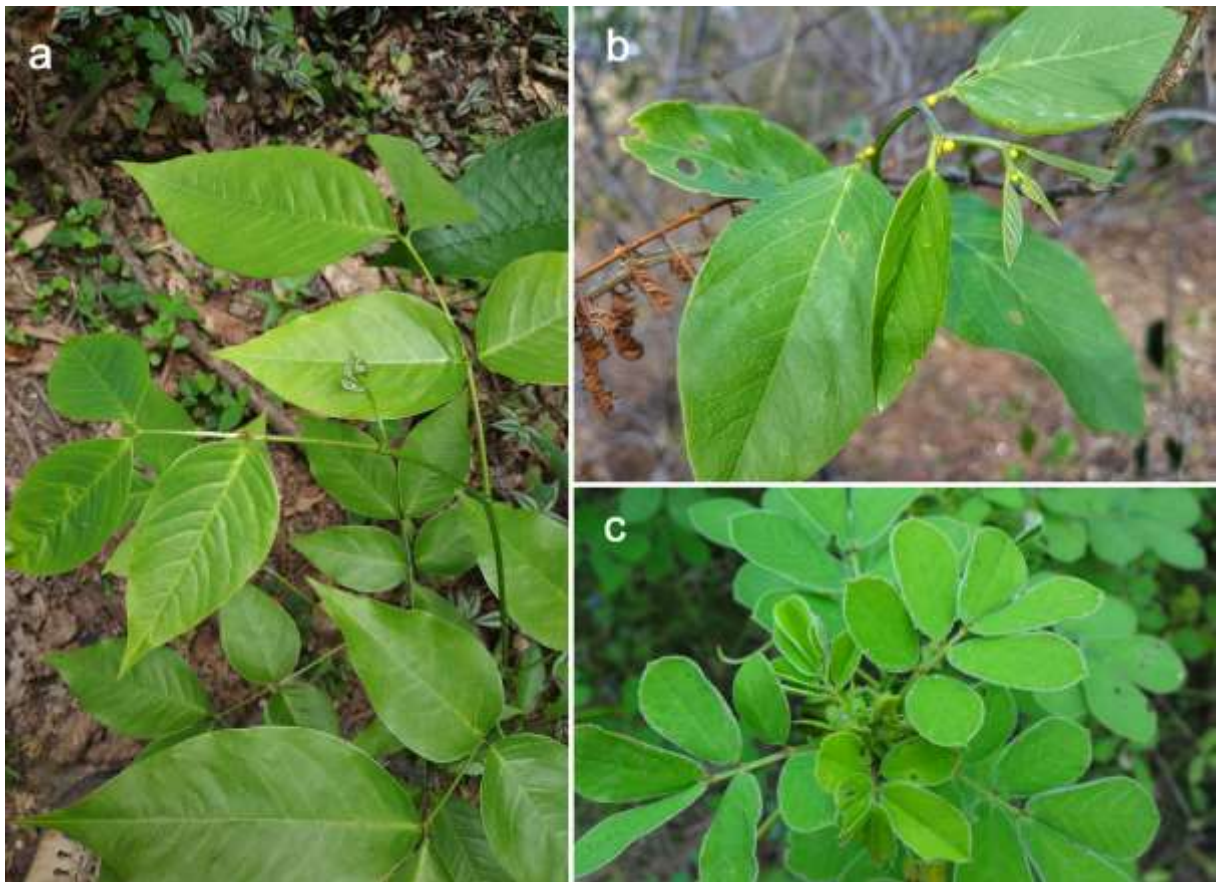


Figura 3. As plantas com NEFs mais interativas no Maciço do Baturité. (a) *Senna georgica* (PSEN) interagiu com 14 espécies de formigas e (c) *Senna obtusifolia* (PPAR) e *Cynophalla hastata* (PCOR) com oito. (a) *S. georgica* e (b) *C. hastata* foram as mais comuns, ocorrendo em três das seis áreas amostrais. (Fotos: Franco L. 2019).



Figura 4. (a) *Chamaecrista duckeana* no distrito de Pernambuco (PER), região do alto-macijo e (b) *Piptadenia stipulacea* na trilha do Campus dos Auroras (ACA), no baixo-macijo. As setas apontam para seus nectários extraflorais. Fotos: Franco L. (2019).

Tabela 1. Lista de espécies de formigas interagindo com mirmecófilos no Maciço do Baturité. As letras “H” e “P” representam hemípteros e plantas. Os valores representam a quantidade de forrageiras interagindo com mirmecófilos em cada uma das seis áreas amostrais: ACA – Acarape, PIR – Piroás, RED – Redenção, compreendidas no baixo-macijo, e GUA – Guaramiranga, PAC – Pacoti e PER – Pernambuco, compreendidas no alto-macijo.

Formigas		BAIXO-MACIÇO									ALTO-MACIÇO												
		ACA			PIR			RED			GUA			PAC			PER						
Espécie/morfoespécie	Código	H	P	Total	H	P	Total	H	P	Total	Total	H	P	Total	H	P	Total	H	P	Total	Total	TOTAL	
<i>Solenopsis</i> sp.3	SOL3	28	-	28	-	-	-	-	298	298	326	-	-	-	-	-	-	67	-	67	67	393	
<i>Camponotus arboreus</i>	CAX	11	99	110	31	46	77	-	5	5	192	-	-	-	3	9	12	52	17	69	81	273	
<i>Camponotus crassus</i>	CAC	2	21	23	2	-	2	-	6	6	31	1	27	28	24	66	90	6	61	67	185	216	
<i>Wasmannia auropunctata</i>	WAS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	134	142	-	-	-	-	56	56	198	198	
<i>Brachymyrmex</i> sp.	BHM2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	20	-	-	-	-	108	108	128	128	
<i>Camponotus latangulus</i>	CAP	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	28	28	56	-	-	-	56	56	
<i>Camponotus renggeri</i>	CAG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	5	23	18	7	25	-	1	1	49	49	
<i>Nylanderia</i> sp.1	NYL1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	31	-	31	-	-	-	31	31	
<i>Crematogaster</i> sp. 1	CMG	-	-	-	-	-	-	-	30	30	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	
<i>Pheidole</i> sp. 2	PH2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	25	-	-	-	-	-	-	-	25	25
<i>Solenopsis</i> sp.1	SOL1	-	-	-	-	12	12	-	-	-	12	-	12	12	-	-	-	-	-	-	12	24	
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	PSG	-	4	4	-	1	1	-	-	-	5	-	6	6	-	5	5	-	1	1	12	17	
<i>Dorymyrmex</i> sp. 1	PP	-	-	-	-	-	-	-	16	16	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16	
<i>Pheidole</i> sp. 1	PH1	-	13	13	-	-	-	-	-	-	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	
<i>Cephalotes</i> sp. 3	CEP3	-	-	-	-	9	9	-	-	-	9	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	10	
<i>Polyrhachis</i> sp.	PLR	-	-	-	8	-	8	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	
<i>Nylanderia</i> sp.2	NYL2	-	-	-	-	-	-	-	7	7	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	
<i>Dorymyrmex</i> sp. 2	BEC	-	-	-	-	-	-	-	5	5	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 1	PMX1	-	-	-	-	2	2	-	-	-	2	-	-	-	2	-	2	-	-	-	2	4	
<i>Cephalotes</i> sp. 4	CEP4	-	3	3	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	
<i>Cephalotes</i> sp. 2	CEP2	-	-	-	-	2	2	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	
<i>Crematogaster</i> sp. 2	CMG2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2	2	
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 2	PMX2	-	-	-	-	2	2	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 4	PMX4	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	2	

<i>Camponotus</i> sp.1	CAM1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1	
<i>Camponotus</i> sp.2	CAM2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Ectatomma</i> sp.	ECT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 5	PMX5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	1	1
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	PMX6	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Procryptocerus</i> sp.	PYT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	1	1
<hr/>																							
TOTAL																							
1520																							

Tabela 2. Lista de plantas mirmecófilas observadas no Maciço do Baturité (Ceará, Brasil) de Dez/2018 a Jun/2019. A região onde a planta foi registrada está descrita na coluna “região do Maciço”. A coluna “formigas recrutadas” representa o número de formigas observadas nos arbustos de cada espécie de planta. A coluna “espécies interagindo” representa o número total de espécies de formigas que subiram na planta. As áreas do Maciço onde as plantas foram registradas estão representadas na coluna “localidades”. As plantas estão classificadas de acordo com a quantidade total de arbustos por espécie.

Espécie/morfoespécie	Código	Região do Maciço	Quantidade de arbustos	Formigas recrutadas	Espécies interagindo	Localidades
<i>Senna georgica</i>	PSEN	Alto	39	491	14	GUA/PAC/PER
<i>Piptadenia stipulacea</i>	PANG	Baixo	19	118	4	ACA
<i>Senna obtusifolia</i>	PPAR	Baixo	17	319	8	RED
<i>Cynophalla hastata</i>	PCOR	Ambas	13	96	8	ACA/PIR/GUA
<i>Chamaecrista duckeana</i>	TCN	Ambas	5	69	5	RED/PER
Morfoespécie 1	PLAN	Baixo	4	9	3	PIR
Morfoespécie 2	PFF	Baixo	2	8	2	PIR
<i>Senna</i> sp.	PAR	Alto	1	6	1	PER
Morfoespécie 3	PBS	Alto	1	23	2	GUA
Morfoespécie 4	PMIM	Baixo	1	3	1	RED
Morfoespécie 5	PBS1	Alto	1	30	1	PER
Morfoespécie 6	PBP	Baixo	1	12	1	PIR

Tabela 3. Lista de hemípteros mirmecófilos observadas no Maciço do Baturité (Ceará, Brasil) de Dez/2018 a Jun/2019. A região onde o hemíptero foi registrado está descrita na coluna “região do Maciço”. A coluna “formigas recrutadas” representa o número de formigas observadas interagindo com hemípteros. A coluna “espécies interagindo” representa o número total de espécies de formigas que interagiram com as agregações. As áreas do Maciço onde os hemípteros foram registrados estão representadas na coluna “localidades”. Os hemípteros estão classificados de acordo com a quantidade total de interações por espécie de hemíptero.

Espécie/morfoespécie	Código	Região do Maciço	Quantidade de interações	Formigas recrutadas	Espécies interagindo	Localidades
<i>Aphis craccivora</i>	HAP1	Alto	11	118	05	GUA/PAC/PER
<i>Aphis gossypii</i>	HAP2	Alto	09	58	07	GUA/PAC
Membracidae sp.4	HME6	Alto	05	32	02	PER
<i>Ceroplastes</i> sp.1	HCE2	Ambas	02	02	02	PAC/PIR
Membracidae sp.7	HME9	Baixo	02	11	01	ACA
Membracidae sp.6	HME8	Baixo	01	30	02	ACA
Membracidae sp.5	HME7	Alto	01	02	01	PER
Membracidae sp.3	HME4	Alto	01	15	01	PER
Membracidae sp.2	HME3	Baixo	01	01	01	PIR
Membracidae sp.1	HME2	Baixo	01	02	01	PIR
<i>Coccus</i> sp.1	HCO3	Baixo	01	02	01	PIR
<i>Coccus</i> sp.2	HCO2	Alto	01	19	03	PAC
<i>Ceroplastes</i> sp.2	HCE3	Alto	01	08	01	GUA

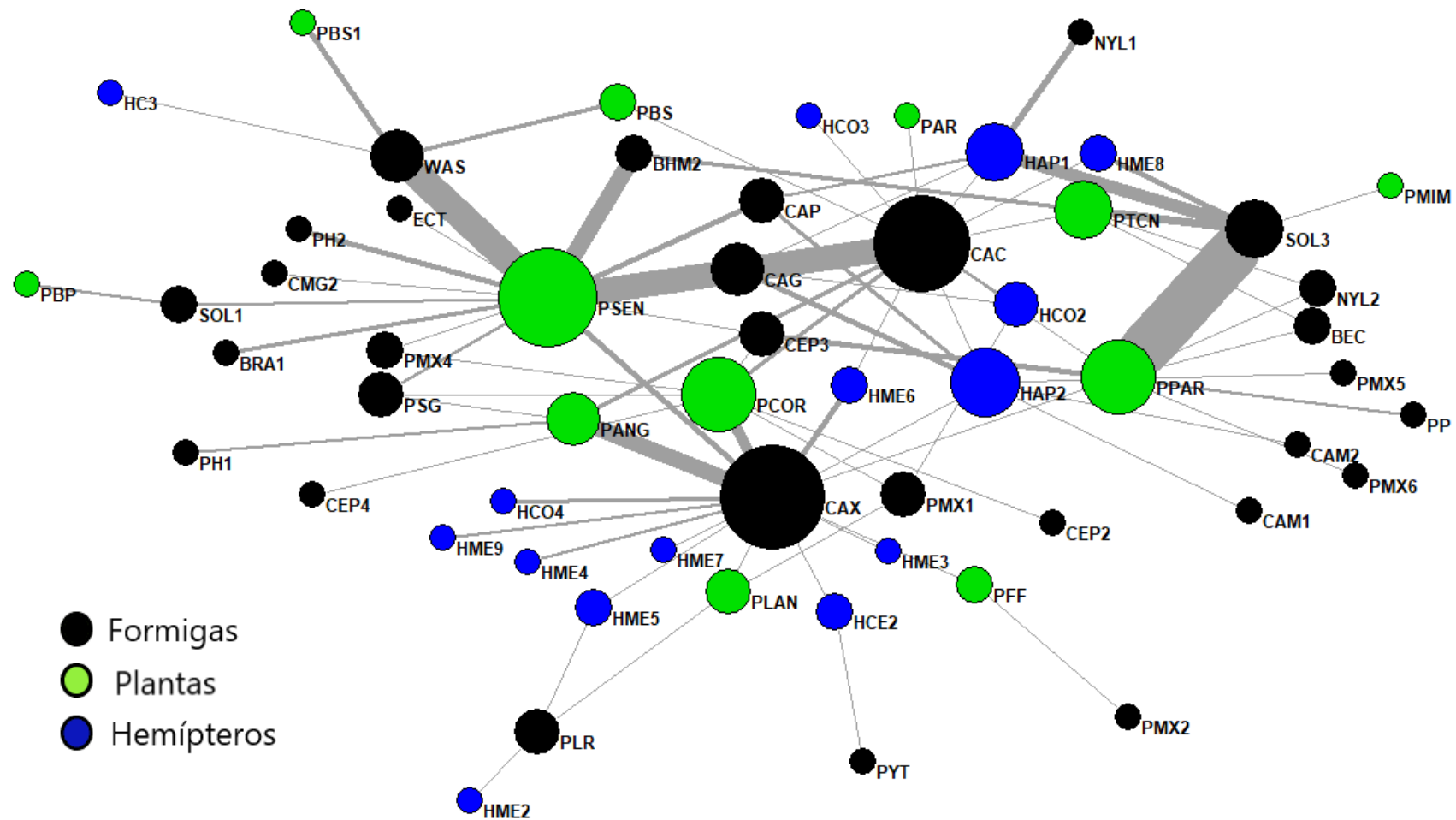


Figura 5. Rede formada pelas interações mutualistas entre formigas e mirmecófilos que oferecem dois tipos de alimentos no Maciço do Baturité. Os círculos pretos representam as espécies de formigas, os verdes de plantas e os azuis de hemípteros. O tamanho dos círculos é proporcional a abundância da espécie. As linhas representam as interações e a espessura da linha é proporcional à frequência da interação. Os nomes das espécies de formigas, plantas e hemípteros simbolizados por códigos podem ser observados nas tabelas 1, 2 e 3, respectivamente.

Interações formiga-planta e formiga-hemíptero

Em relação aos mirmecófilos, plantas com NEFs foram mais abundantes do que agregações de hemípteros (ANOVA: $F = 6,8$, $p = 0,04$), mas a quantidade de espécies não diferiu entre eles (ANOVA: $F = 1,8$, $p = 0,3$) (Figura 6). Das 1520 forrageiras de 30 espécies, 1209 forrageiras de 25 espécies subiram em 104 arbustos, enquanto 329 forrageiras de 13 espécies acessaram 40 agregações de hemípteros. De 30 espécies de formigas, 7 utilizaram os dois tipos de recurso, 17 apenas néctar extrafloral e 6 apenas *melada*. As plantas interagiram com mais espécies de formigas (ANOVA: $F = 32,5$, $p = 0,002$), recrutaram mais forrageiras (ANOVA: $F = 4,7$, $p = 0,08$) e realizaram mais interações (ANOVA: $F = 9,7$, $p = 0,03$) do que os hemípteros. Apesar disso, as espécies de formigas que interagem com os hemípteros são as mesmas espécies que interagem com plantas (MANOVA: $F = 1,3$, $p = 0,06$), mas a frequência relativa das interações entre essas espécies é diferente (MANOVA: $F = 1,6$, $p = 0,03$) (Figura 7).

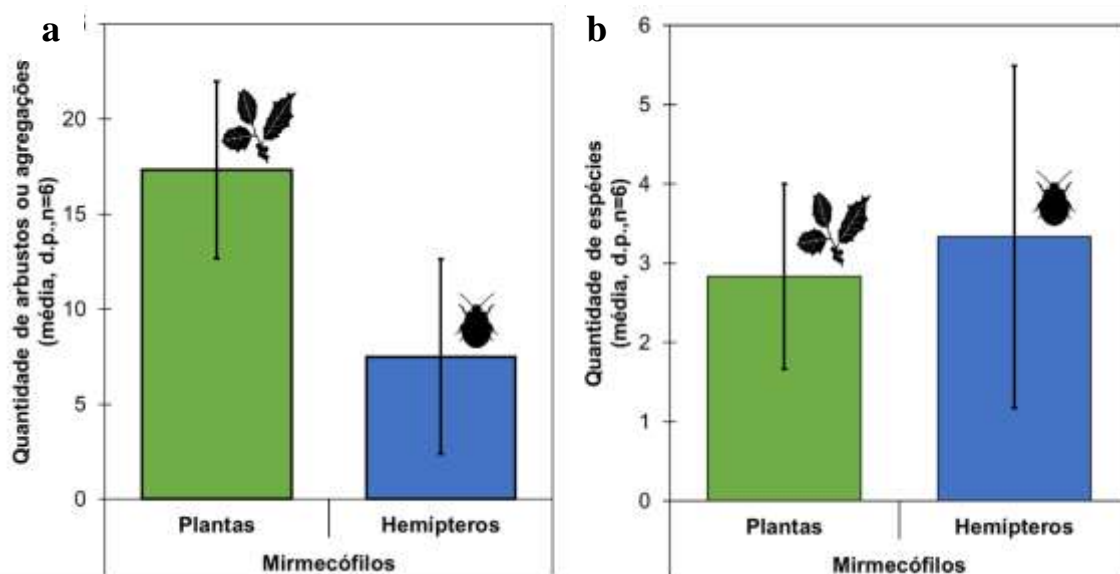


Figura 6. (a) Diferença entre a quantidade de arbustos com NEFs e hemípteros trofobiontes. Arbustos foram mais abundantes, porém (b) a quantidade de espécies de arbustos e hemípteros não diferiu.

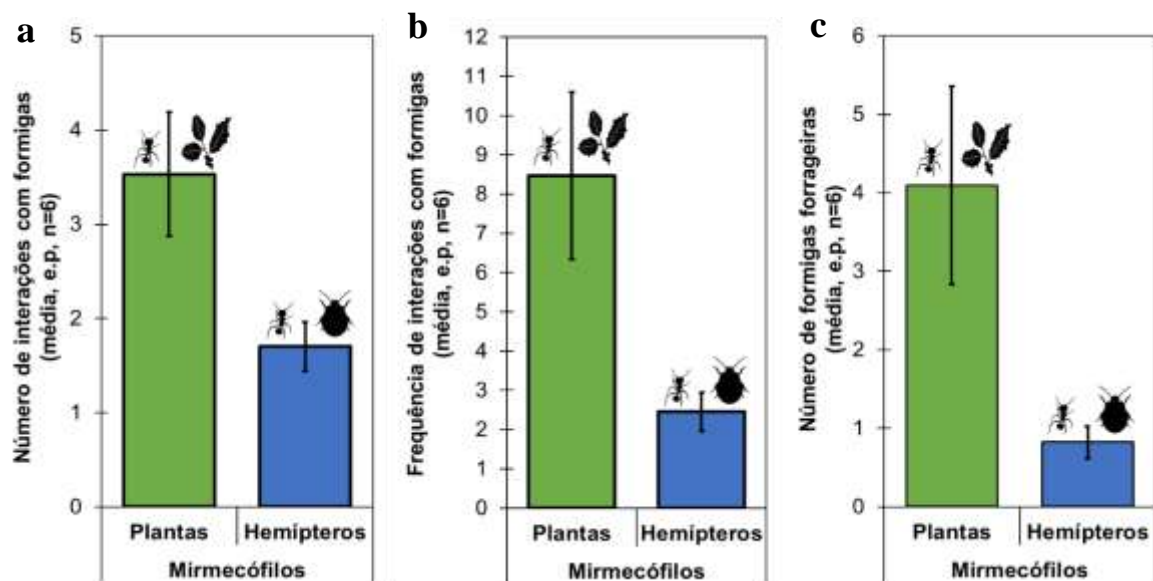


Figura 7. (a) Número de interações de arbustos e hemípteros com formigas. Arbustos perfizeram mais interações com (b) uma frequência maior e (c) recrutaram mais forrageiras.

O número médio de interações por espécie (grau médio = 1,4) e a diversidade de interações ($H = 2,9$) foram maiores na rede formiga-planta em comparação com a rede formiga-hemíptero (grau médio = 1,1; $H = 2,8$), tendo sido também mais uniformes (ANOVA: $F = 28,6$; $p = 0,005$) e mais compartilhadas (ANOVA: $F = 42$, $p = 0,002$) do que o observado em hemípteros. *Camponotus crassus* e *C. arboreus* compuseram o núcleo generalista de ambas as redes, sendo as espécies que mais interagiram. *Senna georgica*, *S. obtusifolia* e *C. hastata* foram as plantas mais interativas na rede formiga-planta, enquanto na rede formiga-hemíptero as duas espécies do gênero *Aphis* foram as mais interativas e corresponderam a metade das agregações, atraindo nove das treze espécies de formigas que coletaram exsudatos.

Na rede de interações, as 12 espécies de plantas realizaram 50 interações com 25 espécies de formigas, perfazendo 17% de todas as interações possíveis (conectância; $N = 50$), enquanto 15 espécies de hemípteros realizaram 31 interações com 13 espécies de formigas, configurando 16% de todas as interações possíveis (conectância; $N = 31$). Na média, as redes não diferiram no tamanho (ANOVA: $F = 2,1$, $p = 0,21$), mas a rede planta-formiga apresentou maior grau ($F = 9,7$, $p = 0,02$). Todavia, essas diferentes formas de interações não afetaram a estrutura da rede (Figura 10), pois tanto plantas e formigas (ANINHADO: $NODF = 34,6$, $NODF_{null} = 23,1$, $p = 0,01$) quanto plantas e hemípteros ($NODF = 31,8$, $NODF_{null} = 22,45$, $p < 0,001$) apresentaram significativo nível de

aninhamento e modularidade (MODULAR: $M=0,5$, $p=0,5$; MODULAR: $M=0,5$, $p=0,4$).



Figura 8. Espécies de formigas visitando os nectários extraflorais de plantas. (a) *Camponotus arboreus* sobre o NEF de *Cynophalla hastata* (b) *C. crassus* e (c) *C. latangulus* se alimentando no NEF de *S. georgica* (d) *Cephalotes* sp. sobre o NEF de *C. hastata* (e) *Brachymyrmex* sp. no nectário de *Chamaecrista duckeana* (f) *Ectatomma* sp. em *S. georgica* (g) *C. renggeri* na base foliar de *S. georgica* (h) *Crematogaster* sp. sobre o NEF de *S. obtusifolia* (i) *C. arboreus* no pecíolo de *S. georgica* (j) Forrageiras de *Wasmannia auropunctata* e de (k) *Pheidole* sp. consumindo do néctar de *S. georgica* (l) *Solenopsis* sp. na superfície foliar de *S. obtusifolia*. Barra de escala (a) – (h): 0.5cm, (i) – (k): 0.3cm e (l): 0.1cm. Fotos: Franco L. (2019).

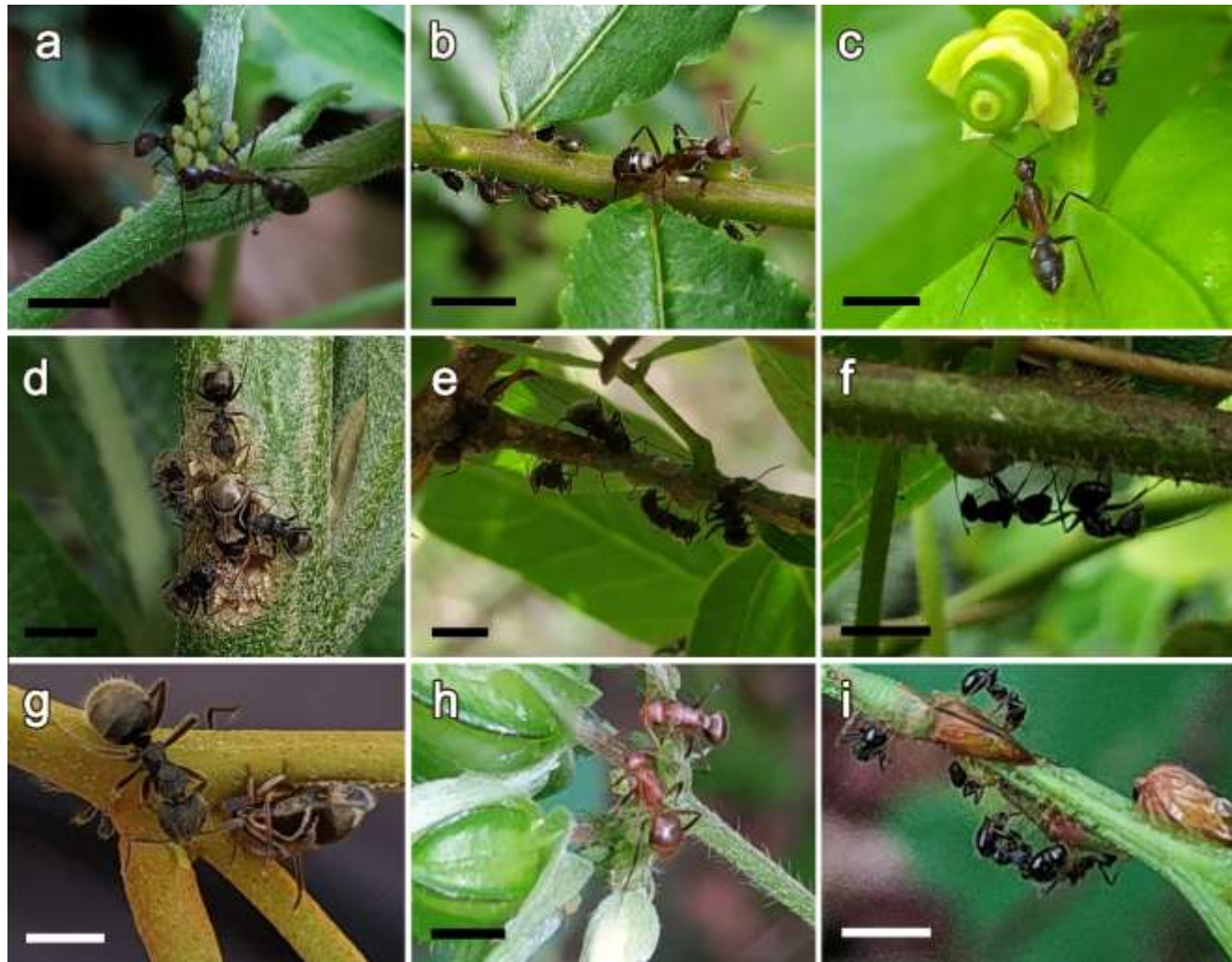


Figura 9. (a) *Camponotus renggeri* atendendo ao hemíptero *Aphis gossypii* e a (b, c) *A. craccivora* (d) *C. arboreus* coletando exsudado de um membracídeo (e) *C. arboreus* em agregações de *Ceroplastes* sp (f) *C. crassus* e *Coccus* sp. (g) *C. arboreus* e membracídeo (h) *C. latangulus* sobre agregação de *A. gossypii* (i) *Solenopsis* sp. atendendo a membracídeos. Barra de escala: (a) – (f): 0.5cm, (g) e (h): 0.3cm e (i): 0.2cm. (Fotos: Franco L. 2019).

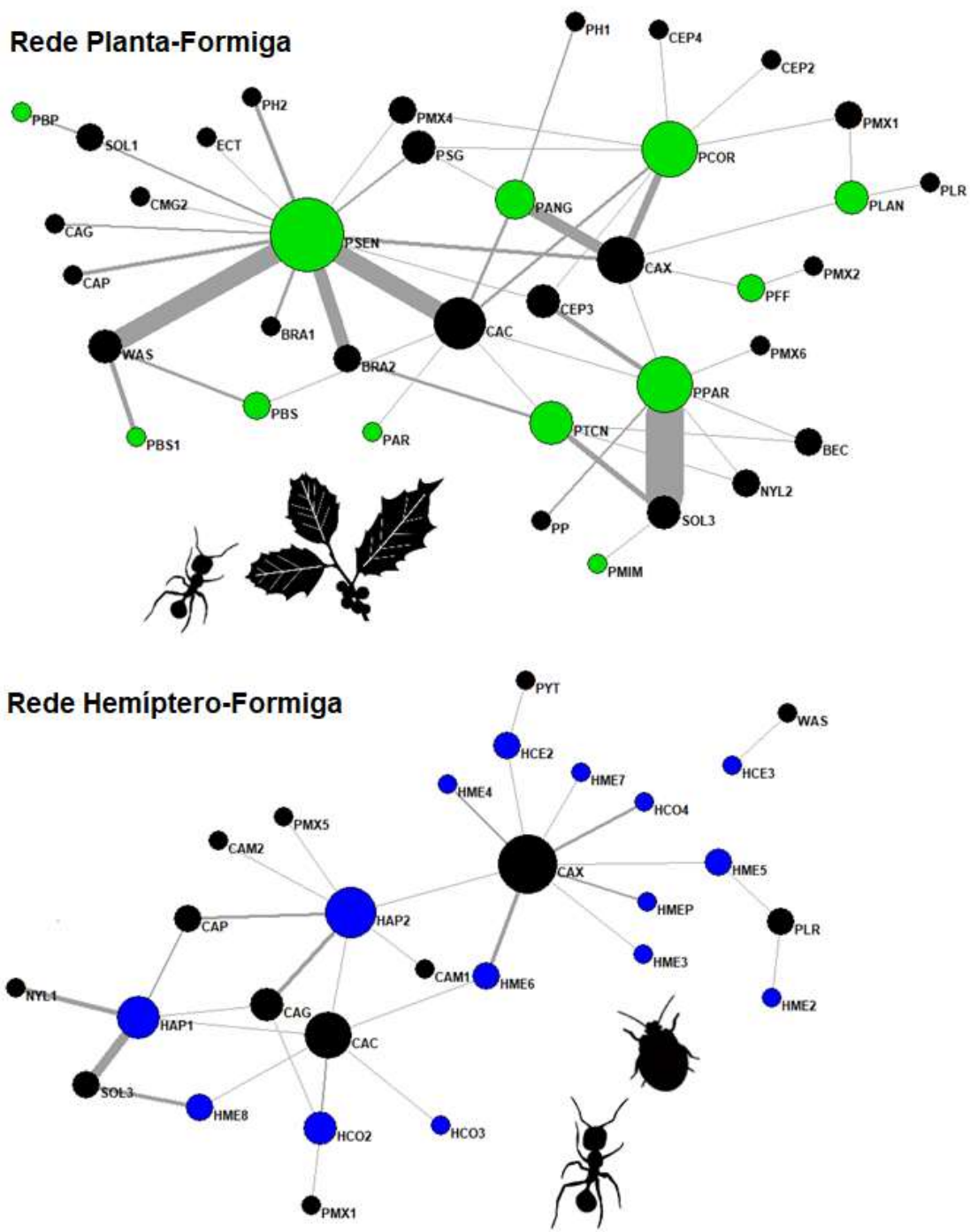


Figura 10. Redes mutualistas das interações formiga-planta e formiga-hemíptero no Maciço do Baturité. Os círculos pretos representam as espécies de formigas, os verdes de plantas e os azuis de hemípteros. O tamanho dos círculos é proporcional a abundância relativa da espécie. As linhas representam as interações e a espessura da linha é proporcional à frequência da interação. Os nomes das espécies de formigas, plantas e hemípteros simbolizados por códigos podem ser observados nas tabelas 1, 2 e 3, respectivamente.

Interações mirmecófilas no baixo e alto-maciço

Dos 104 arbustos de 12 espécies, 60 eram do baixo-maciço (8 espécies) e 44 do alto maciço (6 espécies), enquanto das 40 agregações de 15 espécies, 9 estavam no baixo-maciço (8 espécies) e 31 estavam no alto (9 espécies). A quantidade de mirmecófilos diferiu entre o alto e baixo (ANOVA= F: 4,9, p = 0,05), mas não a quantidade de espécies (ANOVA: F= 0,6, p = 0,5). O baixo-maciço apresentou mais plantas e o alto apresentou mais hemípteros (Figura 11a). A composição de espécies de plantas (MANOVA: F = 4,2, p = 0,1) e hemípteros (MANOVA: F = 2,1; p = 0,1) foi semelhante entre os dois ambientes. Das 1520 forrageiras de 30 espécies de formigas encontradas, 665 (44% da abundância; 24 espécies) interagiram com mirmecófilos no baixo-maciço e 855 (56%; 29 espécies) no alto. A quantidade de forrageiras (ANOVA: F = 0,3; p = 0,6; Figura 11b) e de espécies formigas (MANOVA: F = 1,9; p = 0,2) interagindo com mirmecófilos não diferiu entre as regiões do Maciço.

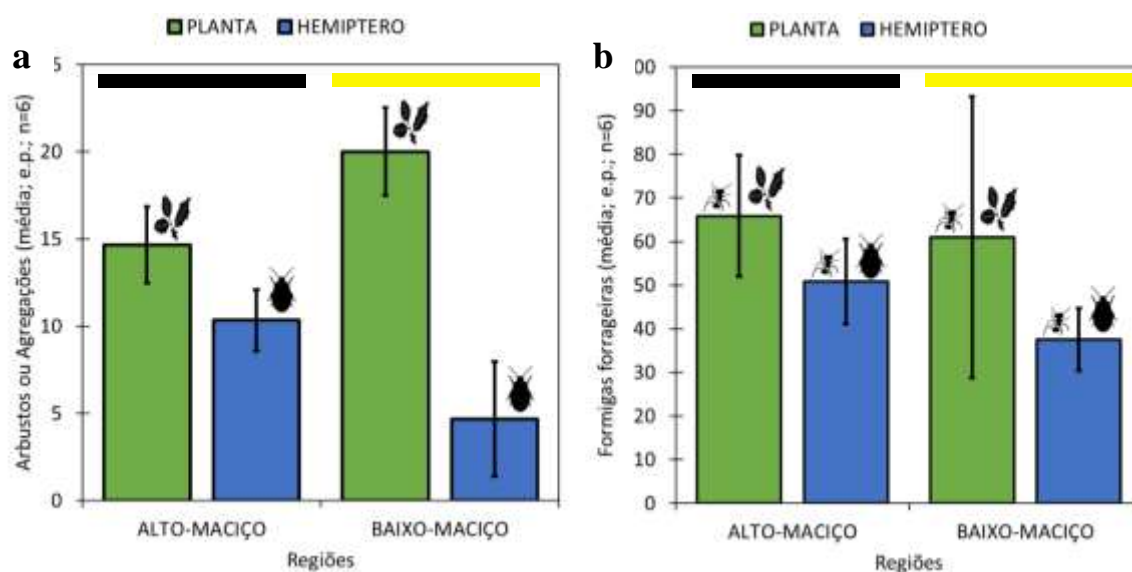


Figura 11. (a) Diferenças na quantidade de arbustos ou agregações por região do Maciço (b) Quantidade de forrageiras que acessaram os mirmecófilos nos dois ambientes.

As espécies de formigas não diferiram entre os dois ambientes, mas a quantidade relativa dessas espécies diferiu (ANOVA: F= 1,4, P = 0,05), tendo sido maior no alto-maciço. Oito espécies de formigas foram comuns para os dois ecossistemas, sete ocorreram exclusivamente na caatinga e 13 exclusivamente na floresta. *Camponotus arboreus* e *C. crassus* realizaram o maior número de interações dentre todas as espécies de formigas e compuseram o núcleo generalista nas duas áreas. No baixo-maciço, *C.*

arboreus e *C. crassus* foram mais interativas na rede formiga-planta, enquanto apenas *C. arboreus* foi na rede formiga-hemíptero. Por outro lado, no alto-macijo, *C. arboreus* e *C. crassus* interagiram mais na rede formiga-hemíptero, enquanto apenas *C. crassus* foi a mais interativa com plantas. As plantas *Cynophalla hastata* (25% dos arbustos), *Piptadenia stipulaceae* (35%; Figura 4) e *S. obtusifolia* (30%; Figura 3) foram as mais comuns no baixo-macijo, mas apenas *S. obtusifolia* (25% das interações) e *C. hastata* (25%) foram as mais interativas e compuseram o núcleo da rede. Por outro lado, a planta *Senna georgica* foi a mais abundante e interativa no alto-macijo (72% dos arbustos; 67% das interações), interagindo com metade de todas as espécies de formigas encontradas.

No baixo-macijo, a rede formiga-planta exibiu padrão aninhado (NODF = 31,7) e não modular (MODULAR: $M = 0,3$, $p = 0,46$), com 17 espécies de formigas perfazendo 29 interações (22% das interações possíveis) com oito espécies de plantas. Em contrapartida, a rede formiga-hemíptero apresentou padrão não aninhado (NODF= 5,9, $p = 0,36$) e não modular (MODULAR: $M = 0,52$, $p = 0,46$), com quatro espécies de formigas realizando nove interações (28% das interações possíveis) com oito espécies de hemípteros. No alto-macijo, a rede formiga-planta apresentou maior aninhamento (NODF = 42,6) mas menor modularidade (MODULAR: $M = 0,27$, $p = 0,46$). Ao todo, 14 espécies de formigas realizaram 21 interações com seis espécies de plantas, perfazendo 25% de conectância. A rede formiga-hemíptero exibiu padrão mais aninhado (NODF= 33,6) e menos modular (MODULAR: $M = 0,39$, $p = 0,46$), sendo que 12 espécies de formigas realizaram 22 interações com 9 espécies de hemípteros, resultando em 20% de conectância.

O número médio e a diversidade de interações por espécie não diferiram entre plantas (grau médio = 1,1; $H = 2,34$) ou hemípteros (grau médio = 1,1; $H = 2,48$) no alto-macijo, enquanto no baixo-macijo ambos os índices foram maiores para plantas (grau médio = 1,2; $H = 2,14$) em comparação com hemípteros (grau médio = 0,75; $H = 1,55$).

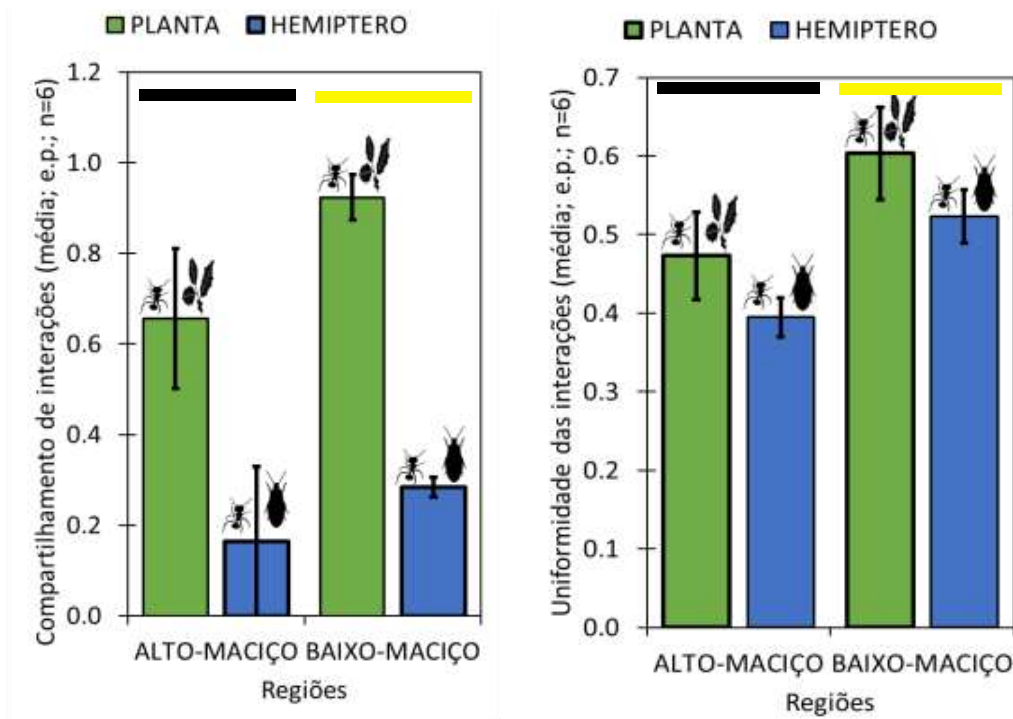
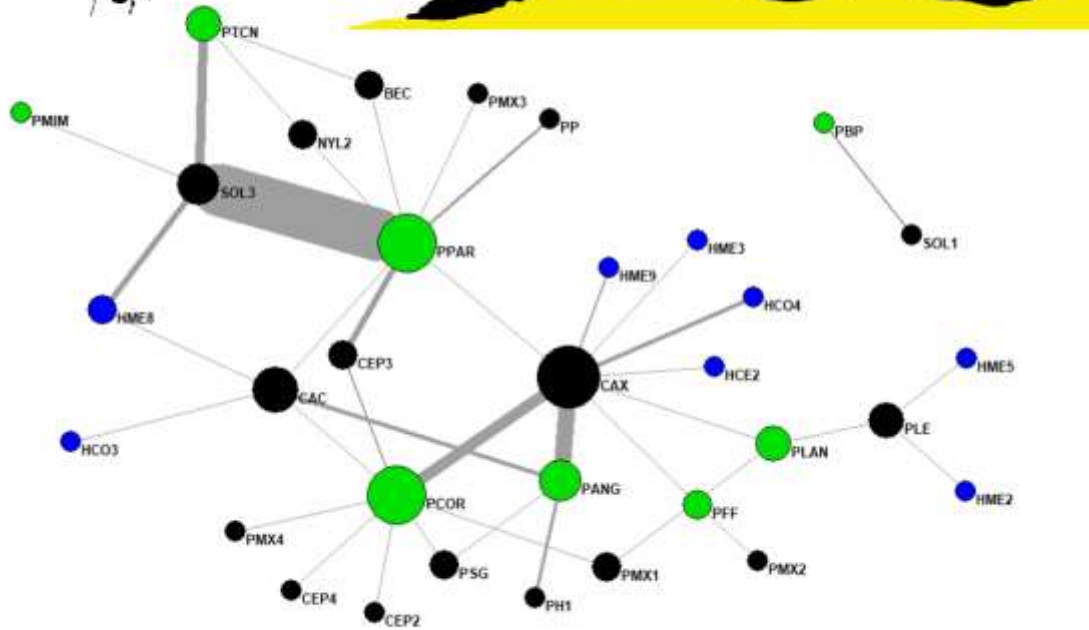
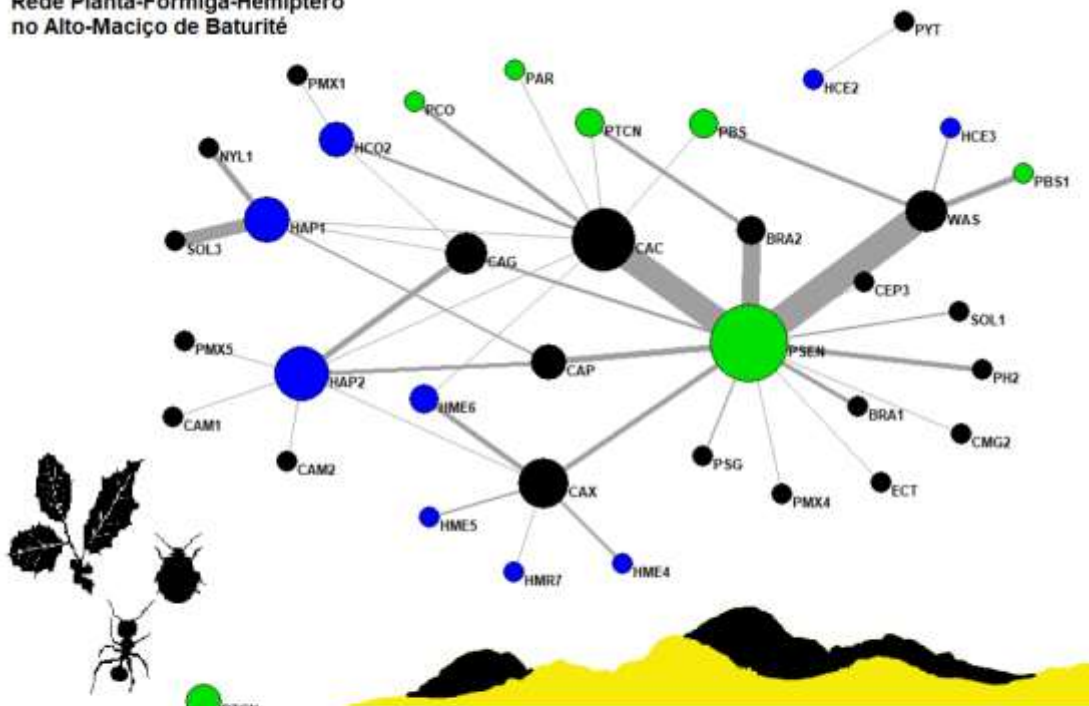


Figura 12. (a) Uniformidade e (b) Compartilhamento de interações em plantas e hemípteros nas duas regiões.

Na média dos locais, as redes de interações entre formigas e mirmecófilos do baixo e alto-maciço apresentaram semelhante quantidade de espécies (ANOVA: $F = 1,2$, $p = 0,3$), mas diferente quantidade de interações (ANOVA: $F = 7,7$, $p = 0,02$; Figura 14), uniformidade dessas interações (ANOVA: $F = 17,1$, $p = 0,02$) e compartilhamento de parceiros (ANOVA: $F = 10,5$, $p = 0,04$; Figura 12). A rede planta-formiga no baixo maciço foi mais coesa e uniforme, mas com menor compartilhamento de interações do que no alto-maciço. Não houve diferença entre as redes do baixo e alto-maciço (Figura 13) quanto ao aninhamento ou a modularidade.

Rede Planta-Formiga-Hemíptero
no Alto-Macijo de Baturité



Rede Planta-Formiga-Hemíptero
no Baixo-Macijo de Baturité

Figura 13. Redes mutualistas das interações formiga-planta-hemíptero no alto-macijo e no baixo-macijo. Os círculos pretos representam as espécies de formigas, os verdes de plantas e os azuis de hemípteros.

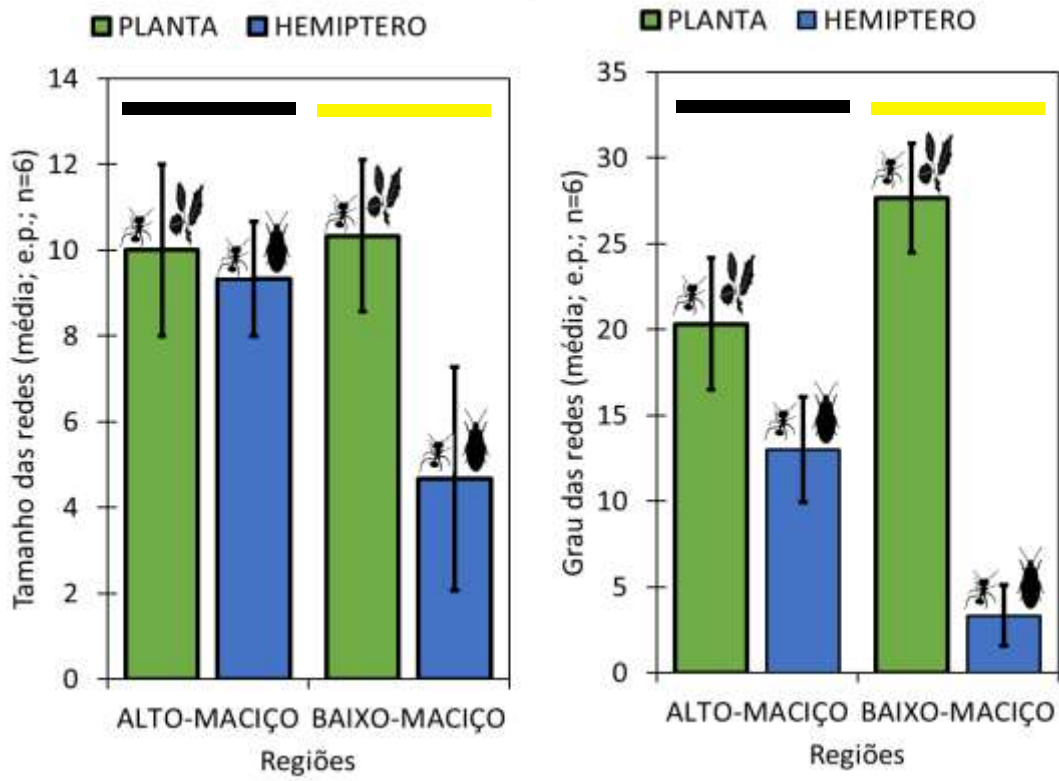


Figura 14. Tamanho (quantidade de espécies) das redes para cada mirmecófilo em cada ambiente e o (b) grau (quantidade de interações).

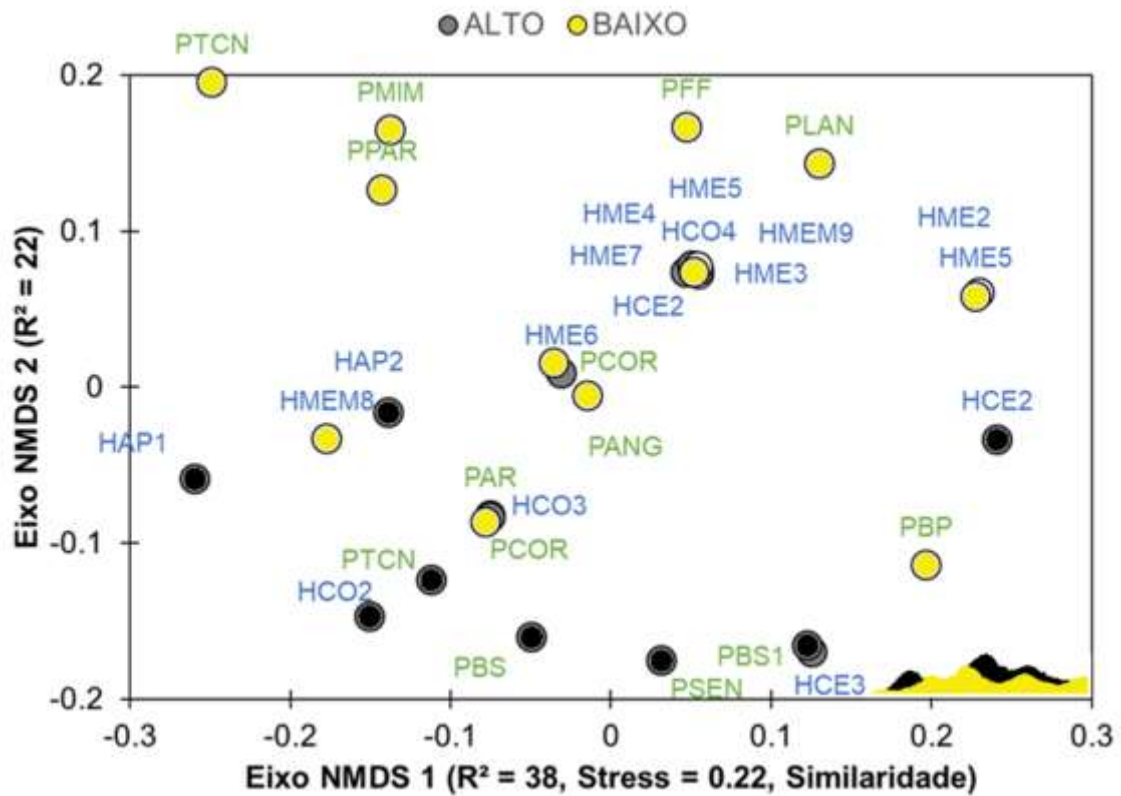


Figura 15. Análise de similaridade das interações formiga-planta verde ou formiga-hemíptero (azul) entre as regiões alta (preto) e baixa (amarelo) do Maciço.

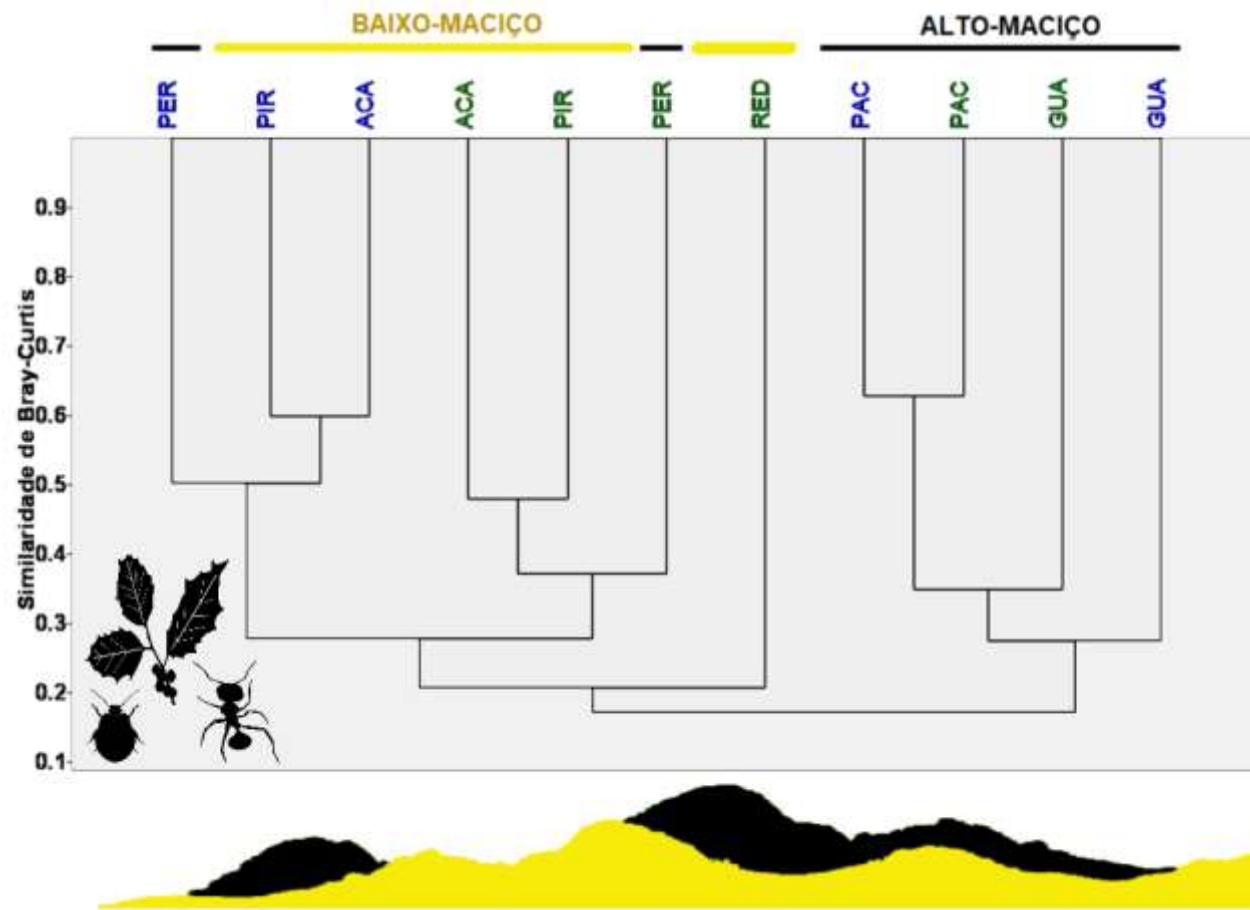


Figura 16. Dendrograma gerado a partir do índice de similaridade das interações de Bray-Curtis entre os mirmecófilos no Maciço. As siglas representam os seis pontos amostrais. As siglas em verde representam as plantas com NEFs dessa área e em azul representam os hemípteros.

DISCUSSÃO

Neste estudo, nós desvendamos as interações mirmecófilas e suas estruturas em dois ecossistemas do Maciço do Baturité, demonstrando que existe um padrão aninhado de interações em rede entre formigas, plantas e hemípteros na região. Em relação aos mirmecófilos, nós observamos que os arbustos foram em geral mais abundantes, atraíram mais formigas (em diversidade e abundância) e perfizeram mais interações do que os hemípteros. As espécies de formigas que interagem com os hemípteros ou plantas no baixo-maciço são as mesmas que interagem com plantas ou hemípteros no alto. As espécies da rede formiga-planta no baixo-maciço realizaram em média quase duas vezes mais interações que as da rede formiga-hemíptero, enquanto no alto-maciço não houve diferença entre as duas redes. No baixo-maciço, formigas compartilharam menos plantas e menos hemípteros que formigas no alto-maciço.

As redes formiga-planta e formiga-hemíptero foram ligadas pelas mesmas espécies de formigas altamente interativas (componentes do núcleo generalista). Ou seja, as formigas que mais frequentemente acessaram néctar também coletaram melada com maior frequência em ambos os ecossistemas. Duas espécies, *C. arboreus* e *C. crassus*, foram as formigas mais interativas na rede formiga-planta, sendo que *C. arboreus* interagiu mais no baixo-maciço e *C. crassus* no alto. Desse modo, nossos resultados confirmam nossas hipóteses de que as interações entre formigas e mirmecófilos variam ao longo do Maciço e essa variação é explicada pelo tipo de mirmecófilo e pelo ecossistema.

Formigas do Maciço e seus mirmecófilos

Corroborando nossa primeira hipótese, a composição de espécies de formigas, plantas e hemípteros em interação foi consistente e não diferiu ao longo do Maciço. Algumas das formigas mais comuns em nosso estudo também interagiram frequentemente com mirmecófilos em outros ecossistemas brasileiros, a exemplo de *Camponotus crassus*, que tem sido comumente documentada interagindo com plantas com NEFs e hemípteros trofobiontes (Del-Claro e Oliveira, 1993, 2000; Moreira e Del-Claro, 2005; Fagundes *et al.*, 2012, 2013, 2016; Dáttilo *et al.*, 2014; Costa *et al.*, 2015; Camarota *et al.*, 2015; Del-Claro *et al.*, 2016; Madureira *et al.*, 2018; Passos e Leal, 2019); e já teve sua ocorrência registrada para o Ceará (Ulysséa e Brandão, 2013). Embora com menos frequência que *C. crassus*, *C. arboreus* também é documentada

visitando NEFs (Camarota, 2012; Antoniazzi *et al.*, 2019) e também é listada para o Ceará (Ulysséa e Brandão, 2013). Em relação as plantas mirmecófilas, a maioria encontrada durante o estudo é citada para o Maciço do Baturité (Lima e Mansano, 2011).

O gênero mais comum dentre as plantas encontradas, *Senna*, apresenta nectários extraflorais em muitas de suas espécies (Irwin & Barneby, 1982), dentre elas *S. georgica* e *S. obtusifolia*, abundantes nesse estudo. *S. georgica* foi encontrada apenas na parte alta do Maciço, principalmente em bordas de fragmentos e trilhas de áreas de florestas ombrófilas e campos de altitude, semelhante ao observado por Lima e Mansano (2011) na mesma região. Enquanto isso, *S. obtusifolia* é citada pelos autores principalmente em áreas de floresta estacional e foi registrada nesse estudo em apenas uma área da parte baixa do Maciço, onde ocorreu em abundância e interagiu com muitas formigas. *Senna obtusifolia* é uma espécie comum em áreas antropizadas da Caatinga. Outra planta abundante na parte baixa do Maciço, *C. hastata*, se desenvolve em grande parte do semiárido nordestino e é caracterizada por possui folhas perenes e manter sua produção biológica mesmo em períodos secos (Pupo, 1985).

Os hemípteros trofobiontes mais representativos, *A. craccivora* e *A. gossypii*, são pragas que se alimentam sugando constantemente a seiva de várias espécies vegetais (Rakhshani *et al.*, 2005) e possuem registros para o Ceará (Moraes e Bleicher, 2007; Furtado *et al.*, 2009). Na grande maioria das vezes, esses afídeos foram encontrados na parte inferior das folhas, no pecíolo ou nos brotos novos das plantas, onde recebiam atendimento pelas formigas.

Formigas e mirmecófilos no Maciço do Baturité interagiram formando uma rede de interação aninhada, que seguiu o padrão esperado para mutualismos e que tem sido amplamente citado para interações com plantas (Guimarães *et al.*, 2006; Lewinsohn *et al.*, 2006; Vásquez *et al.*, 2009; Dáttilo *et al.*, 2013; Fagundes *et al.*, 2016; Dáttilo *et al.*, 2016; Costa *et al.*, 2016) porém menos frequente com hemípteros (Staab *et al.*, 2014).

Redes de interações formiga-planta e formiga-hemíptero

Nossos resultados mostram que a estrutura das redes formiga-hemíptero e formiga-planta no Maciço são diferentes, mas essas diferenças não afetam o padrão de interação nas redes, que foi aninhado. Em relação aos mirmecófilos, essa variação foi observada principalmente na (1) quantidade: plantas com NEFs foram três vezes mais

abundantes, (2) diversidade de formigas: plantas atraíram mais espécies de formigas que agregações de hemípteros, (3) recrutamento: mais forrageiras coletaram néctar extrafloral de plantas do que exsudatos de hemípteros. A nível de comunidade, a quantidade de formigas que se alimentam de melada pode representar uma parte das espécies que consomem néctar extrafloral (Blüthgen *et al.*, 2004, 2000). Esses achados concordam com os de estudos anteriores que avaliaram simultaneamente ambos os mirmecófilos interagindo com formigas na Amazônia venezuelana (Blüthgen *et al.*, 2000) e Campos rupestres (Fagundes *et al.*, 2016), nos quais menos espécies de formigas acessaram hemípteros. Semelhante ao encontrado por Campos e Camacho (2014) na Amazônia brasileira, nossos resultados mostram que houve similaridade quanto a composição de formigas que atenderam hemípteros ou acessaram plantas. Em outras palavras, no Maciço do Baturité, as mesmas espécies de formigas que interagem com hemípteros também interagem com plantas, o que sugere a habilidade dessas formigas em explorar ambos os recursos.

O padrão aninhado da estrutura da rede entre formigas e plantas mirmecófilas do Maciço do Baturité não diferiu do observado na literatura (Guimarães *et al.*, 2006; Lewinsohn *et al.*, 2006; Vázquez *et al.*, 2009; Chamberlain *et al.*, 2010; Díaz-Castelazo *et al.*, 2010; Dáttilo *et al.*, 2013; Fagundes *et al.*, 2016; Dáttilo *et al.*, 2016; Costa *et al.*, 2016). A rede apresentou uma frequência semelhante de interações, com formigas compartilhando entre si mais plantas do que hemípteros. Uma das explicações possíveis para essa maior coexistência em plantas é o fato de que plantas com NEFs podem ter sido um recurso muito disponível e igualmente vantajoso para as formigas, reduzindo a sua monopolização (Fagundes *et al.*, 2016). Estudos sugerem que o néctar pode ser menos nutritivo e menos estável para ser monopolizado por uma colônia de formigas, haja visto que o seu teor nutricional é menor em comparação a melada, que é produzido de forma mais abundante, constante e menos sazonal (Blüthgen *et al.*, 2000, 2004a, b). Por ser mais energético e geralmente limitado, a melada pode levar a competição entre formigas que poderão monopolizar tais recursos e excluir outras espécies menos competitivas devido a sua territorialidade, abundância e agressividade (Blüthgen *et al.*, 2000; Blüthgen e Fiedler 2004; Fagundes *et al.*, 2012; Fotso *et al.*, 2015; Fagundes *et al.*, 2016).

Embora a monopolização de hemípteros seja documentada em outros ecossistemas, aqui, as formigas compartilharam metade das agregações. Dentre os fatores que podem ter conduzido a esse resultado estão os tipos de hemípteros envolvidos nas

interações e a sua frequência. Isso por que a dominância de espécies e a monopolização do recurso também pode variar de acordo com tipo de hemíptero atendido (Blüthgen *et al.*, 2000). Por exemplo, afídeos e membracídeos, os hemípteros mais abundantes e frequentes nesse estudo, muitas vezes são atendidos simultaneamente por várias espécies de formigas que podem fornecer atenção descontínua, enquanto que coccídeos, menos frequentes aqui, são comumente atendidos por uma mesma espécie que pode fornecer maior atenção (Delabie, 2000).

Diferentemente do esperado, o aninhamento também foi observado na rede entre formigas e hemípteros. Todavia, Staab *et al.*, 2014 indicam que esse padrão pode ser esperado para essas interações. Dentre os fatores que podem ter influenciado o aninhamento está a presença de duas espécies de formigas altamente interativas (núcleo generalista da rede) e de espécies com menos interações (periféricas) compartilhando mais interações com hemípteros do que monopolizando. O atendimento por formigas é de fato muito comum em populações de afídeos (Sudd, 1987; Hölldobler & Wilson, 1990; Bristow, 1991b) e essa frequência é explicada pela abundância e qualidade da melada que esses hemípteros produzem, favorecendo a interação com várias espécies de formigas (Delabie, 2000).

Os componentes do núcleo generalista da rede formiga-planta e formiga-hemíptero

Em interações formiga-planta ou formiga-hemíptero, um pequeno conjunto de espécies de formigas competitivamente superiores compõe o núcleo da rede (Dáttilo *et al.*, 2013). Nossos resultados se assemelham ao observado em outros estudos que avaliaram ambas as redes em uma mesma área (Campos e Camacho, 2014; Fagundes *et al.*, 2016; Costa *et al.*, 2016) e demonstram que as espécies que compuseram o núcleo da rede formiga-planta foram as mesmas da rede formiga-hemíptero: *C. arboreus* e *C. crassus*. Essas espécies mais conectadas possuíram alto recrutamento e interagiram com mais plantas e hemípteros com frequência maior (Dáttilo *et al.*, 2014a). Similarmente, em outros estudos *C. arboreus* aparece compondo o núcleo generalista em redes de interação com plantas (Antoniazzi *et al.*, 2019), enquanto *C. crassus* é comumente citada interagindo com ambos os mirmecófilos (Del-Claro e Oliveira, 2000; Moreira e Del-Claro, 2005; Rico-Gray e Oliveira 2007; Rosumek *et al.*, 2009; Fagundes *et al.*, 2012, 2013; Costa *et al.*, 2015; Camarota *et al.*, 2015; Leal *et al.*, 2015; Del-Claro *et al.*, 2016; Fagundes *et al.*, 2016), compondo o núcleo da rede e frequentemente monopolizando

agregações (Fagundes *et al.*, 2012, 2013, 2016; Dáttilo *et al.*, 2014; Costa *et al.*, 2016; Madureira *et al.*, 2018).

É conhecido que espécies dominantes e agressivas que monopolizam recursos podem tolerar a presença de espécies submissas (Andersen 1995; Cerdá *et al.*, 1995) e de fato, apesar de ter interagido frequentemente, *C. crassus* compartilhou muitas agregações de hemípteros e arbustos com NEFs. A alta conectividade de poucas espécies de formigas interagindo com plantas pode ser resultado de adaptações para a exploração do néctar extrafloral como recurso alimentar e da sua abundância (Dáttilo *et al.*, 2014). Aqui, quase todas as espécies de plantas com NEFs foram visitadas por *C. arboreus* e *C. crassus*. De fato, formigas mais abundantes muitas vezes podem interagir com mais espécies de plantas com NEFs, o que fortalece a ideia de que a abundância também é um fator chave na organização de redes mutualistas (Dáttilo *et al.*, 2014).

Redes mutualistas no baixo e alto-maciço

Em concordância com a nossa terceira hipótese, nossos resultados mostram claramente que o tipo de ambiente afeta a forma como formigas e mirmecófilos interagem, mas não a composição das espécies em interação. No baixo-maciço, as interações da rede formiga-plantas foram mais uniformes (com frequência semelhante) e mais abundantes, porém menos compartilhadas. Em ambientes mais áridos, como a região baixa do maciço, os nectários extraflorais são recursos mais limitados e mais valiosos devido à baixa disponibilidade de açúcar e água (Holland *et al.*, 2010), o que pode ter levado a uma maior competição e menor compartilhamento (Blüthgen e Fiedler, 2004; Fagundes *et al.*, 2012; Lange *et al.*, 2013; Fagundes *et al.*, 2016) de plantas com NEFs nessa região. Em contrapartida, interações com plantas no alto-maciço foram menos abundantes e menos uniformes, porém mais compartilhadas, com todas as espécies de formigas compartilhando arbustos. Em razão da maior disponibilidade de plantas com NEFs ao longo do ano nas florestas úmidas do alto-maciço, os NEFs foram um recurso menos disputados nesse ambiente. Desse modo, recursos vantajosos, mas pouco limitados, permitem a coexistência de muitas espécies de formigas devido a menor competição (Davidson *et al.*, 2003; Blüthgen *et al.*, 2004. Blüthgen and Fiedler, 2004; Fagundes *et al.*, 2013).

Em ambas as áreas, a rede formiga-plantas foi mais aninhada, porém menos modular e composta pelas mesmas espécies altamente interagidas, *C. arboreus* e *C.*

crassus. Hemípteros do baixo-macço foram menos abundantes que os do hemípteros do alto. Além disso, o compartilhamento de interações entre espécies de formigas foi baixo e pode ser consequência do fato de que a melada é um recurso energético ainda mais limitado que NEFs nesse ambiente. Por outro lado, interações com hemípteros no alto-macço foram mais abundantes e mais compartilhados por formigas, porém menos uniformes. O maior sombreamento das plantas hospedeiras, causado pela vegetação mais alta e mais estratificada do alto-macço, certamente contribuiu para a maior abundância de hemípteros e, conseqüentemente, maior quantidade de interações (Moya-Raygoza e Martinez, 2014).

O aninhamento foi observado para a rede com hemípteros no alto-macço, mas não no baixo. Uma explicação para o aninhamento da rede formiga-hemíptero no alto-macço é que o tipo de hemíptero mais abundante foram duas espécies de afídeos. A abundância e qualidade da melada que as populações de afídeos produzem (Hölldobler & Wilson 1990) favorecem a interação simultânea com várias espécies de formigas (Delabie, 2000).

As duas áreas foram ligadas pelas mesmas duas espécies de formigas altamente interativas: *C. arboreus* e *C. crassus*. Esse resultado concorda com estudos anteriores que demonstraram que, em um mesmo ecossistema, o núcleo de espécies de formigas generalistas pode ser estável e consistente no espaço, independente da paisagem local e dos fatores ambientais (Lange *et al.*, 2013; Dáttilo *et al.*, 2013). Nesse estudo, nós acrescentamos que dois ecossistemas com diferentes paisagens e fatores ambientais mas ligados entre si em uma mesma região geográfica podem compartilhar o mesmo núcleo de espécies generalistas. Essas duas formigas recrutaram mais forrageiras e interagiram com plantas e hemípteros mais frequentemente que todas as outras espécies. No entanto, *C. arboreus* foi mais dominante no baixo-macço enquanto *C. crassus* foi dominante no alto, o que sugere que a habilidade dessas duas espécies em competir entre si por interações pode variar de acordo com o ambiente.

Em florestas tropicais secas e no Cerrado, *C. arboreus* é abundante e em alguns casos aparece compondo o núcleo de espécies dominantes (Camarota, 2012; Antoniazzi *et al.*, 2019). Em Campos rupestres, Cerrado e Caatinga, *C. crassus* tem sido apontada como uma das espécies mais comum interagindo (Rico-Gray e Oliveira 2007; Rosumek *et al.*, 2009; Fagundes *et al.*, 2012, 2016, 2017; Dáttilo *et al.*, 2014; Costa *et al.*, 2015; Leal *et al.*, 2015; Del-Claro *et al.*, 2016; Costa *et al.*, 2016; Madureira *et al.*, 2018).

Características relacionadas a estratégias de forrageamento como o recrutamento massivo e comportamento de defesa dessas espécies podem explicar a consistência deste núcleo em diferentes tipos de recursos (Costa *et al.*, 2016) e em diferentes ecossistemas dentro de uma mesma área.

CONCLUSÃO

Esse estudo é o primeiro a investigar formigas, plantas com NEFs e hemípteros trofobiontes interagindo no Maciço do Baturité e o primeiro sobre interações mirmecófilas no Ceará, descrevendo 80 interações, todas com novo registro para o Ceará e algumas para o Nordeste. A rede total formiga-planta-hemíptero seguiu o padrão esperado para mutualismos e, quando analisada em detalhes, as redes de interações com mirmecófilos e entre os ambientes revelaram variações em termos de frequência de interações, uniformidade, compartilhamento de recursos e quantidade de plantas ou hemípteros. Nesse sentido, as variações observadas nas interações do Maciço são explicadas, sobretudo, pelo tipo de mirmecófilo e pelo ecossistema. Nós fornecemos evidências empíricas de que ecossistemas adjacentes podem conter as mesmas espécies de formigas, apesar das alterações ambientais, mas interagindo com mirmecófilos de forma diferente indicando regulação ambiental a nível de interação. É provável que as diferenças sejam ainda maiores a depender do ambiente onde elas ocorrem. Por isso, nós esperamos que novos estudos possam avaliar mais regiões dentro do Maciço, de modo a contemplar um número maior de localidades e ecossistemas. Também é importante investigar o comportamento das formigas mais interativas, *C. arboreus* e *C. crassus*, para entender quais características influenciam na variação da hierarquia de dominância entre essas duas espécies entre os mirmecófilos e entre os ecossistemas. Esse estudo contribui com a revelação das interações mirmecófilas, sua estrutura e variação espacial, de forma a aumentar o conhecimento sobre a biodiversidade do Maciço de Baturité.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida-Neto, M.; Guimarães, P.; Guimarães, P.R.; Loyola, R.D.; Ulrich, W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos** 117: 1227-1239. 2008.
- Antoniazzi, R.; Garro, R.N.S.L.; Dáttilo, W. et al. Ant species richness and interactions in canopies of two distinct successional stages in a tropical dry forest. **Sci Nat** 106: 20. 2019. <https://doi.org/10.1007/s00114-019-1614-0>
- Baccaro, F. B. et al. **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**. Manaus: Editora Inpa, 2015. 390 p.
- Bascompte, J.; Jordano, P.; Melián, C.J.; Olesen, J.M. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. **Proc Natl Acad Sci**. 2003.
- Bascompte, J.; Jordano, P. The structure of plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.** 38,567–593. 2007 (doi:10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818)
- Bersier, L.; Banasek-Richter, C.; Cattin, M. Quantitative descriptors of food-web matrices. **Ecology** 83: 2394–2407. 2002.
- Becerra, J.X; Venable, D.L (1989). Extrafloral nectaries: a defense against ant-homoptera mutualism? **Oikos** 55:276–280. doi:10.2307/ 3565432
- Blüthgen, N.; Verhaagh, M.; Goitía, W.; Jaffé, K.; Morawetz, W.; Barhlott, W. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran melada. **Oecologia** 125:229–240. 2000. doi:10.1007/ s004420000449
- Blüthgen, N.; Gottsberger, G.; Fiedler, K. Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. **Austral Ecol** 29:418–429. 2004. doi:10.1111/j. 1442-9993.2004.01380.x
- Blüthgen, N.; Fiedler, K. Competition for composition: lessons from nectar–feeding ant communities. *Ecology* 85:1479–1485. 2004. doi:10.1890/03-0430
- Blüthgen, N.; Menzel, F.; Hovestadt, T.; Fiala, B.; Blüthgen, N. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. **Curr. Biol.** 17, 341–346. 2007. (doi:10.1016/j.cub.2006.12.039)
- Borges, D.M. 1991. Herpetofauna do Maciço de Baturité, Estado do Ceará: Composição, ecologia e considerações zoogeográficas. João Pessoa, UFBB. 91 p. Dissertação de Mestrado apresentado ao Depto. de Sistemática e Ecologia. UFPB.
- Camarota, F. C. The influence of extrafloral nectaries in the structure of the cerrado arboreal ant community. 2012. 53 f. **Dissertação** (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2012.

- Camarota, F.; Powell, S.; Vasconcelos, H.L.; Priest, G.; Marquis, R.J. Extrafloral nectaries have a limited effect on the structure of arboreal ant communities in a Neotropical savanna. **Ecology** 96:231–240. 2015. <https://doi.org/10.1890/14-0264.1>
- Campos, R.I and Camacho, G.P. Ant–plant interactions: the importance of extrafloral nectaries versus hemipteran melada on plant defense against herbivores. **Arthropod-Plant Int** 8:507–512. 2014. doi:10.1007/s11829-014-9338-8
- CEARÁ. Mapeamento da cobertura vegetal e do uso/ocupação do solo da APA da serra de Baturité – Ceará. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME). **FUNCEME**. Fortaleza, 2007.
- Chamberlain, S.A.; Kilpatrick, J.R.; Holland, J.N. Do extrafloral nectar resources, species abundances, and body sizes contribute to the structure of ant–plant mutualistic networks? **Oecologia** 164:741–750. 2010.
- Costa, F.V; Mello, R.; Lana, T.C; Neves, F.S. Ant fauna in megadiverse mountains: a checklist for the rocky grasslands. **Sociobiology** 62:228–245. 2015. doi:10.1146/annurev.es.04.110173.001311
- Costa, F.V.; Mello, M.A.R.; Bronstein, J.L.; Guerra, T.J.; Muylaert, R.L.; Leite, A.C.; et al. Few Ant Species Play a Central Role Linking Different Plant Resources in a Network in Rupestrian Grasslands. **PLoS ONE** 11(12): e0167161. 2016. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167161>
- Cushman, J.H.; Addicott, J.F. Intra and interspecific competition for mutualists: ants as a limited and limiting resource for aphids. **Oecologia** 79:315–321. 1989. doi:10.1007/BF00384310
- Dáttilo, W.; Guimarães, P.R, Izzo, T.J. Spatial structure of ant–plant mutualistic networks. **Oikos** 122:1643–1648. 2013. doi:10.1111/j1600-0706.2013.00562.x
- Dáttilo, W.; Díaz-Castelazo, C.; Rico-Gray, V. Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant–plant networks. **Biol J Linn Soc** 113:405–414. 2014a. doi:10.1111/bij.12350
- Dáttilo, W.; Marquitti, F.M.D.; Guimarães, P.R.; Izzo, T.J. The structure of ant–plant ecological networks: is abundance enough? **Ecology** 95:475–485. 2014c. doi:10.1890/12-1647.1.
- Davidson, D.W; Cook, S.C; Snelling, R.R; Chua, T.H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science** 300:969–972. 2003. doi:10.1126/science.1082074
- Del-Claro, K. and Oliveira, P.S. Ant-Homoptera Interaction: Do Alternative Sugar Sources Distract Tending Ants?. **Oikos**, [s.l.], v. 68, n. 2, p. 202-206, nov. 1993.
- Del-Claro, K. and Oliveira, P.S. Honeydew flicking by treehoppers provides cues to potential tending ants. **Anim Behav** 51:1071–1075. 1996. doi:10.1006/anbe.1996.0108

- Del-Claro, K. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. **Neotrop Entomol** 33:665–672. 2004. doi:10.1590/S1519566X2004000600002
- Del-Claro, K.; Rico-Gray, V.; Torezan-Silingardi, H.M.; Alves-Silva, E.; Fagundes, R.; Lange, D.; Dattilo, W.; Villela, A.A.; Aguirre, A.; Morales, D. Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats and lies. **Insectes Soc.** 2016. doi:10.1007/s00040-016-0466-2
- Delabie, J.H.C. Trophobioses between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. **Neotrop Entomol** 30:501–516. 2001. doi:10.1590/S1519-566X2001000400001
- Fagundes, R.; Del-Claro, K.; Ribeiro, S.P. Effects of the trophobiont herbivore *Calloconophora pugionata* (Hemiptera) on ant fauna associated with *Myrcia obovata* (Myrtaceae) in a montane tropical forest. **Psyche** 2012:1–8. 2012. doi:10.1155/2012/783945
- Fagundes, R.; Ribeiro, S.P.; Del-Claro, K. Tending-ants increase survivorship and reproductive success of *Calloconophora pugionata* Drietch (Hemiptera, Membracidae), a trophobiont herbivore of *Myrcia obovata* O. Berg (Myrtales, Myrtaceae). **Sociobiology** 60:11–19. 2013. doi:10.13102/sociobiology.v60i1.11-19
- Fagundes, R.; Dáttilo, W.; Ribeiro, S.P.; Rico-Gray, V.; Del-Claro, K. Food source availability and interspecific dominance as structural mechanisms of ant–plant–hemipteran multitrophic networks. **Arthropod Plant Interact** 10:207–220. 2016. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9428-x>
- Figueiredo, M.A., Lima-Verde, L.W., Paula, L. 1995. A Mata Atlântica no Ceará. In: **Anais 6º Congresso Nordestino de Ecologia**. 20-25.
- Freitas Filho, M. R. Dinâmica espaço-temporal da paisagem de um enclave úmido no semiárido cearense como subsídio ao zoneamento ambiental: as marcas do passado na APA da Serra de Baturité-CE - **Tese de Doutorado**, UFSC, Florianópolis, SC. 2011.
- Fotso, AK et al. How plants and honeydew-producing hemipterans affect ant species richness and structure in a tropical forest zone. **Insectes Sociaux** 62: 443-453. 2015.
- Furtado, R.F.; Silva, F.P. da; Lavôr, M.T.F. de C.; Bleicher, E. Susceptibilidade de cultivares de *Gossypium hirsutum* L. r. *latifolium* Hutch a *Aphis gossypii* Glover. **Revista Ciência Agronômica**, v.40, p.461-464, 2009.
- Guimarães Jr, P.R; Rico-Gray, V.; Furtado-dos-Reis, R.; Thompson, L.N. Asymmetries in specialization in ant–plant mutualistic networks. **Proc R Soc Lond B Biol Sci** 273:2041–2047. 2006. doi:10.1098/rspb.2006.3548
- Guimarães Jr, P.R; Guimarães, P.R. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environ Modell Softw** 21:1512–1513. 2006. doi:10.1016/j.envsoft.2006.04.002.

- Guimarães Jr, P.R.; Jordano, P.; Thompson, J.N. Evolution and coevolution in mutualistic networks. **Ecol. Lett.** 14, 877–885. 2011. (doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01649.x).
- Guimarães, PR Jr.; Machado, G.; de Aguiar, M.A.; Jordano, P.; Bascompte, J.; Pinheiro, A.; dos-Reis, S.F. Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. **J Theor Biol** 249:181–189. 2007. doi:10.1016/j.jtbi.2007.08.004
- Heil, M.; Fiala, B.; Baumann, B.; Linsenmair, K.E. Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. **Funct Ecol** 14:749–757. 2000. doi:10.1046/j.1365-2435.2000.00480.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. The ants. Harvard University Press, Cambridge. 1990.
- Irwin, H. S.; Barneby, R. C. The Americam Cassinae: a synoptical revision of the leguminosae tribe Cassiaea subtribe Cassiinae in the New World. **Memoirs of The New York Botanical Garden**, New York, v. 35, n. 2, p. 637-895, 1982.
- Jordano, P. Coevolution in multiespecific interactions among free-living species. **Evolution: Education and Outreach** 3: 40-46. 2010.
- Kersch, M. F. and Fonseca, C. R. Abiotic factors and the conditional outcome of an ant–plant mutualism. – **Ecology**, 86, 2117-2126. 2005.
- Koptur S. Floral and extrafloral nectars of neotropical *Inga* trees: a comparison of their constituents and composition. **Biotropica** 1994. 26:276–284. doi:10.2307/2388848
- Krol, M.S.; A. Jaegar, A.; Bronstert & J. Krywkow. The semiarid integrated model (SDIM), a regional integrated model assessing water availability, vulnerability of ecosystems and society in NE-Brazil. **Physics and Chemistry of the Earth (B)** 26: 529-533. 2001.
- Lawton, J. H. Plant Architecture and the diversity of phytophagous insects. **Annual Reviews Entomology**, England, p.23-39, 1983.
- Lange, D.; Dáttilo, W.; Del-Claro, K. Influence of extrafloral nectary phenology on ant–plant mutualistic networks in a neotropical savanna. **Ecol Entomol** 38:463–469. 2013. doi:10.1111/een.12036
- Lima, J. R. e Mansano, V. F. A família Leguminosae na Serra de Baturité, Ceará, uma área de Floresta Atlântica no semiárido brasileiro. **Rodriguésia**, vol.62, n.3, pp.563-613. ISSN 0370-6583. 2011. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201162309>.
- Leal, I.R.; Tabarelli, M; Silva, J.M.C. Ecologia e conservação da Caatinga. **Editora Universitária**, Recife. 2003.
- Leal, I.R.; Silva, J.M.C.; Tabarelli M; Lacher, T.L. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Conserv Biology** 19:701–706. 2005.
- Lewinsohn, T.M.; Prado, P.I.; Jordano, P.; Bascompte, J.; Olesen, 866 J.M. Structure in plant–animal interaction assemblages. **Oikos** 113: 174-867 184. 2006.
- Madureira, M.S.; Guerra Sobrinho, T.; Schoereder, J. H. The Influence of Extrafloral Nectaries on Arboreal Ant Species Richness in Tree Communities. **Sociobiology**,

- [s.l.], v. 65, n. 2, p.162-169. Universidade Estadual de Feira de Santana. 2018. <http://dx.doi.org/10.13102/sociobiology.v65i2.1939>.
- Marquitti F.M.D; Guimaraes PR, Pires MM, Bittencourt LF. MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. **Ecography** 37:221–224. 2014. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00506.x
- Moraes, J.G.L. e Bleicher, E. Preferência do pulgão-preto, *Aphis craccivora* Koch, a diferentes genótipos de feijão-de-corda, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. **Ciência Rural**, v.37, p.1554-1557, 2007.
- Moreira, V.S.S and Del-Claro, K. The outcomes of an ant–treehopper association on *Solanum lycocarpum* St. Hill: increased membracid fecundity and reduced damage by chewing herbivores. **Neotrop Entomol** 34:881–887. 2005. doi:10.1590/S1519-566X20050 00600002.
- Moya-Raygoza, G. and Martinez, A. V. Ants (Hymenoptera: Formicidae) and Trophobiont Leafhopper Nymphs (Hemiptera: Cicadellidae) Become more Abundant in Shaded Conditions: Implications for Mutualism. 2014. doi:10.1653/024.097.0412.
- Olesen, J.M.; Jordano, P. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. **Ecology** 83: 2416-2424. 2002.
- Oliveira, S. O. de; Araújo, F. S. de. Diversidade e conservação da biota na Serra de Baturité, Ceará. Fortaleza: Ed. **UFC**. 2007.
- Passos, F.C.S and Leal, L.C. Protein matters: ants remove herbivores more frequently from extrafloral nectary-bearing plants when habitats are protein poor. **Biological Journal of the Linnean Society**. v. 127, p. 407–416. 2019. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz033>
- Pereira, R. C. M.; Vicente da Silva, E., Rabelo. F. D. B. Aspectos pedológicos e suas relações com processos morfodinâmicos na serra de Baturité. In: BASTOS, F. H. (org) Serra de Baturité: uma visão integrada das questões ambientais. **Expressão gráfica e editora**. Fortaleza, 2011.
- Prado, D.E. 2003. As Caatingas da América do Sul, p. 3–73. In: Leal, I.R., Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife, Editora UFPE, 804 p. Quesada, M. & Stoner, K.E. 2004.
- Pupo, N.I.P. Manual de Pastagens e Forrageiras: formação, conservação, utilização. **Campinas: Instituto Campineiro de Ensino Agrícola**, 344 p. 1985.
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foudation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rakhshani, E.; Talebi, A.A.; Kavallieratos, N.G.; Rezwani, A.; Manzari, S.; Tomanović, Ž. Parasitoid complex (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) of *Aphis craccivora* Koch (Hemiptera: Aphidoidea) in Iran. **Journal of Pest Science**, v.78, p.193-198, 2005.

- Raven, P. H., Evert, R. F., Eichhorn, S. E. *Biologia vegetal*. Rio de Janeiro: **Guanabara Koogan**. 830 p. 2007.
- Rico-Gray, V. and Oliveira, P.S. *The ecology and evolution of ant– plant interactions*. **The University of Chicago Press**, Chicago. 2007.
- Rico-Gray V, Díaz-Castelazo C, Ramírez-Hernandez A, Guimarães PR Jr, Holland JN. Abiotic factors shape temporal variation in the structure of an ant–plant network. **Arthropod Plant Int** 6:289–295. 2012. doi:10.1007/s11829-011-9170-3
- Rosumek, F. B.; Silveira, F. A. O.; Neves, F. S.; Barbosa, N. P. U.; Diniz, L.; Oki, Y.; Pezzini, F.; Fernandes, G. W. and Cornelissen, T. Ants on plants: A meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. **Oecologia** 160 : 537 – 549. 2009.
- Santos, G.M.; Dáttilo, W.; Presley, S.J. The seasonal dynamic of ant–flower networks in a semi-arid tropical environment. **Ecological Entomol** 39:674–683. 2014. doi:10.1111/een.12138
- Silva, J.M.C.; Tabarelli, M.; Fonseca MT.; Lins, L. Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. **Ministério do Meio Ambiente**, Brasília. 2004.
- Silva, J.M.C.; Leal, I.R.; Tabarelli, M. Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America. **Springer**, Berlin. 2018.
- Staab, M.; Blüthgen, N.; Klein, A. Tree diversity alters the structure of a tri-trophic network in a biodiversity experiment. **Oikos** 2014:1–8. 2014. doi:10.1111/oik.01723
- Stadler, B.; Dixon, A.F.G. Ecology and evolution of aphid–ant interactions. **Annu Rev Ecol Evol Syst** 36:345–372. 2005. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531
- Ulysséa MA, Brandão CRF. Ant species (Hymenoptera, Formicidae) from the seasonally dry tropical forest of northeastern Brazil: a compilation from field surveys in Bahia and literature records. **Revista Brasileira de Entomologia** 57:217–224. 2013.
- Vázquez, D.P.; Blüthgen, N.; Cagnolo, L.; Chacoff, N.P. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. **Ann Bot Lond** 103:1445–1457. 2009. doi:10.1093/aob/mcp057.