



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS  
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

Clípeo é um bom preditor para eficiência de ingestão, mas não para quantidade de líquido ingerido por formigas (Hymenoptera: Formicidae)

Leonardo Paz Borges

Manaus, Amazonas

Maio de 2019



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS  
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

Clípeo é um bom preditor para eficiência de ingestão, mas não para quantidade de líquido ingerido por formigas (Hymenoptera: Formicidae)

Aluno: Leonardo Paz Borges

Orientador: Dr. Fabricio Beggiato Baccaro

Coorientador: Dr. Rogério Rosa da Silva

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, da Universidade Federal do Amazonas/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Manaus, Amazonas

Maio de 2019

## Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Borges, Leonardo Paz

B732c Clípeo é um bom preditor para eficiência de ingestão, mas não para quantidade de líquido ingerido por formigas (Hymenoptera: Formicidae) / Leonardo Paz Borges. 2019  
45 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: Fabricio Beggiato Baccaro  
Coorientador: Rogério Rosa da Silva  
Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Federal do Amazonas.

1. interação inseto-planta. 2. ecologia funcional. 3. traços funcionais. 4. formigas. I. Baccaro, Fabricio Beggiato II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

## **Agradecimentos**

Agradeço à minha família e à minha noiva pelo apoio desde o momento da matrícula no curso até o final do trabalho.

Aos meus orientadores pela confiança em apoiar e orientar o trabalho.

Aos meus amigos de infância que sempre deram força, embora não entendam porque alguém que trabalhar com insetos.

Aos amigos e colegas de curso que compartilham da vontade de estudar e contribuir para a ciência.

A todos do Laboratório de Biologia Animal / Laboratório de Ecologia de Comunidades pelo companheirismo no dia a dia de trabalho.

Ao Centro de Apoio Multidisciplinar (CAM) e ao Laboratório de Tecnologia de DNA pela permissão do uso da balança analítica, e ao Paulo e ao Julio pelo auxílio no uso deste equipamento.

Ao Dr. Rodrigo Feitosa pelo auxílio na identificação das espécies coletadas.

À banca examinadora pela atenção e contribuição.

## Resumo

Traços funcionais são características intrínsecas e mensuráveis nos indivíduos, os quais afetam seu crescimento, reprodução e sobrevivência. Em formigas diversos traços são relacionados à suas dietas, mas poucos estudos testaram a aptidão destes traços. Neste trabalho investigamos a associação entre a altura do clipeo e a altura da cabeça com a quantidade e eficiência na ingestão de líquido por formigas. Oferecemos solução açucarada e medimos a quantidade e o tempo de ingestão para 49 espécies de formigas. Também tomamos as medidas morfométricas da altura do clipeo, da altura da cabeça e do tamanho do corpo das formigas. Usamos modelos lineares generalizados mistos para investigar as relações entre as medidas morfológicas puras e relativizadas pelo tamanho da formiga com as medidas de ingestão de líquido e uma análise de seleção de modelos para selecionar o melhor preditor. A quantidade de líquido ingerido apresentou relação com o tamanho do clipeo, cabeça, corpo, e cabeça proporcional, e o melhor preditor selecionado foi o tamanho do corpo. Já a eficiência na ingestão tem relação com os tamanhos da cabeça, do corpo e do clipeo proporcional ao tamanho da cabeça, sendo este último o melhor preditor selecionado. O tamanho da formiga é um melhor preditor para a quantidade de líquido ingerido, mas o clipeo proporcional à cabeça prediz melhor a eficiência da ingestão do líquido. Nosso trabalho reforça a importância de testar a aptidão dos traços antes de defini-los, para uma maior confiabilidade em suas respostas.

Palavras-chave: interação inseto-planta; ecologia funcional; traços funcionais; formigas

## **Abstract**

Traits are intrinsic and measurable variables in individuals that affect their growth, reproduction and survival. In ants, several traits are related to their diets, but few studies tested the role or function of such traits. In this work, we investigated the association between clypeus and head length with the quantity and efficiency of liquid ingestion by ants. We offered sugary solution, and measured the amount and time of ingestion of 49 ant species. We also measured clypeus length, head length, and body length of each species. Mixed generalized linear models were used to relate the raw and relative to size morphological measurements against the liquid ingestion variables. We also used a model selection approach to select the “best” (more strong association) predictor for each variable. The amount of sugary liquid ingested was related with size of the clypeous, head, body and relative head length, and the best predictor selected was body size. Ingestion efficiency was related to head length, body and relative clypeous length, the latter is the best predictor selected. Ant size is a better predictor of the amount of liquid ingested, but the proportional clypeous better predicts the efficiency of liquid intake. Our work reinforces the importance of testing the ability of traits before define them, for a greater reliability in their answers.

Keywords: insect-plant interations; functional ecology; traits; ants

## Sumário

<b>1. Resumo</b>	<b><u>V</u></b>
<b>2. Abstract</b>	<b><u>VI</u></b>
<b>3. Introdução</b>	<b><u>1</u></b>
<b>4. Material e Métodos</b>	<b><u>4</u></b>
<b>5. Resultados</b>	<b><u>9</u></b>
<b>8. Discussão</b>	<b><u>18</u></b>
<b>9. Conclusão</b>	<b><u>20</u></b>
<b>10. Referências bibliográficas</b>	<b><u>21</u></b>
<b>11. Material suplementar</b>	<b><u>31</u></b>
<b>12. Referências bibliográficas do material suplementar</b>	<b><u>34</u></b>

## **Introdução**

Traços funcionais são características intrínsecas e mensuráveis nos indivíduos, os quais afetam, direta ou indiretamente, seu crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle *et al.*, 2007). Esses traços podem ser morfológicos, fisiológicos, comportamentais, ecológicos, ou relacionados à história de vida (McGill, Enquist, Weiher, & Westoby, 2006; Silva & Brandão, 2014; Parr *et al.*, 2017). Conhecer as funções ecológicas desempenhadas pelos traços torna possível prever a resiliência das espécies frente às mudanças ambientais e entender o funcionamento e os serviços ecossistêmicos desempenhados pelas espécies (McGill, Enquist, Weiher, & Westoby, 2006; Cianciaruso, Silva, & Batalha, 2009; de Paula, 2013; Kruk *et al.*, 2010; Vogt, Peres-Neto, & Beisner, 2013). No entanto, para muitos *taxa* o papel dos traços funcionais na aptidão dos indivíduos e espécies ou no funcionamento dos ecossistemas, permanece desconhecido (de Paula, 2013; Fountain-Jones, Baker, & Jordan, 2015), e generalizações baseadas em informações indiretas são comuns.

O papel dos traços funcionais na aptidão de plantas é mais estudado, mas nos últimos anos houve grande aumento no número de estudos do papel de traços funcionais em animais (Westoby & Wright, 2006; Fountain-Jones, Baker, & Jordan, 2015; Parr *et al.*, 2017). No entanto, os principais traços funcionais estudados em animais são os morfológicos, devido à dificuldade de mensuração de traços fisiológicos e comportamentais (Silva & Brandão, 2010; Brandl, Robbins, & Bellwood, 2015; Parr *et al.*, 2017). Uma das principais formas de extrapolação de respostas funcionais é através da associação de características morfológicas dos animais com suas respectivas dietas (Wainwright & Reilly, 1994; Brandl, Robbins, & Bellwood, 2015). Alguns estudos, por exemplo, relacionaram o tamanho e/ou formato do corpo com a dieta de peixes (e.g.



Huckins, 1997), répteis (e.g. Henderson, Pauers, & Colston, 2013), e formigas (e.g. Davidson, Cook, & Snelling, 2004).

Formigas (Hymenoptera: Formicidae) são animais dominantes nos ecossistemas terrestres e interagem com uma ampla gama de organismos (Hölldobler & Wilson, 1990). A capacidade de aquisição de recurso alimentar por formigas já foi relacionada com diversas características morfológicas. Formigas predadoras apresentam corpos (Chew & Vita, 1980; Kaspari, 1996; Weiser & Kaspari, 2006), olhos (Weiser & Kaspari, 2006) e mandíbulas (Larabee, Smith, & Suarez, 2018) maiores. Enquanto formigas que ingerem mais líquidos em sua dieta são maiores (Davidson, Cook, & Snelling, 2004), com maior capacidade de dilatação do estômago social (*crop*) e proventrículo mais desenvolvido (Eisner, 1957), com primeiros segmentos do gáster não fusionados (Gotwald Jr, 1969; Taylor, 1978), e com clipeos maiores (Silva & Brandão, 2010; Parr *et al.* 2017). O *crop* tem a função principal de armazenar o líquido ingerido, e o proventrículo controla a passagem deste líquido para o intestino médio (Eisner, 1957). Já o clipeo é um esclerito anterior localizado entre a fronte e as mandíbulas na cabeça dos insetos (Figura 1-A, B e C) que abriga internamente músculos do cibário responsáveis pela abertura bucal e pela capacidade de ingestão (Snodgrass, 1935). Apesar da alimentação por líquidos estar associada a essas características morfológicas, poucos destes estudos realmente testaram a aptidão desses traços (e.g. Davidson, Cook, & Snelling, 2004). O papel dos traços funcionais precisa ser entendido para sua aplicação (Nock, Vogt, & Beisner, 2016). Por exemplo, entender as relações entre traços funcionais e o uso de líquidos na dieta de formigas pode fornecer informações ecológicas relevantes em relação às interações formiga-planta.

As primeiras formigas, possivelmente, eram predadoras e não utilizavam líquidos em sua dieta (Hölldobler & Wilson, 1990, Davidson, Cook, & Snelling, 2004). Processos de coevolução levaram à incorporação de alimentos líquidos produzidos pelas plantas, e muitas espécies se especializaram neste tipo de recurso (Lucky, Trautwein, Guenard, Weiser, & Dunn, 2013; Chomicki, & Renner, 2015). As formigas são atraídas e recebem nutrientes de nectários florais e extraflorais das plantas ou de homópteros (Hemiptera) que liberam o excesso da seiva ingerida (*honeydew*) e, em muitos casos, protegem tanto as plantas como homópteros de possíveis predadores (Rico-Gray & Oliveira, 2007; Chomicki, & Renner, 2015; Pyke, 2016; Staab, Fornoff, Klein, & Blüthgen, 2017; Nelsen, Ree, & Moreau. 2018). O néctar fornece açúcares, lipídios, aminoácidos e outros nutrientes (Pacini, Nepi, & Vesprini, 2003; Pyke, 2016), já o *honeydew* fornece açúcares retirados da seiva e não metabolizados com adição de alguns nutrientes (Beattie, 1985; Bronstein, 2012), e ambos são recursos líquidos para as formigas (Beattie, 1985; Rico-Gray & Oliveira, 2007). As formigas que visitam nectários extraflorais e/ou homópteros recolhem o líquido com o auxílio de suas mandíbulas ou sugando-o e o armazenando no *crop* para posterior regurgitação e alimentação de operárias no ninho (Eisner, 1957; Hölldobler & Wilson, 1990, Davidson, Cook, & Snelling, 2004). Notavelmente, muitas espécies de formigas arborícolas, ou que forrageiam na vegetação, dependem de substâncias açucaradas produzidas pelas plantas para manter as atividades das colônias (Davidson, 1997; Nelsen, Ree, & Moreau. 2018).

Formigas com clipeos maiores e com cabeças maiores podem ter maior quantidade de músculos no cibário e por isso devem ser mais especializadas em ingerir maiores quantidades de líquido. Apesar das evidências da associação entre o clipeo com o uso de líquido na dieta, não conhecemos estudos que tenham testado estas relações.

Também desconhecemos estudos que tenham proposto a altura da cabeça como um preditor para a ingestão de líquido por formigas. A altura da cabeça pode estar relacionada à ingestão de líquido por ser um bom preditor do tamanho do corpo (Kaspari & Weiser, 1999), e por isso formigas com cabeças maiores podem ingerir mais líquidos. Neste trabalho, partindo das hipóteses de que formigas com clípeos e cabeças maiores são mais eficientes na ingestão e ingerem maiores quantidades de líquidos, investigamos a associação entre a altura do clípeo (uma medida simples do tamanho do clípeo) e a altura da cabeça (uma medida simples de tamanho da cabeça) com a quantidade e com a eficiência na ingestão de líquidos por formigas. Como naturalmente formigas maiores, em média, ingerem mais líquido (Davidson, Cook, & Snelling, 2004), incluímos medidas de tamanho do corpo para relativizar a contribuição do clípeo na quantidade e eficiência na ingestão de líquidos por formigas.

## **Material e métodos**

### **1. Área de estudo**

As amostragens foram realizadas no campus da Universidade Federal do Amazonas (UFAM) (03° 04' 34" S / 59° 57' 30" W), Manaus, Amazonas, Brasil. O campus está dentro de um fragmento florestal de aproximadamente 636 hectares, e é considerado um dos maiores fragmentos em área urbana do Brasil (Marcon, Cruz, Menin, Carolino, & Gordo; 2012). O clima na região é tropical, com temperatura anual média de 26 °C, umidade anual média de 82%, e precipitação anual média de 2100 mm (Silva-Forsberg, 1999; Peel, Finlayson, & McMahon, 2007). O terreno é formado por platôs, vertentes e baixios sendo coberto por floresta tropical de terra-firme, florestas de

crescimento secundário, campinaranas e áreas desmatadas (Silva-Forsberg, 1999; Borges & Guilherme, 2000; Rocha, Lorosa, & Franco, 2004).

## 2. Coleta de dados

As coletas foram realizadas entre março e agosto de 2018, totalizando 54 dias de amostragem. Dezoito trilhas foram selecionadas e percorridas em todos os turnos do dia (manhã, tarde e noite) para maximizar o encontro de espécies forrageando.

A capacidade e velocidade de ingestão de líquidos foram mensuradas por experimentos de campo. Para isso, “kits” com uma ponteira com solução de água contendo 13% de sacarose foram previamente preparados em laboratório. Um volume de 10 µl desta solução foi recolhido usando micropipetas (Kasvi Basic, 0-10 µl) e ponteiras. Em seguida, a ponteira contendo os 10 µl de solução foi transferida para microtubos estéreis de 2,5 ml. Devido à pequena quantidade, a tensão superficial manteve o líquido dentro da ponteira. Cada microtubo contendo a solução dentro da ponteira foi pesado em uma balança analítica (Shimadzu Aw220 – 0,0001g) e essa medida foi considerada como Volume Total (Vt).

O estudo em campo consistiu na localização de quaisquer espécies de formigas forrageando sobre as folhas. Quando uma operária foi encontrada, sem a presença de outras operárias, a solução de 10 µl foi oferecida à formiga sobre a face adaxial da mesma folha. A formiga ingeriu a solução sem interferência do coletor ou de outras formigas e depois de deixar a solução, o líquido que ficou na folha foi recolhido com a mesma ponteira e recolocado no mesmo microtubo. A formiga foi recolhida com o auxílio de uma pinça entomológica e transferida para um microtubo com álcool 70%

devidamente identificado. O tempo de ingestão da solução também foi tomado (em segundos) usando um cronômetro (Kadio KD1069). Formigas que não ingeriram a solução também foram coletadas com o mesmo procedimento.

A solução foi oferecida sobre uma folha e por isso estava exposta a evaporação e retenção do líquido (tensão superficial) na folha no momento da coleta. Para quantificar essa perda, 10 µl de solução foram postos na mesma folha e deixados pelo mesmo tempo que durou o contato da formiga com a solução durante a coleta, mas desta vez sem interferência de formigas. Após o tempo de exposição, a solução foi recolhida e devolvida ao mesmo microtubo, para quantificação da solução perdida para o ambiente (isso é, sem interferência da formiga). Este procedimento foi repetido cinco vezes para cada folha onde houve coleta de formigas.

Em laboratório os microtubos foram novamente pesados. Os valores medidos foram utilizados para o cálculo do Volume Ingerido ( $V_i$ ) pela formiga segundo a fórmula:

$$V_i = V_t - V_r - V_p$$

Onde  $V_t$  (Volume total) representa o volume total oferecido,  $V_r$  (Volume Residual) o líquido recolhido sobre a folha após a ingestão pela formiga, e  $V_p$  (Volume Perdido) representa o volume recolhido sem interferência da formiga.

O Volume Ingerido ( $V_i$ ) e o Tempo de Ingestão ( $T_i$ ) foram utilizados para calcular a Eficiência de Ingestão ( $E_f$ ), segundo a fórmula:

$$E_f = \frac{V_i}{T_i}$$

O volume ingerido e a eficiência da ingestão foram estimados para cada espécie estudada a partir das médias dos valores calculados para os indivíduos.

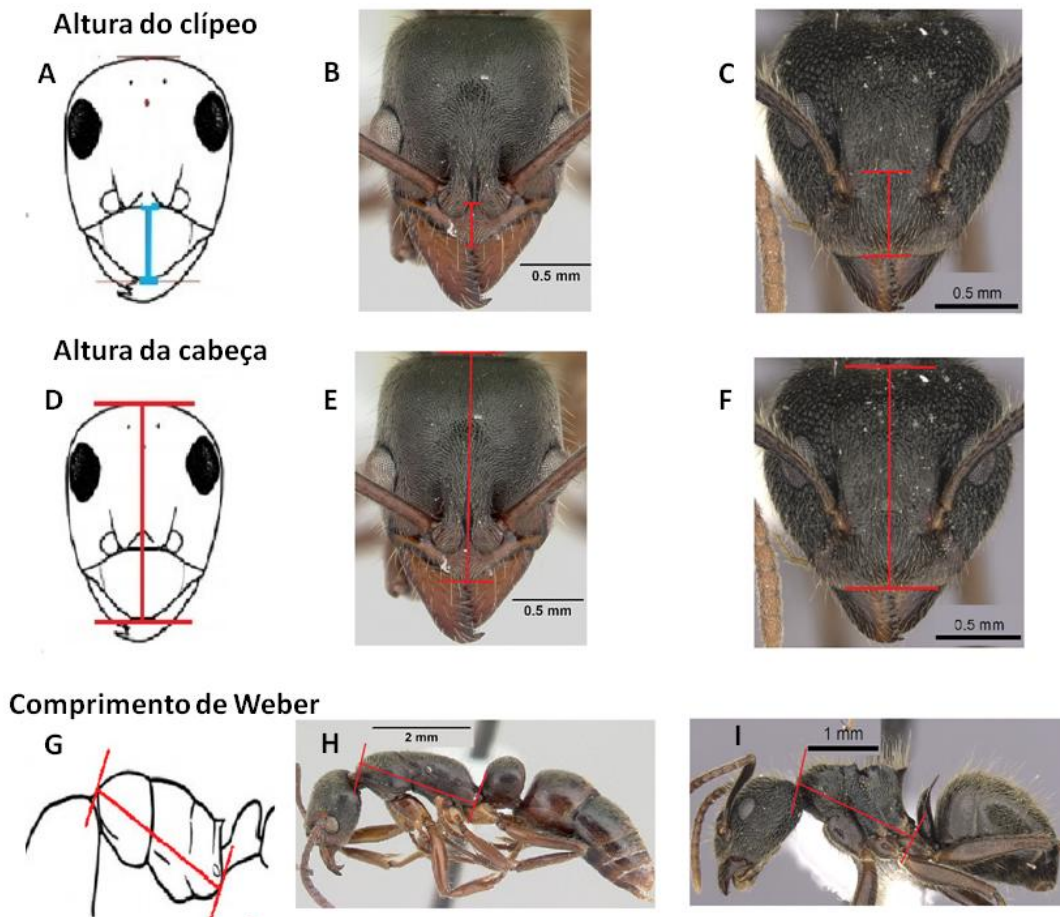
### 3. Identificação e Morfometria

As formigas coletadas foram primeiramente separadas em morfoespécies e seis indivíduos (quando possível) foram montados. Os espécimes montados foram identificados até a melhor resolução taxonômica possível com o uso de guias (Baccaro *et al.*, 2015), chaves de identificação (i.e. Longino, 2003) e consulta ao especialista Dr. Rodrigo Feitosa.

Foram selecionadas três medidas morfométricas: a altura do clípeo, a altura da cabeça, e o comprimento de Weber (uma medida do tamanho do mesossoma). A altura do clípeo (ver Figura 1 A-C) é a medida associada ao hábito de ingestão de líquidos (Silva & Brandão, 2010; Parr *et al.*, 2017). A altura da cabeça, comprimento da parte superior da cabeça (vértice) até a parte basal do clípeo (ver Figura 1 D-F), é uma medida utilizada como um preditor do tamanho do corpo e que influencia no tamanho do clípeo (Kaspari & Weiser, 1999). O Comprimento de Weber (ver Figura 1 G-I) é um preditor frequentemente usado para estimar o tamanho da formiga e que influencia no tamanho da cabeça (Weiser & Kaspari, 1996). Também foram tomadas medidas proporcionais da cabeça (cabeça proporcional ao comprimento de Weber) e do clípeo (clípeo proporcional ao tamanho da cabeça).

As medidas foram utilizadas em seus valores absolutos e proporcionais, e seguiram as recomendações do The Global Ants Database (GLAD) (Gibb *et al.*, 2015; Parr *et al.*, 2017), ilustradas na Figura 1A, D, e G, e foram tomadas com o uso de um

microscópio estereoscópico (Wild M3C) com um retículo micrométrico acoplado a uma ocular com aumentos que variaram de acordo com o tamanho da formiga categorizadas em pequena (Comprimento de Weber  $< 1\text{mm}$ ), média ( $1\text{mm} < \text{Comprimento de Weber} < 3\text{mm}$ ), e grande ( $\text{Comprimento de Weber} > 3\text{mm}$ ). (Ver Material Suplementar para aumentos utilizados). Todas as medidas foram convertidas para milímetros com o uso de um paquímetro.



**Figura 1:** Painel com indicativos de medições da Altura do Clipeo (A), Altura da cabeça (D), e do Comprimento de Weber (G) segundo recomendação do The Global Ants Database (disponível em [www.globalants.org](http://www.globalants.org), acessado em Fevereiro de 2019); e de variações de formatos destas medidas exemplificadas pelas espécies *Neoponera crenata* (Fotos de April

Nobile) (B, E, e H) e *Dolichoderus bispinosus* (Fotos de Will Ericson) (C, F, e I) (disponível em [www.antweb.org](http://www.antweb.org), acessado em Maio de 2019).

#### 4. Análise de dados

O volume ingerido e a eficiência da ingestão foram nossas variáveis dependentes e as medidas morfométricas absolutas e proporcionais (altura do clipeo, altura da cabeça, comprimento de Weber, altura do clipeo em relação à altura da cabeça, e tamanho da cabeça em relação ao tamanho do corpo) foram nossas variáveis preditoras. As medidas foram padronizadas para média zero e desvio padrão um para facilitar a convergência dos modelos (Kuznetsova, Brockhoff, & Christensen, 2017). Para cada variável dependente um modelo linear generalizado misto (GLMM) foi construído. Usamos distribuição gaussiana dos resíduos e a subfamília foi utilizada como variável randômica. Calculamos o  $R^2$  marginal e o  $R^2$  condicional para cada GLMM como forma de medir a importância da variável aleatória (subfamília) em nossos resultados. O  $R^2$  Marginal fornece a variação explicada apenas pelos efeitos fixos, enquanto o  $R^2$  condicional dá a variação explicada pelos efeitos fixos e aleatórios no modelo (Nakagawa & Schielzeth, 2013). Também fizemos uma seleção de modelos (*stepwise*), que é um procedimento para seleção de variáveis de um modelo que seleciona a melhor variável, após checar as importâncias relativas das variáveis. Todas as análises e gráficos foram realizados usando o software R (versão 3.5), com os pacotes *languageR* (Baayen 2013), *lmerTest* (Kuznetsova, Brockhoff, & Christensen, 2017), e *ggplot2* (Wickham, 2016).

## Resultados



O volume e a eficiência de ingestão foram medidos em 658 indivíduos pertencentes a 49 espécies, 18 gêneros e seis subfamílias (Tabela 1). Myrmicinae, Dolichoderinae e Formicinae foram as subfamílias com maior número de espécies e de indivíduos coletados. Todos os gêneros encontrados já foram registrados associados a plantas ou homópteros (Ver Material Suplementar para breve revisão). Apenas três espécies não ingeriram o líquido (*Azteca* sp1; *Camponotus novograndensis* e *Anochetus emarginatus*). Como coletamos apenas uma espécie de Ectatomminae e Pseudomyrmicinae, estas não foram consideradas nas análises.

**Tabela 1:** Número de indivíduos amostrados e tamanho de cada espécie. N Obs = número de indivíduos observados em contato com a solução líquida oferecida na vegetação (10 microlitros), sobre as folhas. Em Tamanho da formiga: P= Pequena (Comprimento de Weber < 1mm), M= Média (1mm < Comprimento de Weber < 3mm), e G= Grande (Comprimento de Weber > 3mm).

Subfamília	Espécie	N Obs	Tamanho da formiga
Dolichoderinae	<i>Azteca</i> sp1	14	P
	<i>Azteca</i> sp2	25	P
	<i>Azteca</i> sp3	7	P
	<i>Azteca</i> sp4	27	P
	<i>Dolichoderus attelaboides</i> Fabricius, 1775	11	G
	<i>Dolichoderus bispinosus</i> Olivier, 1792	8	M
	<i>Dolichoderus</i> sp1	3	M

---

	<i>Dolichoderus germaini</i> Emery, 1894	3	M
	<i>Dolichoderus laminatus</i> Mayr, 1870	3	M
	<i>Dorymyrmex goeldii</i> Forel, 1904	7	M
	<i>Tapinoma amazonae</i> Wheeler, 1934	2	P
	<i>Tapinoma melanocephalum</i> Fabricius, 1793	8	P
Ectatomminae	<i>Ectatomma brunneum</i> Smith, 1858	54	G
Formicinae	<i>Brachymyrmex</i> sp1	4	P
	<i>Brachymyrmex</i> sp2	32	P
	<i>Camponotus cingulatus</i> Mayr, 1862	4	G
	<i>Camponotus latangulus</i> Roger, 1863	10	M
	<i>Camponotus novograndensis</i> Mayr, 1870	2	M
	<i>Camponotus</i> sp1	3	M
	<i>Camponotus senex</i> Smith, 1858	10	M
	<i>Camponotus</i> sp2	9	M
	<i>Camponotus substitutus</i> Emery, 1894	20	M
	<i>Camponotus trapeziceps</i> Forel, 1908	4	M
	<i>Nylanderia guatemalensis</i> Forel, 1885	18	P
Myrmicinae	<i>Cephalotes atratus</i> Linnaeus, 1758	7	G
	<i>Cephalotes maculatus</i> Smith, 1876	1	P

---

	<i>Cephalotes palustris</i> De Andrade, 1999	5	P
	<i>Cephalotes placidus</i> Smith, 1860	8	M
	<i>Crematogaster brasiliensis</i> Mayr, 1878	28	P
	<i>Crematogaster curvispinosa</i> Mayr, 1862	18	P
	<i>Crematogaster distans</i> Mayr, 1870	16	P
	<i>Crematogaster evallans</i> Forel, 1907	16	P
	<i>Crematogaster</i> gr. <i>limata</i> sp.	22	P
	<i>Crematogaster longispina</i> Emery, 1890	44	P
	<i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr, 1870	32	P
	<i>Crematogaster tenuicula</i> Forel, 1904	15	P
	<i>Cyphomyrmex</i> gr. <i>rimosus</i> sp.	2	P
	<i>Ochetomyrmex neopolitus</i> Fernández, 2003	21	P
	<i>Ochetomyrmex semipolitus</i> Mayr, 1878	2	P
	<i>Pheidole biconstricta</i> Mayr, 1870	14	M
	<i>Pheidole gertrudae</i> Forel, 1886	35	P
	<i>Pheidole rochai</i> Forel, 1912	3	P
	<i>Solenopsis</i> sp1	39	P
	<i>Wasmannia auropunctata</i> Roger, 1863	31	P
Ponerinae	<i>Anochetus emarginatus</i> Fabricius, 1804	3	G

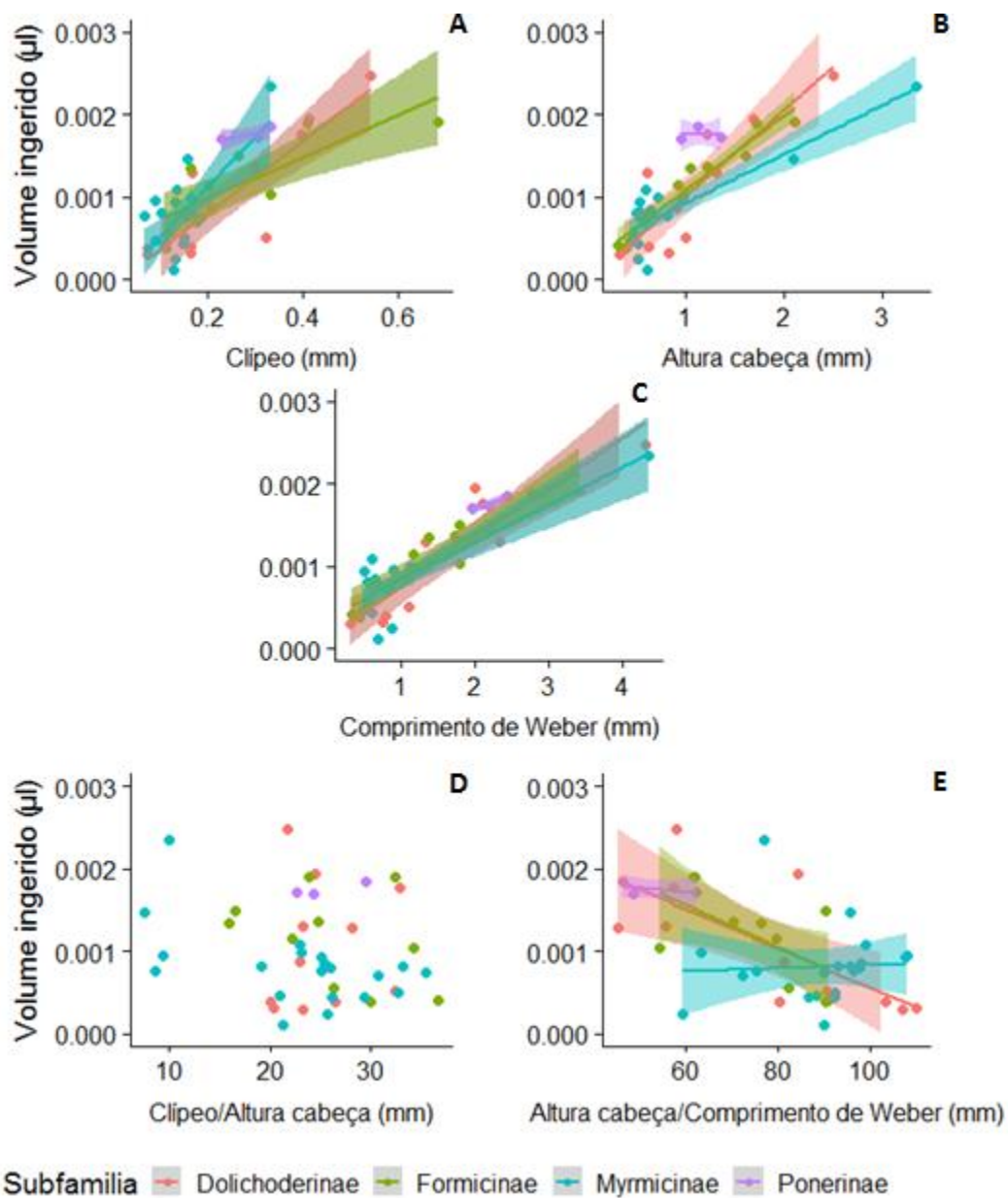
---

	<i>Neoponera crenata</i> Roger, 1861	3	M
	<i>Neoponera</i> sp1	1	M
	<i>Neoponera</i> sp2	1	M
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex</i> sp1	3	M

---

Formigas com clípeos maiores (Figura 2-A), com cabeças maiores (Figura 2-B), e com comprimentos de Weber maiores (Figura 2-C) ingeriram maior quantidade da solução (Tabela 2). Esta tendência foi observada em todas as subfamílias analisadas. A variância explicada pelo agrupamento das espécies em subfamília ficou ao redor de 20% em ambos os modelos, indicando tendências sutis nas relações de volume ingerido e medidas morfométricas diretas entre subfamílias.

A quantidade da solução ingerida não esteve relacionada com a altura do clípeo proporcional à altura da cabeça (Figura 2-D). Houve relação entre cabeças proporcionais ao tamanho do corpo e ingestão de líquido (Tabela 2). Esta relação variou entre as subfamílias. Formigas com cabeças proporcionalmente maiores ingeriram mais líquido em Dolichoderinae e Formicinae, e formigas com cabeças proporcionalmente menores ingeriram mais líquido em Ponerinae e Myrmicinae. (Figura 2-E). A análise de seleção de modelos (*stepwise*) indicou o tamanho do corpo como melhor variável explicativa para a quantidade de líquido ingerido.

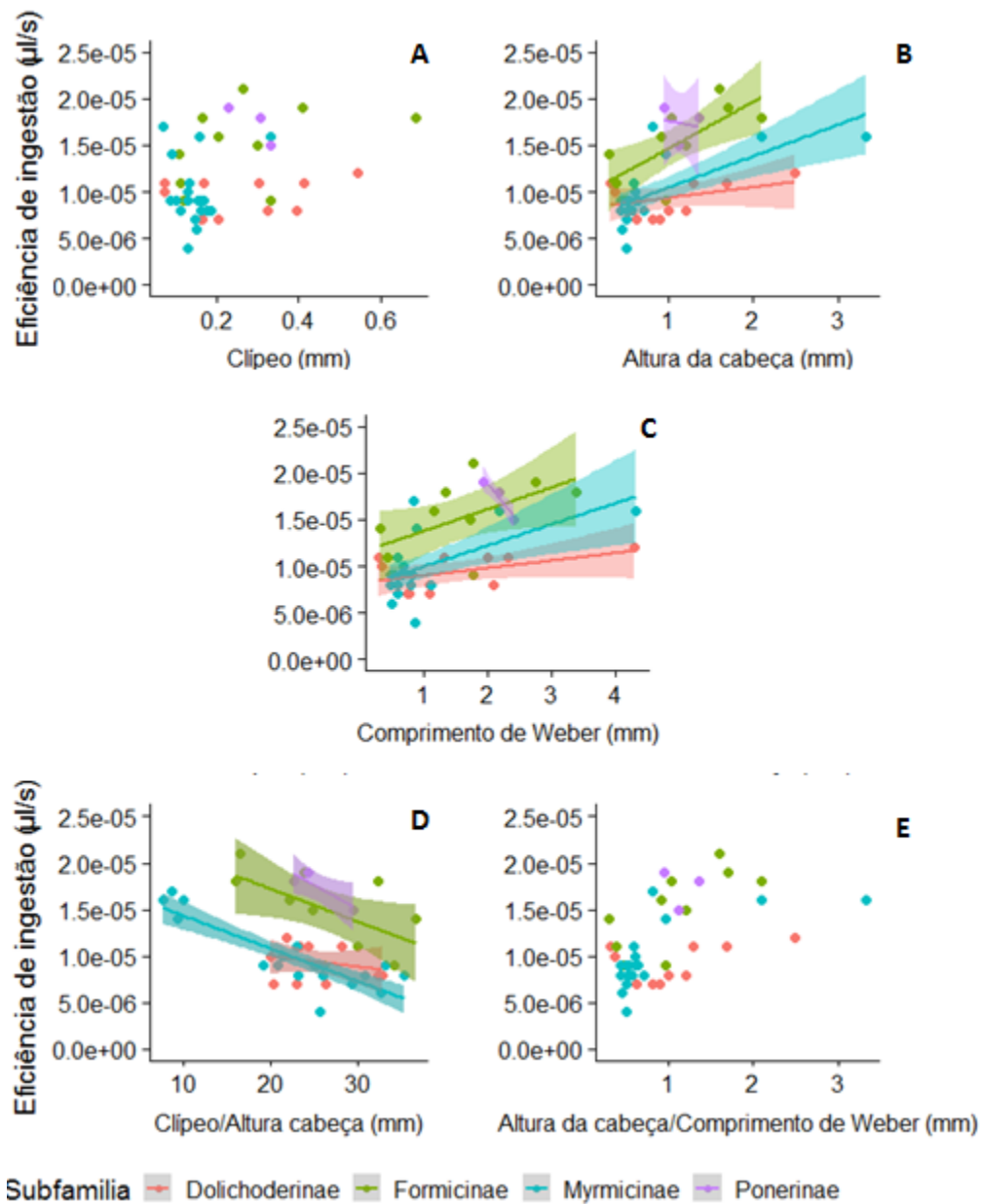


**Figura 2:** Relação entre quantidade de volume ingerido ( $\mu\text{l}$ ) e medidas morfométricas (mm): Altura do Clípeo (A), Altura da Cabeça (B), Comprimento de Weber (C), Clípeo proporcional a Altura da Cabeça (D) e Altura da cabeça proporcional ao Comprimento de Weber (E). Gráficos

com retas e intervalos de confiança de 95% indicam modelos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ).

Formigas com cabeças maiores (Figura 3-B) e com comprimentos de Weber maiores (Figura 3-C) foram mais eficientes na ingestão da solução, exceto para os representantes da subfamília Ponerinae. Não houve relação entre formigas com clipeos maiores e eficiência de ingestão (Figura 3-A, Tabela 2). No entanto, a variância explicada pelo agrupamento de espécies em Subfamílias explicou entre 30% e 40% da variância total dos modelos (Tabela 2).

Formigas com clipeos proporcionalmente menores foram mais eficientes na ingestão de líquidos, exceto para os representantes da subfamília Ponerinae (Figura 3-C). A altura da cabeça proporcional ao tamanho do corpo, não esteve relacionada com a eficiência de ingestão da solução (Figura 3-D, Tabela 2). Nos dois casos, a Subfamília explicou boa parte da variação encontrada (Tabela 2). A análise de seleção de modelos (*stepwise*) indicou o clipeo proporcional ao tamanho da cabeça como melhor variável explicativa para a eficiência na ingestão de líquido.



**Figura 3:** Relações entre eficiência de ingestão ( $\mu\text{l}$ ) e medidas morfométricas (mm): Altura do Clipeo (A), Altura da Cabeça (B), Comprimento de Weber (C), Clipeo proporcional a Altura da Cabeça (D) e Altura da cabeça proporcional ao Comprimento de Weber (E). Gráficos com retas e intervalos de confiança indicam modelos estatisticamente significativos ( $p < 0,05$ ).

**Tabela 2:** Sumário dos resultados dos modelos lineares generalizados mistos para volume e eficiência de ingestão em relação às medidas morfológicas. Em todos os modelos a subfamília

foi utilizada como variável randômica.  $B$  = coeficiente de variação, e  $P$  = probabilidade ( $\alpha = 0,05$ ).

Variável	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup>	Variável	$B$	$P$
resposta	marginal	condicional	explicativa		
Volume ingerido	0,561	0,641	Altura da cabeça	0,78	< 0,001
	0,576	0,791	Altura do clípeo	0,74	< 0,001
	0,804	0,804	Comprimento de Weber	0,81	< 0,001
	0,057	0,325	Clípeo / Altura da cabeça	-0,29	0,08
	0,21	0,21	Altura da Cabeça / Comprimento de Weber	-0,42	0,001
Eficiência de ingestão	0,182	0,691	Altura da cabeça	0,43	< 0,001
	0,042	0,334	Altura do clípeo	0,18	0,072
	0,171	0,589	Comprimento de Weber	0,44	< 0,001
	0,160	0,771	Clípeo / Altura da cabeça	-0,51	< 0,001



---

		Altura da Cabeça/		
0,004	0,577	Comprimento de	0,07	0,586
		Weber		

---

## Discussão

Ingerir líquido é um hábito comum em formigas, principalmente em espécies arborícolas (Davidson, 1997; Nelsen, Ree, & Moreau, 2018) e, para isso, utilizam da sucção e armazenamento no *crop* ou carregam o líquido nas mandíbulas (Eisner, 1957; Hölldobler & Wilson, 1990, Davidson, Cook, & Snelling, 2004). Os tamanhos do clípeo, da cabeça, do corpo, e da cabeça proporcional ao corpo influenciam a quantidade de líquido ingerido pelas formigas. Já a medida proporcional do clípeo não teve relação com a quantidade de líquido ingerido, indicando que esta medida não é uma boa preditora para este parâmetro. A análise stepwise indica o tamanho do corpo como melhor variável explicativa, corroborando com Davidson *et al.* (2007). Já quanto à eficiência de ingestão, os tamanhos, da cabeça, do corpo, e do clípeo proporcional à altura da cabeça influenciam a eficiência na ingestão de líquido, mas as medidas do clípeo, e da cabeça proporcional à altura da cabeça não tiveram relação com a eficiência na ingestão de líquido, indicando que estas medidas não são boas predictoras para a eficiência. Nossos resultados indicam que o clípeo proporcional a altura da cabeça é a melhor variável explicativa, corroborando com Silva e Brandão (2010) e Parr *et al.* (2017).

Dolichoderinae e Formicinae são subfamílias especializadas em ingerir recursos líquidos (Rico-Gray & Oliveira, 2007; Lanan, 2014), e é de se esperar que espécies

maiores recolham maiores quantidades de líquido para a trofalaxia que é o compartilhamento do alimento entre operárias do ninho (Hölldobler & Wilson, 1990; Rico-Gray & Oliveira, 2007). As Dolichoderinae que ingeriram maior quantidade de líquido foram do gênero *Dolichoderus*, não corroborando com Davidson, Cook, & Snelling (2004) que registraram baixo consumo de líquido para espécies deste gênero. No entanto, *Dolichoderus* é um gênero associado a plantas (Rico-Gray & Oliveira, 2007) e homópteros (Blüthgen *et al.*, 2000) e por isso devem usar comumente o recurso líquido. Já em Formicinae as formigas que ingeriram maior quantidade foram do gênero *Camponotus* que são comumente encontradas sobre plantas se alimentando em nectários e homópteros (Davies, Lum, Chan, & Wang, 2001; Rico-Gray & Oliveira, 2007).

A subfamília Myrmicinae apresentou tendência similar, esta é uma subfamília com proventrículo pouco desenvolvido, que é menos eficiente no controle da passagem de líquido do estômago social para o intestino médio (Eisner, 1957). Por isso, essas formigas tendem a não ingerir muito líquido. No entanto, espécies de *Crematogaster* e *Cephalotes* são rotineiramente associadas a plantas e homópteros (Wilson, 1976; Davies, Lum, Chan, & Wang, 2001; Rico-Gray & Oliveira, 2007; Byk & Del-Claro, 2010) e desenvolveram capacidade de utilizar o recurso líquido (Eisner, 1957; Davidson, 2007; Rico-Gray & Oliveira, 2007). Os representantes destes dois gêneros foram os que ingeriram maior quantidade de líquido e são os responsáveis pelo resultado observado.

As subfamílias supracitadas tiveram seus representantes com menor clípeo proporcional como os mais eficientes na ingestão de líquido. Os resultados sugerem um *trade-off* entre tamanho relativo do clípeo e eficiência. Uma possível explicação é que a musculatura do clípeo deve ser mais concentrada em formigas com clípeo

proporcionalmente menor, o que pode torná-las mais aptas a sugar maior quantidade de líquido em menor tempo, ou que a quantidade de músculos do cibário seja mais importante que seu comprimento para a eficiência na ingestão de líquidos. Contudo, futuros estudos são necessários para comprovar isso.

A subfamília Ponerinae é composta por formigas predadoras, agressivas e de forrageio solitário (Fresneau, 1985; Arias-Penna, 2008; Brandão, Prado, Ulysséa, Probst, Alarcon, 2015; Harada, 2016), e que apresentam os primeiros segmentos do gáster fusionados que dificultam a dilatação do estômago social (Gotwald Jr, 1969; Taylor, 1978) e conseqüentemente a trofalaxia. O compartilhamento dentro desta subfamília, possivelmente, depende do carregamento do líquido entre as mandíbulas já registrado (Evans & Leston, 1971; Hölldobler, 1985; Brandão, Prado, Ulysséa, Probst, Alarcon, 2015), e também observado em nosso trabalho. Desta forma essas formigas, provavelmente, recolhem o recurso até o momento de saciedade e digerem-no após a ingestão, por isso, as Ponerinae maiores podem ter ingerido maior quantidade de líquido e terem sido menos eficientes, pois demoram mais para se saciar individualmente.

## **Conclusão**

O clipeo foi associado com a ingestão de líquido porque abriga músculos do cibário relacionados à abertura da boca e poder de sucção (Snodgrass, 1935). A atribuição da altura do clipeo como preditor para uso de líquido na dieta considerou dados proporcionais e foi feita por Silva & Brandão (2010), e vem sendo utilizada desde então (Bishop, 2012; Schofield, Bishop, & Parr, 2016; Silva, Del Toro, Brandão, & Ellison, 2016; Parr *et al.*, 2017; Salas-Lopez, 2017; Salas-Lopez *et al.*, 2018). Nossos

resultados indicam que o clipeo proporcional é um bom preditor para a eficiência da ingestão de líquido, mas não para a quantidade de líquido ingerido, este parâmetro tem o tamanho do corpo como melhor preditor. Sugerimos que futuramente sejam feitos novos estudos ecológicos buscando ampliar o número de espécies analisadas e considerando as formigas de forrageio de solo, e estudos histológicos buscando analisar a musculatura clipeal.

### **Referências bibliográficas**

- Arias-Penna, T. M. (2008). Subfamília Ectatomminae; In:Jiménez, E., Fernández, F.,  
Arias, T. M., & Lozano-Zambrano, F. H. (Eds.), *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia* (pp 119-122). Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt
- Baayen, R. H. (2008). languageR: Data sets and functions with "Analyzing Linguistic Data: A practical introduction to statistics". R package version 1.4.1.  
<https://CRAN.R-project.org/package=languageR>
- Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernández, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., Souza, J. L.,  
& Solar, R. (2015). Guia para os gêneros de formigas do Brasil. Manaus, AM: Editora INPA
- Beattie, A. J. (1985). *The Evolutionary Ecology of AntPlant Mutualisms*. Cambridge, UK: Cambridge University Press
- Bishop, T. R. (2012). Functional diversity and community assembly patterns in ant

(Hymenoptera: Formicidae) communities across a forest disturbance gradient in Sabah, Malaysia. Unpublished thesis). London: Imperial College London. Retrieved from <http://www.safeproject.net/wp-content/uploads/2012/09/Bishop-2012-MSc-Thesis-ant-functional-diversity.pdf>.

Blüthgen, N., Verhaagh, M., Goitía, W., Jaffé, K., Morawetz, W., & Barthlott, W.

(2000). How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, 125(2), 229-240. doi: 10.1007/s004420000449

Borges, S. H., & Guilherme, E. (2000). Comunidade de aves em um fragmento florestal urbano em Manaus, Amazonas, Brasil. *Ararajuba*, 8(1), 17-23.

Brandão, C. R. F., Prado, L. P., Ulysséa, M. A., Probst, R. S., Alarcon, V. (2015) Dieta das Poneromorfas Tropicais; In: Delabie, J. H., Feitosa, R. M., Serrão, J. E., Mariano, C. D. S. F., & Majer, J. D. (Eds.) *As formigas poneromorfas do Brasil* (p. 437-446). Ilhéus, Bahia: Editus.

Brandl, S. J., Robbins, W. D., & Bellwood, D. R. (2015). Exploring the nature of ecological specialization in a coral reef fish community: morphology, diet and foraging microhabitat use. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282. doi: 10.1098/rspb.2015.1147

Byk, J., & Del-Claro, K. (2010). Nectar-and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. *Acta Ethologica*, 13(1), 33-38. doi: 10.1007/s10211-010-0071-8

- Chew, R. M., & De Vita, J. (1980). Foraging characteristics of a desert ant assemblage: functional morphology and species separation. *Journal of Arid Environments*, 3(1), 75-83. doi: 10.1016/S0140-1963(18)31677-X
- Chomicki, G., & Renner, S. S. (2015). Phylogenetics and molecular clocks reveal the repeated evolution of ant-plants after the late Miocene in Africa and the early Miocene in Australasia and the Neotropics. *New Phytologist*, 207(2), 411-424. doi: 10.1111/nph.13271
- Christianini, A. V., & Oliveira, P. S. (2010). Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 98(3), 573-582. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01653.x
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., & Batalha, M. A. (2009). Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9(3), 93-103. doi: 01309032009
- Davidson, D. W. (1997). The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61(2), 153-181. doi: 10.1111/j.1095-8312.1997.tb01785.x
- Davidson, D. W., Cook, S. C., & Snelling, R. R. (2004). Liquid-feeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications. *Oecologia*, 139(2), 255-266. doi: 10.1007/s00442-005-1822-5
- Davies, S. J., Lum, S. K., Chan, R., & Wang, L. K. (2001). Evolution of

myrmecophytism in western Malesian Macaranga

(Euphorbiaceae). *Evolution*, 55(8), 1542-1559. doi: 10.1111/j.0014-

3820.2001.tb00674.x

De Paula, G. A. R. (2013). Perspectiva histórica e estudo de conceitos em ecologia

funcional. *Oecologia Australis*, 17(3), 331-346. doi: 10.4257/oeco.2013.1703.02

Eisner, T. (1957). A comparative morphological study of the proventriculus of ants

(Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*,

116, 437-490

Evans, H. C., & Leston, D. (1971). A Ponerine ant (Hym., Formicidae) associated with

Homoptera on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research*, 61(2), 357-

362. doi: 10.1017/S0007485300057898

Fountain-Jones, N. M., Baker, S. C., & Jordan, G. J. (2015). Moving beyond the guild

concept: developing a practical functional trait framework for terrestrial

beetles. *Ecological Entomology*, 40(1), 1-13. doi: 10.1111/een.12158

Fresneau, D. (1985). Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insectes*

sociaux, 32(2), 109-116. doi: 10.1007/BF02224226

Gibb, H., *et al. et al.* (2015) The Global Ants Database <http://globalants.org>.

Gotwald, W. H. (1969). Comparative morphological studies of the ants: with particular

reference to the mouthparts (Hymenoptera: Formicidae). *Agricultural Experiment*

Station. *Memoirs of Cornell University Agricultural Experiment Station*, 408, 1-

150

- Harada, A. Y. (2016). State of art of ants (Hymenoptera: Formicidae) at Caxiuanã, Melgaco, Pará, Brazil. *Advances in Entomology*, 4(3), 115. doi: 10.4236/ae.2016.43013
- Henderson, R. W., Pauers, M. J., & Colston, T. J. (2013). On the congruence of morphology, trophic ecology, and phylogeny in Neotropical treeboas (Squamata: Boidae: Corallus). *Biological Journal of the Linnean Society*, 109(2), 466-475.
- Hölldobler, B. (1985). Liquid food transmission and antennation signals in ponerine ants. *Israel Journal of Entomology*, 19, 89-99.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Cambridge, UK: Harvard University Press
- Huckins, C. J. F. (1997). Functional linkages among morphology, feeding performance, diet, and competitive ability in molluscivorous sunfish. *Ecology*, 78(8), 2401-2414.
- Josens, R., Lopez, M. A., Jofré, N., & Giurfa, M. (2018). Individual size as determinant of sugar responsiveness in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(10), 162. doi: 10.1007/s00265-018-2581-8
- Kaspari, M. (1996). Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia*, 105(3), 397-404. doi: 10.1007/BF00328743
- Kaspari, M., & Weiser, M. D. (1999). The size–grain hypothesis and interspecific



scaling in ants. *Functional Ecology*, 13(4), 530-538. doi: 10.1046/j.1365-2435.1999.00343.x

Kruk, C., *et al.* (2010). A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater biology*, 55(3), 614-627. doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x

Kuznetsova, A. Brockhoff, P. B. Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82(13), 1-26. doi: 10.18637/jss.v082.i13

Lanan, M. (2014). Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological news/Osterreichische Gesellschaft fur Entomofaunistik*, 20, 53. doi: 10.1111/icad.12248

Larabee, F. J., Smith, A. A., & Suarez, A. V. (2018). Snap-jaw morphology is specialized for high-speed power amplification in the *Dracula* ant, *Myrmium camillae*. *Royal Society open science*, 5(12), 181447. doi: 10.1098/rsos.181447

Longino, J. T. (2003). The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa*, 151(1), 1-150. doi:10.11646/zootaxa.151.1.1

Lucky, A., Trautwein, M. D., Guenard, B. S., Weiser, M. D., & Dunn, R. R. (2013). Tracing the rise of ants-out of the ground. *PloS one*, 8(12). doi: 10.1371/journal.pone.0084012

Marcon, J.L., Cruz, J., Menin, M., Carolino, O.T., Gordo, M. (2012). Biodiversidade

fragmentada na floresta do campus da Universidade Federal do Amazonas: conhecimento atual e desafios para conservação; In: Marcon, J.L., Menin, M., Araújo, M.G.P., Hrbek, T. (Eds), *Biodiversidade amazônica: caracterização, ecologia e conservação* (PP 225-282). Manaus, Brasil. Editora da Universidade Federal do Amazonas.

McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178-185. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002

Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133-142. doi: 10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x

Nelsen, M. P., Ree, R. H., & Moreau, C. S. (2018). Ant–plant interactions evolved through increasing interdependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(48), 12253-12258. doi: 10.1073/pnas.1719794115

Nock, C. A., Vogt, R. J., & Beisner, B. E. (2016). Functional traits. *eLS*, 1-8. doi: 10.1002/9780470015902.a0026282

Pacini, E. N. M. V. J., Nepi, M., & Vesprini, J. L. (2003). Nectar biodiversity: a short review. *Plant Systematics and Evolution*, 238(1-4), 7-21. doi: 10.1007/s00606-002-0277-y

Parr, C. L., Dunn, R. R., Sanders, N. J., Weiser, M. D., Photakis, M., Bishop, T. R., ...

- & Chick, L. (2017). GlobalAnts: a new database on the geography of ant traits (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Conservation and Diversity*, 10(1), 5-20. doi: 10.1111/icad.12211
- Paul, J., & Roces, F. (2003). Fluid intake rates in ants correlate with their feeding habits. *Journal of Insect Physiology*, 49(4), 347-357. doi: 10.1016/S0022-1910(03)00019-2
- Pyke, G. H. (2016). Floral nectar: Pollinator attraction or manipulation?. *Trends in ecology & evolution*, 31(5), 339-341. doi: 10.1016/j.tree.2016.02.013
- Rico-Gray, V., & Oliveira, P. S. (2007). *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. Chicago, US: University of Chicago Press
- Rocha, L. C. D., Lorosa, N. E. S., & Franco, A. M. R. (2004). Feeding preference of the sand flies *Lutzomyia umbratilis* and *L. spathotrichia* (Diptera: Psychodidae, Phlebotominae) in an urban forest patch in the city of Manaus, Amazonas, Brazil. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 99(6), 571-574.
- Salas-López, A. (2017). Predicting resource use in ant species and entire communities by studying their morphological traits: Influence of habitat and subfamily. *Ecological Indicators*, 78, 183-191. doi:10.1016/j.ecolind.2017.02.034
- Salas-Lopez, A., Violle, C., Mallia, L., & Orivel, J. (2018). Land-use change effects on the taxonomic and morphological trait composition of ant communities in French Guiana. *Insect Conservation and Diversity*, 11(2), 162-173. doi: 10.1111/icad.12248

Schofield, S. F., Bishop, T. R., & Parr, C. L. (2016). Morphological characteristics of ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) differ among contrasting biomes. *Myrmecological News*, 23, 129-137. doi: 10.25849/myrmecol.news\_023:129

Silva-Forsberg, M.C. (1999). Protecting an Urban Forest Reserve in the Amazon: A Multi-Scale Analysis of edge Effects, Population Pressure, and Institutions. Dissertation, Center for the Study of Institutions, Population and Environmental Change, Indiana University, Bloomington

Silva, R. R., & Brandão, C. R. F. (2010). Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs*, 80(1), 107-124. doi: 10.1890/08-1298.1

Silva, R. R., & Brandão, C. R. F. (2014). Ecosystem-wide morphological structure of leaf-litter ant communities along a tropical latitudinal gradient. *PloS one*, 9(3), e93049. doi: 10.1371/journal.pone.0093049

Silva, R. R., Del Toro, I., Brandão, C. R., & Ellison, A. M. (2016). Morphological structure of ant assemblages in tropical and temperate forests. *bioRxiv*, 065417. doi: 10.1101/065417

Snodgrass, R. E. (1935). *Principles of insect morphology*. New York, Cornell University Press

Staab, M., Fornoff, F., Klein, A. M., & Blüthgen, N. (2017). Ants at plant wounds: A

little-known trophic interaction with evolutionary implications for ant-plant interactions. *The American Naturalist*, 190(3), 442-450. doi: 10.1086/692735

Taylor, R. W. (1978). *Nothomyrmecia macrops*: a living-fossil ant

rediscovered. *Science*, 201(4360), 979-985. doi: 10.1126/science.201.4360.979

UFAM. História - Área Verde e Projeto Arquitetônico.

(<http://portal.ufam.edu.br/index.php/historia>) Acessado em 01/02/2019.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E.

(2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.

Vogt, R. J., Peres-Neto, P. R., & Beisner, B. E. (2013). Using functional traits to

investigate the determinants of crustacean zooplankton community structure. *Oikos*, 122(12), 1700-1709. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00039.x

Wainwright, P. C., & Reilly, S. M. (Eds.). (1994). *Ecological morphology: integrative*

*organismal biology*. University of Chicago Press.

Weiser, M. D., & Kaspari, M. (2006). Ecological morphospace of New World

ants. *Ecological Entomology*, 31(2), 131-142. doi: 10.1111/j.0307-6946.2006.00759.x

Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional

traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(5), 261-268.

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York,

Springer

Wilson, E. O. (1976). A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus*

*varians* (Fr. Smith). *Animal behaviour*, 24(2), 354-363. doi: 10.1016/S0003-3472(76)80043-7

## Material suplementar

1- Tabela com aumentos utilizados na lupa para as medições das formigas.

**Tabela S1:** Aumentos utilizados na lupa com retículo micrométrico acoplado considerando variações de tamanho. Formigas pequenas (comprimento de Weber < 1 mm); formigas médias (1 mm < comprimento de Weber < 3 mm); e formigas grandes (comprimento de Weber > 3 mm).

Medidas / Tamanho da formiga	Pequena	Média	Grande
Altura do clipeo	6,6x	3,2x	2x
Altura da cabeça	6,6x	3,2x	2x
Largura da cabeça	6,6x	3,2x	2x
Comprimento de Weber	5x	3,2x	2x

**2- Revisão sobre as relações entre formigas encontradas no trabalho e plantas e homópteros.**

As subfamílias encontradas neste trabalho apresentam diversos representantes conhecidos por associações com plantas e homópteros (Rico-Gray & Oliveira, 2007; Nelsen, Ree, & Morea, 2018).

Os representantes da subfamília Dolichoderinae têm hábitos de vida associados às plantas (Rico-Gray & Oliveira, 2007; Cuezzo & Guerrero, 2012, Saha, Das, & Raychaudhuri, 2018). *Azteca* Forel, 1978 apresenta espécies predadoras (Dejean, Grangier, Leroy, & Orivel, 2009) e espécies que utilizam o honeydew (Blüthgen *et al.*, 2000), a *Azteca* sp1 não ingeriu a solução, possivelmente pela consistência ou constituição química da solução, uma vez que em mais de um dia de amostragem a solução foi recusada. *Dolichoderus* Lund, 1831, *Dorymyrmex* Mayr, 1866 e *Tapinoma* Foerster, 1850 se associam às plantas e homópteros em busca de honeydew (Blüthgen *et al.*, 2000; Rico-Gray & Oliveira, 2007; Cuezzo & Guerrero, 2012; Davidson, Cook, & Snelling, 2004; Feng, Michaud, Li, Zhou, & Xu, 2015).

Pseudomyrmicinae foi representada pelo gênero *Pseudomyrmex* Lund, 1831 que é considerado um gênero modelo para estudos de mutualismo com plantas devido a constante associação e utilização de recursos dos nectários extraflorais (Rico-Gray & Oliveira, 2007; Pires, Calixto, Oliveira, & Del-Claro, 2017). O representante da subfamília Ectatomminae, neste trabalho, pertence ao gênero *Ectatomma* Smith, 1858 que é considerado onívoro (Arias-Penna, 2008; Brandão, Prado, Ulysséa, Probst, Alarcon, 2015). Tratando especificamente da espécie coletada, *E. brunneum*, a qual já foi observada se alimentando de honeydew e néctar (Arias-Penna, 2008).

A subfamília Formicinae é considerada onívora com adaptação a uso de líquido na dieta (Eisner, 1957), e teve como representantes espécies do gênero *Brachymyrmex* Mayr, 1868 que têm hábito arborícola e utiliza recursos de nectários (LaPolla & Longino, 2006), do gênero *Nylanderia* Emery, 1906 que tem espécies registradas em

associação com homópteros (Sharma, Oi, & Buss, 2013), e do gênero *Camponotus* Mayr, 1861 que é associado às plantas e se alimenta em nectários (Davies, Lum, Chan, & Wang, 2001; Rico-Gray & Oliveira, 2007). Foram observados poucos exemplares de *C. novograndensis*, e embora existam registros da associação desta espécie com plantas (Damon & Soriano, 2005), os indivíduos detectaram a solução, mas não a recolheram. Ballantyne & Wilvmer (2012) descreveram que diversas plantas repelem *C. novograndensis* com a produção de maior quantidade de néctar, baseado nisso, talvez a quantidade da solução oferecida, ou sua concentração de açúcar, tenha feito com que esta espécie não recolhesse a solução.

A subfamília Myrmicinae apresentou a maior quantidade de gêneros coletados neste trabalho. O gênero *Cephalotes* Latreiller, 1802 tem representantes já observados se alimentando de recursos variados, dentre estes, nectários e honeydew de homópteros (Wilson, 1976; Byk & Del-Claro, 2010). *Crematogaster* Lund, 1831 são consideradas arbóreas e se alimentam em nectários (Davies, Lum, Chan, & Wang, 2001), mas também podem atuar como predadoras (Castracani *et al.*, 2017). *Cyphomyrmex* Mayr, 1862 é uma cultivadora de fungo (Schultz & Brady, 2008) cujas operárias, principalmente as mais velhas, se alimentam de néctar (Murakami & Higashi, 1997). *Ochetomyrmex* Mayr, 1878 é um gênero que já foi registrado associado a nectários (Pires, 2015). *Pheidole* Westwood, 1839 é um gênero muito diverso com diversidade de formas alimentares e locais de nidificação (Brandão, Silva, Delabie, 2012; Sarnat, Fischer, Guénard, & Economo, 2015), tendo, por exemplo, espécies predadoras (Ogogol, Egonyu, Bwogi, Kyamanywa, & Erbaugh, 2017) e espécies que utilizam líquidos na dieta (Dejean, Le Breton, Suzzoni, Orivel, & Saux-Moreau, 2005; Saha, Das, & Raychaudhuri, 2018). *Solenopsis* Westwood, 1840 são conhecidas como ladras por furtarem outras formigas e são consideradas onívoras (Hays & Hays, 1959; Wilson,



1969; Gayahan & Tschinkel, 2008). *Wasmannia* Forel, 1893 apresenta diversidade no uso de recursos alimentares, podendo utilizar recursos de nectários (Keller, Cherix, & Ulloa-Chacon, 1989).

Ponerinae foi representada pelos gêneros *Anochetus* Mayr, 1861 e *Neoponera* Emery, 1901. *Anochetus* têm representantes arborícolas (Feitosa, Lacau, Da Rocha, Oliveira, & Delabie, 2012) e são considerados predadores (Touchard *et al.*, 2016), mas a espécie *A. emarginatus*, encontrada neste trabalho, tentou coletar a solução, embora sem sucesso, o que nos leva a crer que esta espécie também utiliza de recursos líquidos, sendo, portanto, onívora. *Neoponera* apresenta espécies consideradas predadoras (Fresneau, 1985; Harada, 2016), mas o fato de no presente trabalho ter recolhido a solução indica que também utilizam recurso líquido, corroborando com Pires, Calixto, Oliveira, & Del-Claro (2017) que registraram espécies associadas a nectários.

### **Referências do Material Suplementar**

- Arias-Penna, T. M. (2008). Subfamília Ectatomminae; In: Jiménez, E., Fernández, F., Arias, T. M., & Lozano-Zambrano, F. H. Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia (pp 119-122). Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt
- Ballantyne, G., & Willmer, P. (2012). Nectar theft and floral ant-repellence: a link between nectar volume and ant-repellent traits? *Plos one*, 7(8), e43869. doi: 10.1371/journal.pone.0043869
- Blüthgen, N., Verhaagh, M., Goitía, W., Jaffé, K., Morawetz, W., & Barthlott, W.

- (2000). How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, 125(2), 229-240. doi: 10.1007/s004420000449
- Brandão, C. R. F., Silva, R. R., Delabie, J. C. (2012) Neotropical Ants (Hymenoptera) Functional Groups: Nutritional and Applied Implications. In: Panizzi, A. R.; Panizzi, J. R. P. Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management (p. 213-236). Boca Raton: CRS Press
- Brandão, C. R. F., Prado, L. P., Ulysséa, M. A., Probst, R. S., Alarcon, V. (2015) Dieta das Poneromorfas Tropicais; In: Delabie, J. H., Feitosa, R. M., Serrão, J. E., Mariano, C. D. S. F., & Majer, J. D.. As formigas poneromorfas do Brasil (p. 437-446). Ilhéus, Bahia: Editus
- Byk, J., & Del-Claro, K. (2010). Nectar-and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. *Acta Ethologica*, 13(1), 33-38. doi: 10.1007/s10211-010-0071-8
- Castracani, C., Bulgarini, G., Giannetti, D., Spotti, F. A., Maistrello, L., Mori, A., & Grasso, D. A. (2017). Predatory ability of the ant *Crematogaster scutellaris* on the brown marmorated stink bug *Halyomorpha halys*. *Journal of Pest Science*, 90(4), 1181-1190. doi: 10.1007/s10340-017-0889-1
- Cuezzo, F., & Guerrero, R. J. (2012). The ant genus *Dorymyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) in Colombia. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012, 1-24. doi: 10.1155/2012/516058
- Damon, A., & Soriano, A. P. (2005). Interaction between ants and orchids in the

Soconusco Region, Chiapas. *Entomotropica: Revista internacional para el estudio de la entomología tropical*, 20(1), 63-69

Davies, S. J., Lum, S. K., Chan, R., & Wang, L. K. (2001). Evolution of myrmecophytism in western Malesian Macaranga (Euphorbiaceae). *Evolution*, 55(8), 1542-1559. doi: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00674.x

Dejean, A., Le Breton, J., Suzzoni, J. P., Orivel, J., & Saux-Moreau, C. (2005). Influence of interspecific competition on the recruitment behavior and liquid food transport in the tramp ant species *Pheidole megacephala*. *Naturwissenschaften*, 92(7), 324-327. doi: 10.1007/s00114-005-0632-2

Dejean, A., Grangier, J., Leroy, C., & Orivel, J. (2009). Predation and aggressiveness in host plant protection: a generalization using ants from the genus *Azteca*. *Naturwissenschaften*, 96(1), 57-63. doi: 10.1007/s00114-008-0448-y

Feitosa, R. M., Lacau, S., Da Rocha, W. D., Oliveira, A. R., & Delabie, J. H. (2012, January). A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 48, 253-259. doi: 10.1080/00379271.2012.10697774

Feng, D. D., Michaud, J. P., Li, P., Zhou, Z. S., & Xu, Z. F. (2015). The native ant, *Tapinoma melanocephalum*, improves the survival of an invasive mealybug, *Phenacoccus solenopsis*, by defending it from parasitoids. *Scientific reports*, 5, 15691. doi: 10.1038/srep15691

Fresneau, D. (1985). Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insectes sociaux*, 32(2), 109-116. doi: 10.1007/BF02224226

Gayahan, G. G., & Tschinkel, W. R. (2008). Fire ants, *Solenopsis invicta*, dry and store

insect pieces for later use. *Journal of Insect Science*, 8(1), 39. doi:  
10.1673/031.008.3901

Harada, A. Y. (2016). State of Art of Ants (Hymenoptera: Formicidae) at Caxiuanã,  
Melgaco, Pará, Brazil. *Advances in Entomology*, 4(03), 115. doi:  
10.4236/ae.2016.43013

Hays, S. B., & Hays, K. L. (1959). Food habits of *Solenopsis saevissima richteri*  
Forel. *Journal of Economic Entomology*, 52(3), 455-457. doi:  
10.1093/jee/52.3.455

Keller, L., Cherix, D., & Ulloa-Chacon, P. (1989). Description of a new artificial diet  
for rearing ant colonies as *Iridomyrmex humilis*, *Monomorium pharaonis* and  
*Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera; Formicidae). *Insectes Sociaux*, 36(4),  
348-352. doi: 10.1007/BF02224886

Lapolla, J. S., & Longino, J. T. (2006). An unusual new *Brachymyrmex* mayr  
(Hymenoptera: Formicidae) from Costa Rica, with implications for the phylogeny  
of the lasiine tribe. *Proceedings of the Entomological Society of*  
*Washington*, 108(2), 297-305

Murakami, T., & Higashi, S. (1997). Social organization in two primitive attine ants,  
*Cyphomyrmex rimosus* and *Myrmicocrypta ednaella*, with reference to their  
fungus substrates and food sources. *Journal of Ethology*, 15(1), 17-25. doi:  
10.1007/BF02767322

Nelsen, M. P., Ree, R. H., & Moreau, C. S. (2018). Ant–plant interactions evolved  
through increasing interdependence. *Proceedings of the National Academy of*  
*Sciences*, 115(48), 12253-12258. doi: 10.1073/pnas.1719794115

- Ogogol, R., Egonyu, J. P., Bwogi, G., Kyamanywa, S., & Erbaugh, M. (2017). Interaction of the predatory ant *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae) with the polyphagous pest *Xylosandrus compactus* (Coleoptera: Curculionidea). *Biological control*, 104, 66-70. doi: 10.1016/j.biocontrol.2016.11.002
- Pires, M. A. (2015) A comunidade de plantas com nectários extraflorais em uma savana brasileira: morfologia, fenologia e fauna associada. Dissertation, Federal University of Uberlândia, Brazil
- Pires, M. S., Calixto, E. S., Oliveira, D. C., & Del-Claro, K. (2017). A New Extrafloral Nectary-Bearing Plant Species in the Brazilian Savanna and its Associated Ant Community: Nectary Structure, Nectar Production and Ecological Interactions. *Sociobiology*, 64(3), 228-236. doi:10.13102/sociobiology.v64i3.1603
- Rico-Gray, V., & Oliveira, P. S. (2007). The ecology and evolution of ant-plant interactions. Chicago, University of Chicago Press
- Saha, S., Das, T., & Raychaudhuri, D. (2018). Myrmecophilous association between ants and aphids—an overview. *World News of Natural Sciences*, 20, 62-77. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531
- Sarnat, E. M., Fischer, G., Guénard, B., & Economo, E. P. (2015). Introduced *Pheidole* of the world: taxonomy, biology and distribution. *ZooKeys*, (543), 1. doi: 10.3897/zookeys.543.6050
- Schultz, T. R. , & Brady, S. G. (2008). Major evolutionary transitions in ant agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(14), 5435-5440. doi: 10.1073/pnas.0711024105
- Sharma, S., Oi, D. H., & Buss, E. A. (2013). Honeydew-producing hemipterans in

Florida associated with *Nylanderia fulva* (Hymenoptera: Formicidae), an invasive crazy ant. *Florida Entomologist*, 538-547. doi: 10.1653/024.096.0219

Silva, R. R., Brandão, C. R. F., Delabie, J. C. (2009) Formigas (Hymenoptera). In: Panizzi, A. R., & Parra, J. R. R. Bioecologia e nutrição de insetos. Base para o manejo integrado de pragas (p. 321-369). Brasília, Distrito Federal, Editora Manole Ltda

Touchard, A., Brust, A., Cardoso, F. C., Chin, Y. K. Y., Herzig, V., Jin, A. H., ... & Escoubas, P. (2016). Isolation and characterization of a structurally unique  $\beta$ -hairpin venom peptide from the predatory ant *Anochetus emarginatus*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1860(11), 2553-2562. doi: 10.1016/j.bbagen.2016.07.027

Wilson, N. L. (1969). Foraging Habits and Effects of Imported Fire Ant, *Solenopsis saevissima richteri*, Forel, on Some Arthropod Populations in Southeastern Louisiana. LSU Historical Dissertations and Theses, 1570. Retrieved from [https://digitalcommons.lsu.edu/gradschool\\_disstheses/1570](https://digitalcommons.lsu.edu/gradschool_disstheses/1570)

Wilson, E. O. (1976). A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). *Animal behaviour*, 24(2), 354-363. doi: 10.1016/S0003-3472(76)80043-7