



Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA – UESB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA, BIODIVERSIDADE E
CONSERVAÇÃO

HABITAT COMO FATOR DE CONDICIONALIDADE DA INTERAÇÃO
MUTUALÍSTICA FORMIGA-PLANTA NO SISTEMA CECROPIA-AZTECA

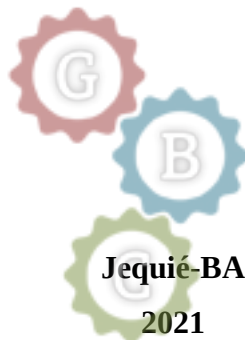


ARLON SANTOS REIS



Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação



Jequié-BA
2021

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação



ARLON SANTOS REIS

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

HABITAT COMO FATOR DE CONDICIONALIDADE DA INTERAÇÃO
MUTUALÍSTICA FORMIGA-PLANTA NO SISTEMA *CECROPIA-AZTECA*

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, para obtenção do título de Mestre em Genética, Biodiversidade e Conservação.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Karine Santana Carvalho



Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação



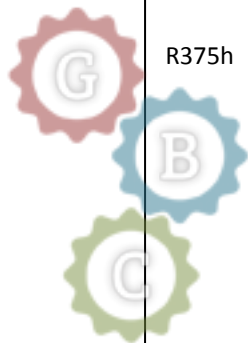
Jequié-BA

2021

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação



Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação



R375h Reis, Arlon Santos.

Habitat como fator de condicionalidade da interação mutualística formiga-planta no sistema *Cecropia-Azteca* / Arlon Santos Reis.- Jequié, 2021.
35f.

(Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - UESB, sob orientação da Profa. Dra. Karine Santana Carvalho)

1. Interação formiga-planta 2. Biodiversidade 3. Mata Atlântica

I. Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia II. Título

CDD – 333.9516

Rafaella Cândia Portela de Sousa - CRB 5/1710. Bibliotecária – UESB - Jequié



Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação



Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia – UESB
Recredenciada pelo Decreto Estadual
Nº 16.825, de 04.07.2016

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

DECLARAÇÃO DE APROVAÇÃO

Título: “Habitat como fator de condicionalidade da interação mutualística formiga-planta no sistema *Cecropia-Azteca*”.

Autor (a): Arlon Santos Reis

Orientador (a): Profa. Dra. Karine Santana Carvalho

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de MESTRE EM GENÉTICA, BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: GENÉTICA, BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO, pela Banca Examinadora:

Profa. Dra. Karine Santana Carvalho – UESB / V. da Conquista-BA

Prof. Dr. Avaldo de Oliveira Soares Filho – UESB / V. da Conquista-BA

Profa. Dra. Ana Gabriela Delgado Bieber – UESB / Itapetinga-BA

Campus de Jequié

(73) 3528-9725 | ppgbc@uesb.edu.br

Campus de Itapetinga
Praça da Primavera, 40
Bairro Primavera
CEP 45.700-000
PABX: (77) 3261 - 8600

Campus de Jequié
Rua José Moreira Sobrinho, s/n
Bairro Jequiezinho
CEP 45.200 - 000
PABX: (73) 3528 - 9600

Campus de Vitória da Conquista
Estrada do Bem Querer, km 4
Bairro Universitário
CEP: 45031 - 300
PABX: (77) 3424 - 8600



Programa de Pós-Graduação em
Genética, Biodiversidade e Conservação
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia – UESB
Recredenciada pelo Conselho Estadual
Nº 16.825, de 04.07.2016

Data de realização: 10 de junho de 2021.

Programa de Pós-Graduação em
Genética, Biodiversidade e Conservação



Campus de Jequié

(73) 3528-9725 | ppgbc@uesb.edu.br

Campus de Itapetinga
Praça da Primavera, 40
Bairro Primavera
CEP 45.200 - 000
PABX: (77) 3261 - 8600

Campus de Jequié
Rua José Moreira Sobrinho, s/n
Bairro Jequeizinho
CEP 45.200 - 000
PABX: (73) 3528 - 9600

Campus de Vitória da Conquista
Estrada do Bem Querer, km 4
Bairro Universitário
CEP 45.031 - 300
PABX: (77) 3424 - 8600

Programa de Pós-Graduação em
Genética, Biodiversidade e Conservação



AGRADECIMENTOS

Quero agradecer primeiramente a Deus, a minha família: Marlene Santos Reis, Hélia Santos reis, Marcos Santos Reis, Epaminondas Santos Reis e Andresa de Jesus Rodrigues por todo apoio e por permanecerem do meu lado ao longo dessa jornada sempre dando forças para continuar. A minha querida orientadora e amiga Dra. Karine Santana Carvalho, pelas orientações, por todo apoio e paciência. Ao Dr. Ivan Cardoso do Nascimento por toda ajuda durante a elaboração do trabalho e pela amizade que colaborou muito para que eu não desmotivasse. Agradeço meu amigo Ms. Marcos Augusto Ferraz Carneiro por me fazer buscar entrar neste mestrado e por todo auxílio durante a elaboração desse trabalho. Ao Dr. Raymundo José de Sá Neto pela ajuda na análise de dados estatísticos. Ao Dr. Juvenal Cordeiro Silva Junior e a Dra. Raquel Pérez-Maluf pela disponibilização de espaços e equipamentos para elaboração do trabalho e por ensinar como utilizar os equipamentos de forma correta. Ao Dr. Elmo Borges de Azevedo Koch por oferecer ajuda na escolha da melhor análise estatística para este estudo. A Dra. Lorena Andrade Nunes por toda ajuda. Aos meus amigos Daniel Oliveira Roriz, Gabriel Souto dos Santos e Lavínia de Almeida Raimundo pela ajuda nas coletas de campo, na triagem do material e durante os testes de agressividade no Laboratório de Ecologia de Artrópodes e Mirmecologia - LEAM. As minhas amigas Larisse Meira, Jéssica Rocha Ferreira, Géssica Ramos de Oliveira e Cleide Caires Soares por todo apoio. Ao meu amigo Prof. Dr. Avaldo de Oliveira Soares Filho por todo o incentivo e apoio para eu cursar o mestrado. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, pelo apoio por meio de bolsa de estudo, ao Programa de Pós Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação - PPGGBC/UESB, Campus de Jequié, Bahia, Brasil, a Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - UESB e ao Laboratório de Ecologia de Artrópodes - LEAM pelo apoio logístico e por proporcionar meios para elaboração deste trabalho.



BIOGRAFIA

Arlon Santos Reis, graduado em Ciências Biológicas/Licenciatura pela Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia – UESB, campus de Vitória da Conquista em 2018. Ingressou no mestrado em Genética, Biodiversidade e Conservação da UESB, campus de Jequié em fevereiro de 2019 orientado pela profa. Dra. Karine Santana Carvalho, linha de pesquisa Biodiversidade e Conservação.



Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

Genética, Biodiversidade e Conservação



Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

Genética, Biodiversidade e Conservação



RESUMO

A degradação das florestas tropicais e sua conversão em habitats mais simples podem gerar consequências na dinâmica de mutualismos já bem estabelecidos, como aquele entre plantas do gênero *Cecropia* e as formigas do gênero *Azteca*. Nesse contexto, o presente estudo verificou se características morfofisiológicas das plantas de *Cecropia* influenciam no tamanho e comportamento das colônias da formiga *Azteca*, comparando habitats de mata secundária e pastagem de gado. Testamos se as plantas do pasto crescem menos (Hi), abrigam colônias menores (Hii) e menos agressivas (Hiii) em comparação às plantas da mata. No pasto, registramos plantas menores e colônias menores do que na mata. O comportamento de agressividade não diferiu entre os habitats nem entre as espécies de formiga, embora as colônias da espécie *Azteca alfari* fossem menores que as de *A. ovaticeps*. O número de operárias foi afetado indiretamente pelo habitat, o qual afetou diretamente o tamanho e o diâmetro das plantas. O presente estudo revela efeitos de ações antrópicas, como a conversão de florestas em pastagem e aponta para uma possível redução ou até mesmo extinção de muitas espécies.

Palavras-chave: interação formiga-planta; biodiversidade; Mata Atlântica



ABSTRACT

The degradation of tropical forests and their conversion into simpler habitats can have consequences on the dynamics of mutualisms already well established, such as that between plants of the genus *Cecropia* and ants of the genus *Azteca*. In this context, the present study verified how the morphophysiological attributes of *Cecropia* plants influence the size and behavior of the *Azteca* ant colonies, comparing habitats of secondary forest and cattle pasture. We tested whether pasture plants grow less (Hi), harbor smaller (Hii) and less aggressive (Hiii) colonies compared to forest plants. We register smaller plants and smaller colonies in the pasture than in the forest. The aggressive behavior did not differ between habitats or between ant species, although the colonies of the *Azteca alfari* species were smaller than those of *A. ovaticeps*. The number of workers was affected indirectly by the habitat, which directly affected the size and diameter of the plants. The present study reveals the effects of anthropic actions, such as the conversion of forests to pasture and points to a possible reduction or even extinction of many species.

Keywords: ant-plant interaction; biodiversity; Atlantic forest

LISTA DE FIGURAS

REVISÃO DA LITERATURA

Figura 1. Triquílio e corpúsculos mullerianos na base do pecíolo da folha de *Cecropia pachystachya*.....13

CAPÍTULO

Figura 1. Localização das áreas de estudo evidenciando plantas de *Cecropia pachystachya* selecionadas em habitat de mata secundária (a) e pastagem (b), Domínio da Mata Atlântica, Bahia, Brasil. Imagens a e b fonte: www.google.com4

Figura 2. Altura (a) e espessura (b) de plantas de *Cecropia pachystachya* estabelecidas em habitats de mata secundária e pasto (Domínio da Mata Atlântica), Bahia, Brasil. Colunas de cor preta na fig. b representam o tamanho do diâmetro externo e aquelas de cor cinza representam o tamanho do diâmetro interno. Barras representam Erro Padrão.....7

Figura 3. Tamanho das populações (número de operárias: figura do sinal de mais; número de imaturos: figura de forma oval; número de alados: figura retangular) das espécies de formiga *Azteca* nidificando em plantas de *Cecropia pachystachya* estabelecidas em habitats de mata secundária e pasto, Domínio da Mata Atlântica. Colunas de cor preta representam a espécie de formiga *Azteca ovaticeps* e colunas de cor cinza a espécie *A. alfari*.....8

Figura 4. Relações encontradas entre plantas de *Cecropia pachystachya* e colônias da formiga *Azteca ovaticeps* e *A. alfari* em habitats de mata secundária e pastagem, Domínio Mata Atlântica. As setas indicam relações diretas e indiretas. Variáveis referentes à atributos das plantas: Altura, Diâmetro Externo e Diâmetro Interno. Variáveis referentes à atributos das colônias da formiga: Espécie, Operárias, Imaturos e Alados.....10



LISTA DE TABELAS



CAPÍTULO

Tabela 1. Relações entre plantas de *Cecropia pachystachya* e colônias de formiga *Azteca* em habitats de mata secundária e pastagem, Domínio da Mata Atlântica9

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação
Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação
Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação



Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação
Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação
Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação



Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação
Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação
Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação



LISTA DE RECURSOS ONLINE

CAPÍTULO

Recurso Online 1 Equações das relações entre plantas (*Cecropia pachystachya*) e formigas (*Azteca*) em habitats de mata secundária e pastagem (Domínio da Mata Atlântica). Operárias, Imaturos e Alados; métricas das colônias de formigas; Altura, diâmetros interno e externo; métricas das plantas.....5

Recurso Online 2 Relações previstas entre plantas de *Cecropia* e colônias da formiga *Azteca* em habitats de mata secundária e pastagem, Domínio Mata Atlântica. As setas indicam relações diretas e indiretas. Variáveis referentes à atributos das plantas: Altura, Diâmetro Externo e Diâmetro Interno. Variáveis referentes à atributos das colônias da formiga: Espécie, Operárias, Imaturos e Alados.....7



LISTA DE SIGLAS, ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

BA - Bahia

BOD - Demanda Bioquímica de Oxigênio

cm - centímetros

LEAM - Laboratório de Ecologia de Artrópodes e Mirmecologia

UESB – Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia

m – Metros

mm – Milímetros

SEM – Modelos de Equações semiestruturais

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	12
2. REVISÃO DA LITERATURA.....	12
3. OBJETIVOS.....	15
3.1. Objetivo Geral.....	15
3.2. Objetivos específicos.....	15
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	15
5. CAPÍTULO 1: Habitat como fator de condicionalidade da interação mutualística formiga-planta no sistema <i>Cecropia-Azteca</i>	20
Resumo.....	1
Abstract.....	2
Introdução.....	2
Material e Métodos.....	3
Área de Estudo e Desenho Experimental	3
Experimento de agressividade.....	5
Análise de dados.....	5
Resultados.....	7
Caracterização das plantas de <i>Cecropia pachystachya</i> em habitats de mata secundária e pastagem.....	7
Tamanho e comportamento das populações da formiga <i>Azteca</i> em habitats de mata secundária e pastagem.....	8
Relações entre o habitat, planta de <i>Cecropia</i> e populações de <i>Azteca</i>	9
Discussão.....	10
Conclusão e Implicações.....	11
Agradecimento.....	11
Referências Bibliográficas.....	12
6. CONCLUSÕES GERAIS.....	15

1. INTRODUÇÃO

A conversão de florestas tropicais em habitats mais simples como matas secundárias e pastagem geralmente está atrelada a ações humanas, que têm por finalidade na maioria das vezes a utilização do solo para atividades agropecuárias. No entanto, a consequente fragmentação e degradação destas florestas muitas vezes interferem diretamente nas relações ecológicas entre os seres vivos. Um exemplo destas relações que podem vir a sofrer mudanças são os mutualismos, interações benéficas em que ambas as espécies envolvidas podem depender fortemente desta interação para a manutenção da sobrevivência e reprodução. Nestes casos, a eventual dissolução dessa relação pode acarretar em danos irreversíveis para as espécies envolvidas, comprometendo assim a dinâmica do mutualismo. Nos Neotrópicos, muitas espécies de formigas do gênero *Azteca*, por exemplo, dependem da relação mutualística com plantas do gênero *Cecropia* (Urticaceae) para estabelecer suas colônias.

O presente trabalho além de preencher algumas lacunas do conhecimento sobre a evolução das relações inseto-planta pode subsidiar ações de conservação da biodiversidade das florestas tropicais. Além disso, poderá também elucidar os efeitos de ações humanas como a conversão de florestas em habitats mais simples, sobre as interações mutualísticas *Azteca-Cecropia*.

Nesse contexto, formulamos as seguintes suposições e hipóteses: devido à estrutura totalmente modificada da pastagem, onde as embaúbas (*Cecropia*) crescem rodeadas por um “mar de gramíneas”, expostas à incidência direta de raios solares (condição que pode alterar a fisiologia e morfologia geral da vegetação; Nishi e Romero 2008), e são basicamente o único recurso dos herbívoros (Carneiro et al. 2018), hipotetizamos que plantas da pastagem crescem menos (i), abrigam colônias da formiga *Azteca* menores (ii) e menos agressivas que as colônias da mata (iii). Desta forma, o presente estudo teve como objetivo verificar se características morfofisiológicas das embaúbas influenciam no tamanho e comportamento das colônias de *Azteca*, comparando habitats de mata secundária e pastagem de gado. Especificamente pretendemos: (i) identificar a relação entre a quantidade de recursos alimentar oferecido pelas plantas e o tamanho das colônias de formigas nidificantes nas plantas estabelecidas nos habitats de mata secundária e pastagem; e (ii) avaliar o comportamento de agressividade das colônias nidificantes nas plantas estabelecidas nos habitats de mata secundária e pastagem.

2. REVISÃO DA LITERATURA

Grande parte das relações mutualísticas que envolvem mirmecófitas e suas formigas associadas pode ter evoluído por meio de indivíduos que forrageavam nessas plantas e ao efetuarem o patrulhamento em busca de alimento afastavam os intrusos e consequentemente combatiam a herbivoria (Mayer et al., 2014). As plantas que não sofriam com a ação de herbívoros em virtude desta ação teriam desenvolvido estruturas que seriam atrativas para as formigas levando assim ao surgimento de mutualismos (Mayer et al., 2014).

Um exemplo dessas relações mutualísticas ocorre entre embaúbas (*Cecropia*) e formigas do gênero *Azteca*, e trata-se de uma relação muito antiga que se originou a cerca de oito milhões de anos atrás (Gutiérrez-Valencia et al., 2017). Nesta interação, as formigas *Azteca* contribuem com o crescimento das plantas de *Cecropia* (Oliveira et al., 2015), fornece nutrientes (Latteman et al., 2014) e as protegem do ataque de quase todos os herbívoros, com exceção de larvas da mariposa *Dyops cf. cuprescens* (Ramos et al., 2018). Em contrapartida, as plantas de *Cecropia* fornecem abrigo (mirmecodomácia) e alimento (mirmecotrofia) para as formigas (Gonçalves-Souza & Paiva, 2016).

Os recursos oferecidos pelas plantas atraem as formigas, as quais possuem uma dieta em sua maior parte ou em sua totalidade, restrita a estes nutrientes (Bronstein et al., 2006). Mesmo sendo um atrativo para as formigas *Azteca*, há plantas de *Cecropia* com presença de triquílios ativos produzindo corpúsculos e sem apresentar colônias nidificantes (Oliveira et al., 2015).

Segundo Rickson (1976), a planta produz triquílios e corpúsculos mullerianos (fig. 1) mesmo não sendo colonizada, visto que não depende das formigas para formá-los. Em um estudo realizado com *C. purpurascens* foi observado que as formigas não nidificaram em plantas que possuem menos de três triquílios, preferindo aquelas que apresentam maior quantidade dessas estruturas (Bonato et al., 2003).



Figura 1. Triquílio e corpúsculos mullerianos na base do pecíolo da folha de *Cecropia pachystachya*.

A grande maioria das plantas de *Cecropia* apresenta relação mutualística com *Azteca*, sendo consideradas, portanto, mirmecófitas devido a esta interação com formigas (McClure et al., 2008; Farias et al., 2018; Ortiz et al., 2019). De acordo com Lucas et al. (2018) o mutualismo entre formigas e plantas pode ser facultativo ou obrigatório, sendo estabelecido quando ambos obtêm vantagens.

Quando o mirmecofitismo é obrigatório, as espécies associadas não conseguem sobreviver separadas (Briand & Yodzis, 1982). Dentro da Subfamília Dolichoderinae (McClure et al., 2008) o gênero *Azteca*, por exemplo, é composto por muitas espécies de formigas arborícolas (Do Nascimento et al., 1998; Farias et al., 2018) que possuem relação mutualística obrigatória com árvores de *Cecropia* (Longino, 1989).

No período da revoada as fêmeas aladas saem do ninho que foi estabelecido dentro de uma dessas plantas, se acasalam e colonizam outras árvores de *Cecropia* (Mayer et al., 2018). Ao encontrar a planta hospedeira a rainha fundadora abre o prostoma localizado no entrenó (Latteman et al., 2014; Mayer et al., 2018) raspa o parênquima situado dentro do colmo, fecha a entrada do prostoma impedindo a entrada de outras rainhas e constrói uma pilha constituída de parênquima onde são depositadas hifas de fungos da Ordem Chaetothyriales, trazidos dentro da cavidade infrabucal da rainha, oriundos da colônia anterior a qual a mesma pertencera (Mayer et al., 2018). Próximo da pilha são postos os ovos, e na fase larval, as formigas operárias se alimentam exclusivamente destes fungos (Mayer et al., 2018).

Para gerar as primeiras operárias a rainha faz uso das suas reservas metabólicas (Weng et al., 2007; Vieira et al., 2010; Morera et al., 2018) e do tecido da planta ingerido por ela no momento da abertura do prostoma e da raspagem do parênquima (Mayer et al., 2018).

Quando se tornam adultas, as primeiras operárias refazem a abertura do prostoma (Morera et al., 2018), constroem orifícios nos nós que separam os entrenós (Weng et al., 2007), saem do colmo e realizam o patrulhamento (Sagers et al., 2000), que poderá ser alterado à medida que planta e colônia se desenvolverem (Marting et al., 2018). Na planta hospedeira, as formigas patrulham coletando corpúsculos alimentares, retirando insetos e plantas que possam ocasionar danos a *Cecropia* (Sagers et al., 2000) e restringindo a proliferação de fungos nocivos para a colônia (Lucas et al., 2019). Segundo Offenber e Damgaard (2019), as formigas possuem a capacidade de combater herbívoros e patógenos com praticamente a mesma eficiência. Mas para que isto aconteça é necessário que as

operárias sejam comunicadas por outras operárias corretamente, para que o recrutamento ocorra e assim possam combater a ação de herbívoros (Marting et al., 2018 a).

Se *Azteca* não estiverem presentes nas *Cecropia*, a taxa de herbivoria se eleva, demonstrando a importância destas formigas na defesa contra a ação de herbívoros (Mendes & Cornelissen, 2017). Esta proteção, no entanto, depende do nível de agressividade das colônias (Dejean et al., 2009; Marting et al., 2018 b) e da reação das operárias (Dejean et al., 2009) que defendem a planta se espalhando pelo corpo do herbívoro, mordendo (Wheeler et al., 1975), devorando, matando e expulsando da planta hospedeira (Dejean et al., 2009). Outro fator a considerar é o habitat onde as plantas estão estabelecidas, como observado nos estudos de Carneiro et al. (2018).

Quando as colônias de *Azteca* apresentam níveis altos de agressividade, este comportamento pode evitar danos as plantas hospedeiras, em contrapartida o mesmo não é observado para colônias menos agressivas, as quais não conseguem impedir a ação de herbívoros da mesma forma, sendo menos eficazes no patrulhamento e consequentemente recebendo menor quantidade de recursos alimentares das plantas, quando comparadas a colônias mais agressivas (Marting et al., 2018 b). Assim, a oferta de recursos das plantas também varia de acordo com a eficiência da proteção fornecida (Pringle et al., 2012). Por sua vez, tal eficácia depende de fatores como: espécie de formiga associada, nível de desenvolvimento da planta (ontogenia) e da colônia nidificante e o momento em que a planta é colonizada (Pringle et al., 2012). Na espécie *Azteca trigona*, por exemplo, foi observado que colônias intrusas mais numerosas tendem a ser mais eficientes no combate, vencendo e fazendo com que a colônia menor que habita a planta recue para dentro do ninho (Adams, 1990).

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo geral

Verificar se características morfofisiológicas das plantas de *Cecropia* influenciam no tamanho e comportamento das colônias de formiga *Azteca*, comparando habitats de mata secundária e pastagem de gado, Domínio Mata Atlântica.

3.2. Objetivos específicos

Identificar a relação entre a quantidade de recursos alimentar das plantas e o tamanho das colônias de formigas nidificantes em plantas de *Cecropia* nos habitats de mata secundária e pastagem.

Comparar o comportamento de agressividade das colônias nidificantes de plantas de *Cecropia* entre os habitats de mata secundária e pastagem.

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, ES. 1990. Boundary disputes in the territorial ant *Azteca trigona*: effects of asymmetries in colony size. *Anim. Behav.*, vol. 39, p. 321-328.

BONATO, V.; COGNI, R. & VENTICINQUE, EM. 2003. Ants nesting on *Cecropia purpurascens* (Cecropiaceae) in central amazonia: influence of tree height, domatia volume and food bodies. *Sociobiology*, vol. 42, No.3, p. 719-727.

BRIAND, F. & YODZIS, P. 1982. The phylogenetic distribution of obligate mutualism: evidence of limiting similarity and global instability. *Oikos*, vol. 39, no. 2 p. 273-275.

BRONSTEIN, JL.; ALARCÓN, R. & GEBER, M. 2006. The evolution of plant–insect mutualisms. *New Phytologist*, vol.172, p. 412–428.

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

CARNEIRO, MAF.; GAGLIOTI, AL.; CARVALHO, KS.; NASCIMENTO, IC. & ZINA, J. 2018. The Habitat Affects the Ecological Interactions between *Azteca* Forel (Hymenoptera: Formicidae) and *Cecropia* Loefl. (UrticaceaeJuss.). *Sociobiology*, vol. 65, no. 2, p.177-184.

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* , vol. 96, p. 57–63.

DO NASCIMENTO, RR.; BILLEN, J.; SANT'ANA, AEG.; MORGAN, ED. & HARADA, AY. 1998. Pygidial gland of *Azteca* nr. *bicolor* and *Azteca chartifex*: morphology and chemical identification of volatile components. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 24, no. 10, p. 1629-1637.

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

FARIAS, PRS.; A. Y. HARADA, AY.; FILGUEIRAS, CC.; LIMA, BG.; SALES, TM.; SILVA, AG. & SOUZA, BHS. 2018. Mapping *Azteca barbifex* Forel (Hymenoptera: Formicidae) dispersal in georeferenced orange (*Citrus sinensis* [L.] Osbeck) orchard in the Eastern Amazon, Brazil. *Insectes Sociaux*, vol. 65, p. 345–350.

GONÇALVES-SOUZA, P. & PAIVA, EAS. 2016. Food bodies of *Cecropia pachystachya* (Cecropiaceae) leaves: structural and functional features suggesting complementary role to Müllerian bodies. *NEW ZEALAND JOURNAL OF BOTANY*, p. 1-12.

GUTIÉRREZ-VALENCIA, J.; CHOMICKI, G. & RENNER, SS. 2017. Recurrent breakdowns of mutualisms with ants in the neotropical ant-plant genus *Cecropia* (Urticaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 111, p. 196–205.

LATTEMAN, TA.; MEAD, JE.; DUVALL, MA.; BUNTING, CC. & BEVINGTON, JM. 2014. Differences in Anti-Herbivore Defenses in Non-Myrmecophyte and Myrmecophyte *Cecropia* trees. *Biotropica*, vol. 46, no. 6, p. 652–656.

LONGINO, JT. 1989. Geographic variation and community structure in an ant-plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa Rica. *Biotropica*, vol. 21, no.2, p. 126-132.

LUCAS, J.; CLAY, NA. & KASPARI, M. 2018. Nutrient transfer supports a beneficial relationship between the canopy ant, *Azteca trigona*, and its host tree. *Ecological Entomology*, vol. 43, p. 1-8.

LUCAS, JM.; MADDEN, AA.; PENICK, CA.; EPPS, MJ.; MARTING, PR.; STEVENS, JL.; FERGUS, DJ.; DUNN, RR. & MEINEKE, EK. 2019. *Azteca* ants maintain unique microbiomes across functionally distinct nest chambers. *Proc. R. Soc. B*, vol. 286, no. 20191026, p. 1-9.

MARTING, PR.; KALLMAN, NM.; WCISLO, WT. & PRATT, SC. 2018. Ant-plant sociometry in the *Azteca-Cecropia* mutualism. *Scientific Reports*, vol. 8, no.17968, p. 1-15. a

MARTING, PR.; WCISLO, WT. & PRATT, SC. 2018 b. Colony personality and plant health in the *Azteca-Cecropia* mutualism. *Behavioral Ecology*, vol. 29, n. 1, p. 264–271.

MAYER, VE.; FREDERICKSON, ME.; MCKEY, D. & BLATRIX, R. 2014. Current issues in the evolutionary ecology of ant-plant symbioses. *New Phytologist*, vol. 202, p. 749–764.

MAYER, VE.; NEPEL, M.; BLATRIX, R.; OBERHAUSER, FB.; FIEDLER, K.; SCHOENENBERGER, J. & VOGLMAYR, H. 2018. Transmission of fungal partners to incipient *Cecropia*-tree ant colonies. *PLoS ONE*, vol. 13, n. 2, p. 1-17.

MCCLURE, M.; CHOUTEAU, M. & DEJEAN, A. 2008. Territorial aggressiveness on the arboreal ant *Azteca alfariby Camponotus blandus* in French Guiana due to behavioural constraints. *Comptes Rendus Biologies*, vol. 331, p. 663–667.

MENDES, GM. & CORNELISSEN, TG. 2017. Effects of plant quality and ant defence on herbivory rates in a neotropical ant-plant. *Ecological Entomology*, vol. 42, p. 668-674.

MORERA, J.; MORA-PINEDA, G.; ESQUIVEL, A.; HANSON, P. & PINTO-TOMÁS, AA. 2018. Detection, ultrastructure and phylogeny of *Sclerorhabditis neotropicalis* (Nematoda: Rhabditidae) nematodes associated with the *Azteca* ant-*Cecropia* tree symbiosis. *Rev. Biol. Trop.* vol. 66, n. 1, p. 368-380.

NISHI, AH. & ROMERO, GQ. 2008. Colonization pattern of *Cecropia* by *Azteca* ants: influence of plant ontogeny, environment and host plant choice by queens. *Sociobiology*, vol. 52, no. 2, p. 367-376.

OFFENBERG, J & DAMGAARD, C. 2019. Ants suppressing plant pathogens: a review. *Oikos*, vol. 00, p. 1–13.

OLIVEIRA, KN.; COLEY, PD.; KURSAR, TA.; KAMINSKI, LA.; MOREIRA MZ. & CAMPOS, RI. 2015. The effect of symbiotic ant colonies on plant growth: a test using an *Azteca-Cecropia* system. *PLoS ONE*, vol. 10, no. 3, p. 1-13.

ORTIZ, OO.; RIVERA-MONDRAGON, A.; PIETERS, L.; FOUBERT, K. & CABALLERO-GEORGE, C. 2019. *Cecropia telenitida* Cuatrec. (Urticaceae: Cecropieae):

Phytochemical diversity, chemophenetic implications and new records from Central America. *Biochemical Systematics and Ecology*, vol. 86, p. 1-8.

PRINGLE, EG.; DIRZO, R. & GORDON, DM. 2012. Plant defense, herbivory, and the growth of *Cordia alliodora* trees and their symbiotic *Azteca* ant colonies. *Oecologia*, vol. 170, p. 677-685.

RAMOS, RR.; FREITAS, AVL. & FRANCINI, RB. 2018. Defensive Strategies of a Noctuid Caterpillar in a Myrmecophytic Plant: are *Dyops* Larvae Immune to *Azteca* Ants? *Sociobiology*, vol. 65, n. 3, p. 397-402.

RICKSON, FR. 1976. Anatomical development of the leaf trichilium and mullerian bodies of *Cecropia peltata* L. *Amer. J. Bot.* vol. 63, no. 9, p.1266-1271.

SAGERS, CL.; GINGER, SM. & EVANS, RD. 2000. Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in an ant-plant mutualism. *Oecologia*, vol. 123, p. 582-586.

VIEIRA, AS.; FACCENDA, O.; ANTONIALLI-JUNIOR, WF. & FERNANDES, WD. 2010. Nest structure and occurrence of three species of *Azteca* (Hymenoptera, Formicidae) in *Cecropia pachystachya* (Urticaceae) in non-floodable and floodable pantanal areas. *Revista Brasileira de Entomologia*, vol. 54, n. 3, p. 441-445.

WENG, JW.; NISHIDA, K.; HANSON, P. & LAPIERRE, L. 2007. Biology of *Lissoderes Champion* (Coleoptera, Curculionidae) in *Cecropia* saplings inhabited by *Azteca* ants. *Journal of Natural History*, vol. 41, p.25-28, p. 1679-1695.

WHEELER, JW.; EVANS, SL.; BLUM, MS. & TORGERSON, RS. 1975. Cyclopentyl Ketones: Identification and Function in *Azteca* Ants. *Science*, vol. 187, p. 254-255.

5.0 CAPÍTULO 1

ARTIGO

Título: Habitat como fator de condicionalidade da interação mutualística formiga-planta no sistema *Cecropia-Azteca*.

Autores:

Arlon S Reis¹,
 Raymundo J Sá-Neto²,
 Ivan C do Nascimento³,
 Marcos A F Carneiro⁴,
 André L Gaglioti⁵
 Karine S Carvalho²

Periódico de submissão: Arthropod-Plant Interactions

Habitat como fator de condicionalidade da interação mutualística formiga-planta no sistema *Cecropia-Azteca*

Arlon S Reis¹, Raymundo J Sá-Neto², Ivan C do Nascimento³, Marcos A F Carneiro⁴, André L Gaglioti⁵
Karine S Carvalho²

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

Genética, Biodiversidade e Conservação

Karine S Carvalho

kscarvalho@uesb.edu.br

¹Programa de Pós Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação; Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia – UESB, Campus Jequié, BA, Brasil

²UESB, Departamento de Ciências Naturais, Campus Vitória da Conquista, BA, Brasil

<https://orcid.org/0000-0002-8689-9066> - Karine S Carvalho

<https://orcid.org/0000-0002-7775-4527> - Raymundo J Sá-Neto

³UESB, Departamento de Ciências Biológicas, Campus Jequié, BA, Brasil

<https://orcid.org/0000-0003-4036-3343> - Ivan C do Nascimento

⁴Vitória da Conquista, Brasil

<https://orcid.org/0000-0002-1416-0940> - Marcos A F Carneiro

⁵Universidade Estadual do Centro-Oeste (UNICENTRO), Programa de Pós-Graduação em Biologia Evolutiva –

PPGBE, Laboratório de Biologia Molecular e Genética em Plantas, Guarapuava-PR, Brasil

<https://orcid.org/0000-0002-2638-4642> - André L Gaglioti

Resumo

O mutualismo *Cecropia-Azteca* pode sofrer diversas variações espaço-temporais. Nesse sentido, o presente estudo verificou as relações entre características morfofisiológicas das plantas de *Cecropia pachystachya* e o tamanho das populações de suas colônias nidificantes (*Azteca ovaticeps* e *A. alfari*) em habitats de mata secundária e pastagem no Domínio Mata Atlântica. Nós hipotetizamos que plantas estabelecidas na pastagem, em matriz de gramínea, sob incidência direta do sol e sendo praticamente o recurso único para os herbívoros, crescem menos (i), abrigam colônias menores (ii) e menos agressivas (iii) quando comparadas às plantas da mata. Em cada habitat, coletamos 60 plantas hospedando em seu interior colônias de *Azteca* (rainha, operárias, imaturos e alados). A altura e o diâmetro do caule das plantas foram medidos e os corpúsculos mullerianos contados. Contamos o número de operárias, imaturos e alados como indicativo do tamanho das populações de *Azteca*. Realizamos testes do comportamento de agressividade entre indivíduos de 35 colônias diferentes. No geral, tanto plantas quanto colônias foram menores no pasto do que na mata. Em ambos os habitats, as

populações de *A. ovaticeps* foram maiores do que *A. alfari*, mas não foram mais agressivas. O habitat influenciou diretamente estruturas físicas das plantas e estas influenciaram o tamanho das populações de formigas. A conversão de florestas em habitats simplificados como pastagens pode conduzir a uma drástica redução ou extinção local de determinadas populações de formigas e comprometer as relações mutualísticas *Cecropia-Azteca*.

Palavras-chave: Domínio da Mata Atlântica, formiga-ecologia, conservação da biodiversidade

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

Abstract

Mutualism *Cecropia-Azteca* can suffer several spatio-temporal variations. In this sense, the present study verified the relationships between morphophysiological characteristics of *Cecropia pachystachya* plants and the size of the populations of their breeding colonies (*Azteca ovaticeps* and *A. alfari*) in habitats of secondary forest and pasture in the Atlantic Forest Domain. We hypothesized that plants established on pasture, in a grass matrix, under direct sunlight and being practically a unique resource for herbivores, grow less (i), harbor smaller colonies (ii) and less aggressive (iii) when compared to plants of the Woods. In each habitat, we collected 60 plants hosting *Azteca* colonies (queen, worker, immature and winged). The height and diameter of the stem of the plants were measured and the Müllerian bodies were counted. We counted the number of workers, immature and winged as an indicator of the size of the *Azteca* populations. We conducted aggressive behavior tests among individuals from 35 different colonies. In general, plants and colonies were smaller in the pasture than in the forest. In both habitats, the populations of *A. ovaticeps* were larger than *A. alfari*, but they were not more aggressive. The habitat directly influenced the physical structures of the plants and these influenced the size of the ant populations. The conversion of forests into simplified habitats such as pastures can lead to a drastic reduction or local extinction of certain populations of the ant and compromise *Cecropia-Azteca* mutualistic relations.

Key words: Atlantic Forest Domain, ant-ecology, biodiversity conservation

Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação

Introdução

Na região Neotropical ocorre um exemplo clássico de mutualismo entre plantas do gênero *Cecropia* Loefl. 1758 (Urticaceae Juss.) e formigas do gênero *Azteca* Forel 1878 (Dolichoderinae) que nidificam e se abrigam nas cavidades naturais dos caules ocos destas plantas (Janzen 1969; Jolivet 1986; Delabie et al. 2003). Atualmente, *Cecropia* tem 61 espécies descritas (Berg e Rosselli 2005; Gaglioti e Romaniuc-Neto 2012) e destas, cerca de 80% são mirmecófitas associadas a formigas (Davidson 2005), mais comumente do gênero *Azteca* (Longino 1991).

As plantas de *Cecropia* (conhecidas como embaúbas) são pioneiras exclusivas da região Neotropical (Schupp 1986; Berg e Rosselli 2005), distribuídas do sul do México ao norte da Argentina (Davidson 2005) em habitats abertos como bordas ou clareiras de mata (Longino 1989; Berg e Rosselli 2005), áreas alagadas e matas ciliares (Guerrero et al. 2010). As embaúbas produzem uma substância nutritiva, rica em glicogênio, proteínas e lipídios, que atraem as formigas (Janzen 1969; Rickson 1977; Dumpert 1978) - os corpúsculos mullerianos, localizados nos trichílios, que são tricomas glandulares na base do pecíolo das folhas (Janzen 1969; Jolivet 1986). Esta oferta de recurso estimula o patrulhamento das formigas na planta e, consequentemente, a proteção biótica contra herbívoros (Longino 1989; Berg et al. 2005; Davidson 2005). Outro tipo de corpúsculo pode

ocorrer na face abaxial da folha (*pearl bodies*) que também são utilizados como recursos alimentares para formigas (Rickson 1977; Risch e Rickson 1981; Jolivet 1986).

As espécies de *Azteca* que nidificam em embaúbas, apresentam como característica um comportamento altamente agressivo (Yu e Davidson 1997). Apesar dessa agressividade, Carneiro et al. (2018) demonstraram que a remoção artificial de colônias de *A. alfari* não aumentou as taxas de herbivoria de duas espécies de *Cecropia* estabelecidas em áreas de pastagem, onde a herbivoria foi muito alta em relação à mata. Na mata secundária, no entanto, apenas a presença dessa espécie diminuiu os níveis de herbivoria enquanto a espécie congênere e simpátrica, *A. ovaticeps*, não apresentou diferença (Carneiro et al. 2018). De fato, Bruna et al. (2004) revela que a liberação de feromônios de alarme no momento do ataque variam entre as espécies de formiga. Ainda segundo Marting et al. (2018) os níveis de herbivoria estão relacionados ao comportamento de agressividade da colônia, ou seja, quanto mais agressiva menor os danos à planta hospedeira.

As relações mutualísticas podem variar entre espécies e dentro da mesma espécie de planta, ao longo de sua distribuição geográfica (Longino 1989; Berg et al. 2005). Dessa forma, estudos do mutualismo *Cecropia-Azteca* em diferentes habitats podem elucidar a evolução dos fatores que determinam ou influenciam variações nas características das plantas e no comportamento das formigas. Nesse contexto, o presente estudo verificou a influência das características morfofisiológicas das plantas no tamanho e comportamento das populações de *Azteca* nidificando em habitats de mata secundária e pastagem de gado. Considerando a estrutura totalmente modificada da pastagem, onde as embaúbas crescem rodeadas por um “mar de gramíneas”, expostas à incidência direta de raios solares (condição que pode alterar a fisiologia e morfologia geral da vegetação; Nishi e Romero 2008), e são basicamente o único recurso dos herbívoros (Carneiro et al. 2018), hipotetizamos que plantas da pastagem crescem menos (i), abrigam colônias menores (ii) e menos agressivas que as colônias da mata (iii).

Material e Métodos

Área de Estudo e Desenho Experimental:

O presente estudo foi desenvolvido em habitats de Domínio da Mata Atlântica em quatro áreas: duas de mata secundária (área 1: 14°13'31.53"S, 39°27'59.49"O; área 2: 14°11'35.44"S, 39°39'5.30"O) e duas de pastagem de gado (área 1: 14°12'37.02"S, 39°34'59.25"O; área 2: 14°3'42.31"S, 39°55'38.97"O). Todas as quatro áreas localizam-se às margens de rodovias (BR 330 e BA 548: municípios Ibirapitanga, Ubatã, Barra do Rocha e Itagi) no Estado da Bahia, Brasil (Fig. 1) e sofrem ação periódica de queimadas e desmatamento para evitar o desenvolvimento da vegetação ao longo dessas rodovias. O distanciamento entre as áreas foi de no mínimo um quilometro.

O Estado da Bahia apresenta clima tropical, com temperaturas que podem ultrapassar os 30 °C (Brasil 2021). Na região do semiárido baiano a precipitação anual é inferior a oitocentos milímetros e na litorânea é superior a mil e seiscentos milímetros (Brasil 2021). Referente aos biomas, no Estado da Bahia pode-se encontrar: Caatinga, Cerrado, Bioma Marinho e Mata Atlântica (Brasil 2021).

Em nosso estudo todas as áreas estão localizadas no bioma Mata Atlântica. A vegetação é do tipo ombrófila densa, constituída por espécies de plantas arbóreo-arbustivas (Brasil 1994). As áreas de mata secundária são compostas por plantações de cacau e árvores originárias da Mata Atlântica para o sombreamento desse agrossistema, sistema de silvicultura conhecido como “cabruca” (Rolim e Chiarello 2004). Em algumas dessas áreas também se encontram plantações de banana (*Musa spp.*), jaca (*Artocarpus heterophyllus*), laranja

(*Citrus sinensis*), limão (*Citrus limon*) e pequenas hortaliças (alface, tomate, coentro etc). As áreas de pastagem são áreas abertas para criação de gado, com o solo dominado por gramíneas e árvores esparsas que servem de eventual abrigo (sombreamento) para o gado.

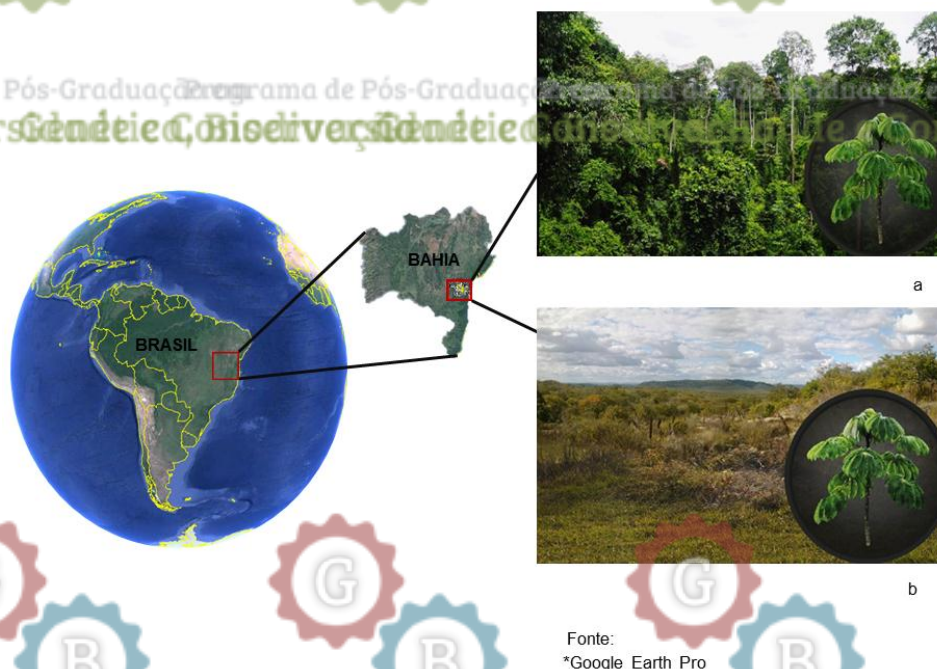


Fig. 1 Localização das áreas de estudo evidenciando plantas de *Cecropia pachystachya* selecionadas em habitat de mata secundária (a) e pastagem (b), Domínio da Mata Atlântica, Bahia, Brasil. Imagens a e b fonte: www.google.com

Em cada área, selecionamos aleatoriamente, 30 plantas de *Cecropia pachystachya* Trécul 1847 (Urticaceae), totalizando 60 plantas por habitat (mata secundária e pastagem). Selecionamos plantas com altura mínima de um metro (para evitar colônias incipientes) e altura máxima de 7 metros (para viabilizar o transporte e manuseio) apresentando tronco único (para evitar efeitos de rebrotamento). Não estabelecemos distância mínima entre as plantas baseados na assunção que plantas sem ramificação lateral, abrigam apenas uma colônia de formiga. Todas as plantas foram medidas e georreferenciadas.

A fim de relacionar recurso alimentar vegetal e atividade das formigas, registramos em campo, por meio de fotografia digital, os corpúsculos müllerianos encontrados, para posterior contagem. Para certificação da colonização da planta, sacudíamos levemente o seu tronco. Plantas colonizadas em geral apresentam enxameamento de operárias instantâneo após perturbação. Em seguida, coletamos as plantas inteiras, com auxílio de um facão, e serramos os caules para facilitar o transporte e acondicioná-los em sacos plásticos. Todo o material foi etiquetado e transportado para o laboratório de Ecologia de Artrópodes e Mirmecologia (LEAM) da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), Campus de Jequié, Brasil. No LEAM medimos o diâmetro (interno e externo) de todos os caules com o uso de paquímetro digital e contamos o número de formigas em cada colônia (operárias, imaturos e alados). As formigas foram triadas e acondicionadas em álcool 70% e alguns exemplares foram separados para montagem e identificação pela coleção de referência do LEAM.

Experimento de agressividade:

Para testar o comportamento de agressividade das formigas, confrontamos operárias pertencentes a colônias diferentes que foram mantidas vivas a 25°C e umidade controlada em câmara BOD (mínimo 6 horas e máximo 48 horas). Realizamos 35 confrontos constituídos por cinco observações (totalizando 175 observações) dentro de uma arena (gerbox) de 5x5 cm. Em cada confronto, depositamos cinco operárias de uma colônia e após um minuto, depositamos mais cinco operárias de outra colônia. Registramos e categorizamos o comportamento durante cinco minutos seguindo o protocolo de Zorzal et al. (2021): 0 = ignora; 1= antenação; 2= evasão; 3= elevação de gáster; 4= contato: puxando extremidades do corpo; 5= luta (0-2: não agressivos; 3-5: agressivos). Os experimentos foram realizados no LEAM. Para evitar a fuga das formigas, adicionamos uma fina camada de detergente e talco neutros na borda da gerbox. A higienização da gerbox foi realizada após cada confronto.

Análise de dados:

Utilizamos teste T ou seu equivalente não paramétrico (Mann-Whitney) para comparar características das plantas e tamanho das colônias entre os habitats (mata secundária e pastagem). Diferenças no comportamento das formigas foram testadas por meio de Análise de Variância (ANOVA) utilizando confronto como fonte de variação e categoria de agressividade como variável dependente.

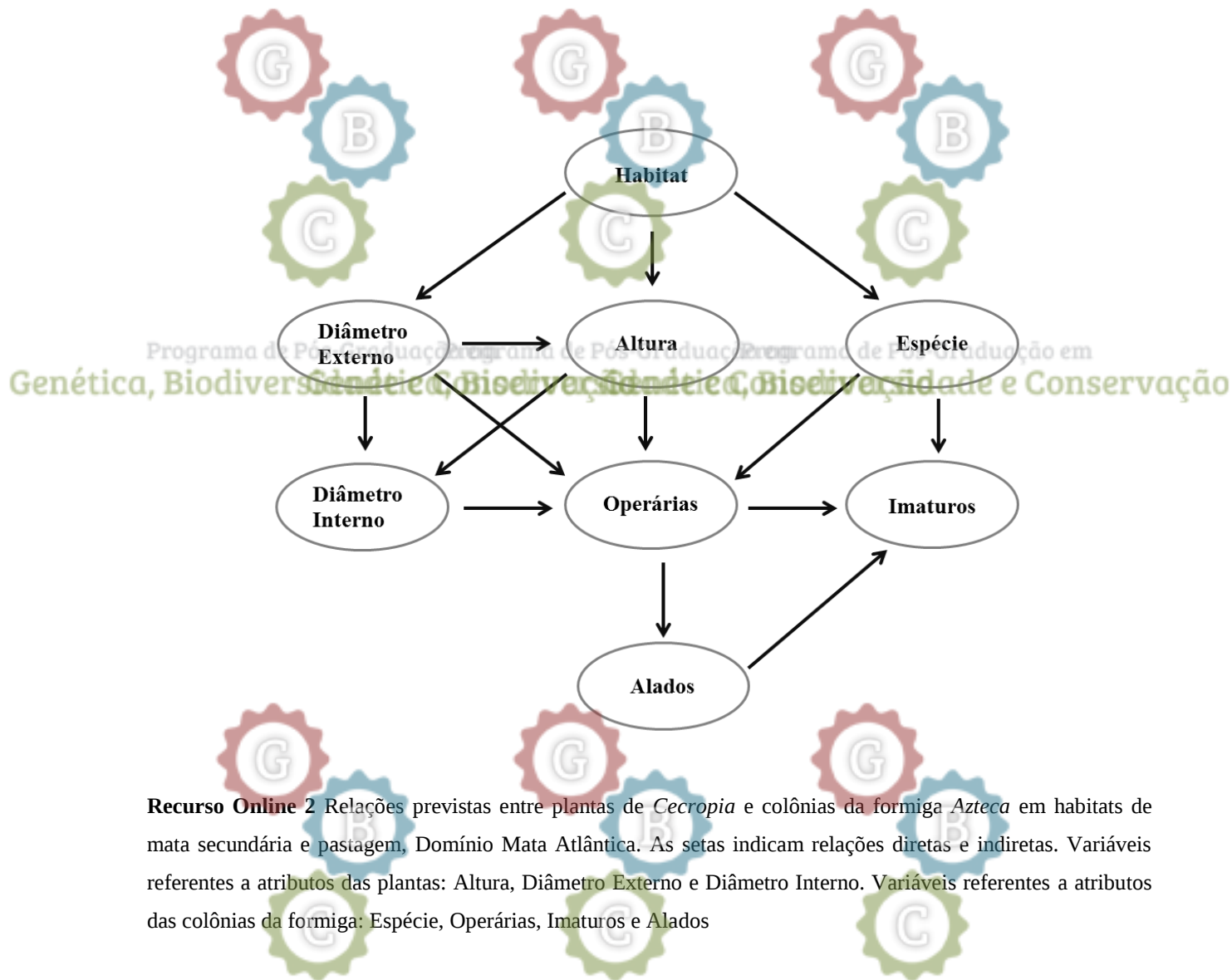
Para estabelecer as relações entre características das plantas, tamanho das populações de formigas e habitat, realizamos modelos de equações semiestruturais (SEM). Definimos a priori um conjunto de equações, conforme mostrado no quadro (Recurso Online 1) que explicam a complexidade das relações entre as variáveis, demonstrado pela figura (Recurso Online 2). O modelo inicial apresentava o habitat como variável exógena e as demais variáveis como endógenas, baseado no conhecimento prévio sobre a relação das variáveis.

A análise utilizou o pacote SEM (Fox et al. 2020) do Software R (Team 2020, versão 3.6.3). Utilizamos um otimizador não linear (Gay 1990) para as variáveis que não apresentaram distribuição normal. Devido a existência de múltiplos tipos de variáveis não lineares, foi realizada apenas uma observação qualitativa por meio dos efeitos positivos ou negativos das relações, sem inferência de efeito indireto das variáveis (Gay 1990). Após a análise inicial, as relações não significativas, para um alfa = 0.05, foram removidas e um modelo secundário foi calculado. Este novo modelo, mais simples, foi comparado através da razão de verossimilhança com o modelo inicial para verificar se existe perda de informação com a simplificação do modelo (Burnham e Anderson 2002; Arnold 2010).

Recurso Online 1 Equações das relações entre plantas (*Cecropia pachystachya*) e formigas (*Azteca*) em habitats de mata secundária e pastagem (Domínio da Mata Atlântica). Operárias, Imaturos e Alados: métricas das colônias de formigas; Altura, diâmetros interno e externo: métricas das plantas

Variável Resposta	Variáveis Explicativas	Referências	Detalhes	Tipo
Imaturos	1. Alados 2. Operárias 3. Espécie de Formiga	Fonseca (1993)	Quantidade de Indivíduos Imaturos	Contagem

Alados	1. Operárias	Shik (2008)	Quantidade de Indivíduos Alados	Contagem
Operárias	1. Espécie de Formiga 2. Diâmetro Interno 3. Diâmetro Externo 4. Altura	Marting et al.(2018); Fonseca (1993)	Quantidade de Operárias	Contagem
Diâmetro Interno	1. Diâmetro Externo 2. Altura	Zhang et al. (2009); Santos (2000)	Diâmetro interno da <i>Cecropia</i>	Contínua
Altura	1. Habitat 2. Diâmetro Externo	Santos (2000)	Altura da <i>Cecropia</i> por estimativa	Contínua não normal
Diâmetro Externo	1. Habitat	Nishi & Romero, (2008)	Diâmetro Externo da <i>Cecropia</i>	Contínua
Espécie de Formiga	1. Habitat	Leal et al. (2012); Carneiro et al. (2018)	0: espécie <i>Azteca alfari</i> e 1: espécie <i>Azteca ovaticeps</i>	Dummy
Habitat	Variável Exógena	Carneiro et al. (2018)	0: Campo e 1: Floresta	Dummy



Recurso Online 2 Relações previstas entre plantas de *Cecropia* e colônias da formiga *Azteca* em habitats de mata secundária e pastagem, Domínio Mata Atlântica. As setas indicam relações diretas e indiretas. Variáveis referentes a atributos das plantas: Altura, Diâmetro Externo e Diâmetro Interno. Variáveis referentes a atributos das colônias da formiga: Espécie, Operárias, Imaturos e Alados

Resultados

Caracterização das plantas de *Cecropia pachystachya* em habitats de mata secundária e pastagem:

As plantas da mata secundária foram em média mais altas ($4,4 \text{ m} \pm 1,4$), do que as plantas do pasto ($3,1 \text{ m} \pm 0,8$; $t = 5,650$; $p \leq 0,0001$; $n = 112$) (Fig. 2).

O mesmo padrão foi observado para o diâmetro do caule (Fig.2), tanto o diâmetro externo (mata: $31,1 \text{ mm} \pm 8,4$; pasto: $27,5 \text{ mm} \pm 6,4$; $t = 2,325$; $p \leq 0,0020$; $n = 97$) quanto para o diâmetro interno (mata: $19,1 \text{ mm} \pm 6,6$; pasto: $14,8 \text{ mm} \pm 4,5$; $t = 3,791$; $p \leq 0,0001$; $n = 97$).

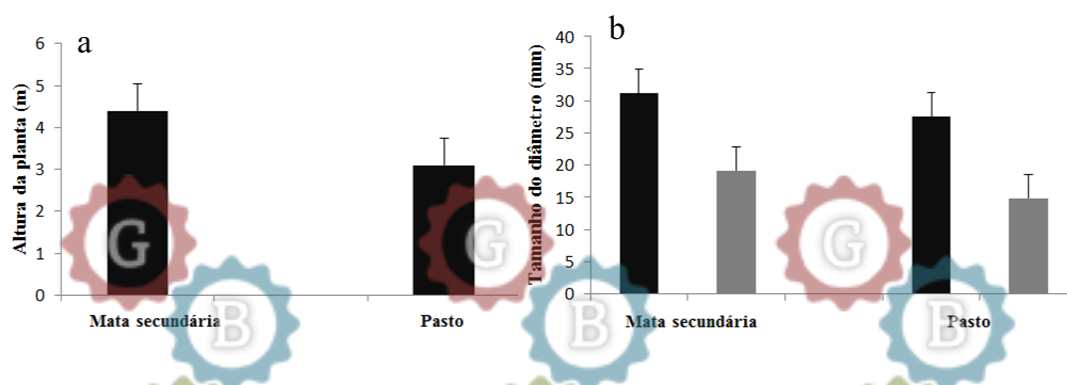


Fig. 2 Altura (a) e espessura (b) de plantas de *Cecropia pachystachya* estabelecidas em habitats de mata secundária e pasto (Domínio da Mata Atlântica), Bahia, Brasil. Colunas de cor preta apresentadas na fig. 2b

representam o tamanho do diâmetro externo e aquelas de cor cinza representam o tamanho do diâmetro interno. Barras representam Erro Padrão

Corpúsculos mullerianos foram observados em apenas oito plantas (sete colonizadas por *Azteca ovaticeps* e uma colonizada por *A. alfari*), todas encontradas na mata secundária, observamos grande variação na quantidade destes (31-374 corpúsculos/planta).

Tamanho e comportamento das populações da formiga *Azteca* em habitats de mata secundária e pastagem:

Em ambos os habitats, registramos duas espécies de *Azteca* colonizando as plantas de *Cecropia pachystachya*: *A. ovaticeps* e *A. alfari*. As colônias em plantas da mata secundária foram mais populosas que as colônias em plantas do pasto apenas para a primeira espécie, evidenciando o efeito da espécie de formiga sobre os tamanhos de suas populações (Fig 3).

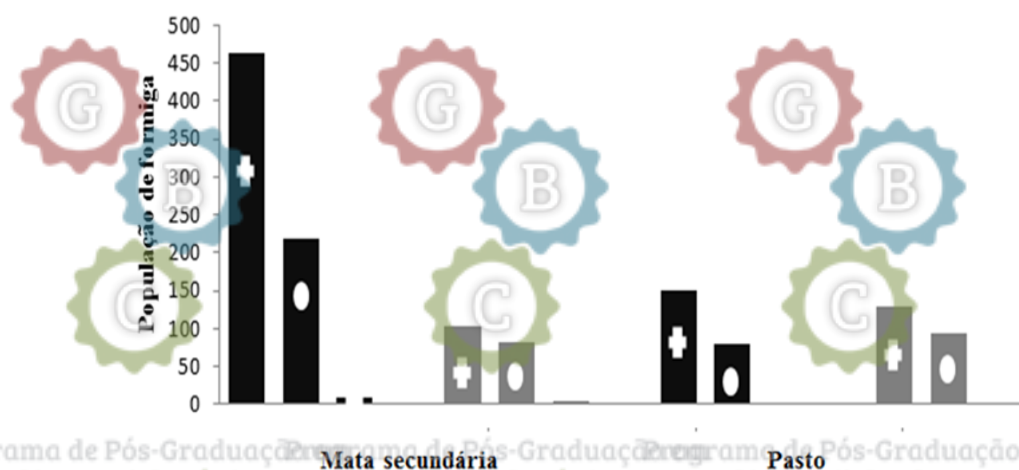


Fig. 3 Tamanho das populações (número de operárias: figura do sinal de mais; número de imaturos: figura de forma oval; número de alados: figura retangular) das espécies de formiga *Azteca* nidificando em plantas de *Cecropia pachystachya* estabelecidas em habitats de mata secundária e pasto, Domínio da Mata Atlântica. Colunas de cor preta representam a espécie de formiga *Azteca ovaticeps* e colunas de cor cinza a espécie *A. alfari*

As colônias de *A. ovaticeps* foram significativamente mais populosas que as colônias de *A. alfari*, tanto em número de operárias (*A. ovaticeps*: 4,278; *A. alfari*: 2,050; Mann-Whitney = 969,000; $p \leq 0,001$; $n = 112$) quanto em número de imaturos (*A. ovaticeps*: 4,157,5; *A. alfari*: 2,170,5; Mann-Whitney = 1,089,5; $p \leq 0,011$; $n = 112$). O número de alados não diferiu entre as populações (*A. ovaticeps*: 3,664; *A. alfari*: 2,664; Mann-Whitney = 1,583; $p \leq 0,608$; $n = 112$).

As colônias maiores de *A. ovaticeps* não demonstraram maior agressividade quando suas operárias foram confrontadas com operárias de *A. alfari* ($F = 1,466$; $p \leq 0,215$; $df = 4$; $n = 175$). De um modo geral, o comportamento dominante entre as formigas foi o de “luta cravando mandíbula” (nível 5 de agressividade).

Relações entre o habitat, planta de *Cecropia* e populações de *Azteca*:

A exceção da relação entre habitat e espécie de formiga, todas as relações observadas foram significativas (Tab. 1). O habitat afetou diretamente altura e diâmetro (externo) das plantas e indiretamente o tamanho das populações da *Azteca*, que por sua vez, apresentou influência direta (número de operárias) da espécie (Fig. 4).

Tab. 1 Relações entre plantas de *Cecropia pachystachya* e colônias de formiga *Azteca* em habitats de mata secundária e pastagem, Domínio da Mata Atlântica

Variáveis	Coefficiente +/-	Z	p	Relação
gam13	0.649 +/- 0.078	8.252	< 0,01	Imaturos <--- Operárias
gam23	0.370 +/- 0.096	3.860	< 0,01	Alados <--- Operárias
gam34	0.205 +/- 0.084	2.417	< 0,01	Operarias <--- Espécie
beta37	0.483 +/- 0.084	5.696	< 0,01	Operarias <--- Diâmetro externo
beta57	0.727 +/- 0.066	10.918	< 0,01	Diâmetro interno <--- Diâmetro externo
beta56	0.199 +/- 0.066	2.988	< 0,01	Diâmetro interno <--- Altura
beta67	0.587 +/- 0.072	8.147	< 0,01	Altura <--- Diâmetro externo
lamb68	0.310 +/- 0.072	4.311	< 0,01	Altura <--- Habitat
lamb78	0.235 +/- 0.099	2.377	< 0,01	Diâmetro externo <--- Habitat
V[Habitat]	1.000 +/- 0.144	6.928	< 0,01	Habitat <--> Habitat
C[Habitat, Espécie]	0.115 +/- 0.102	1.121	NA	Espécie <--> Habitat
V[Espécie]	1.000 +/- 0.144	6.928	< 0,01	Espécie <--> Espécie
V[Operárias]	0.692 +/- 0.099	6.928	< 0,01	Operárias <--> Operárias
V[Imaturos]	0.578 +/- 0.083	6.928	< 0,01	Imaturos <--> Imaturos
V[Alados]	0.862 +/- 0.124	6.928	< 0,01	Alados <--> Alados
V[Diâmetro externo]	0.944 +/- 0.136	6.928	< 0,01	Diâmetro externo <--> Diâmetro externo
V[Diâmetro interno]	0.239 +/- 0.034	6.928	< 0,01	Diâmetro interno <--> Diâmetro interno
V[Altura]	0.471 +/- 0.068	6.928	< 0,01	Altura <--> Altura

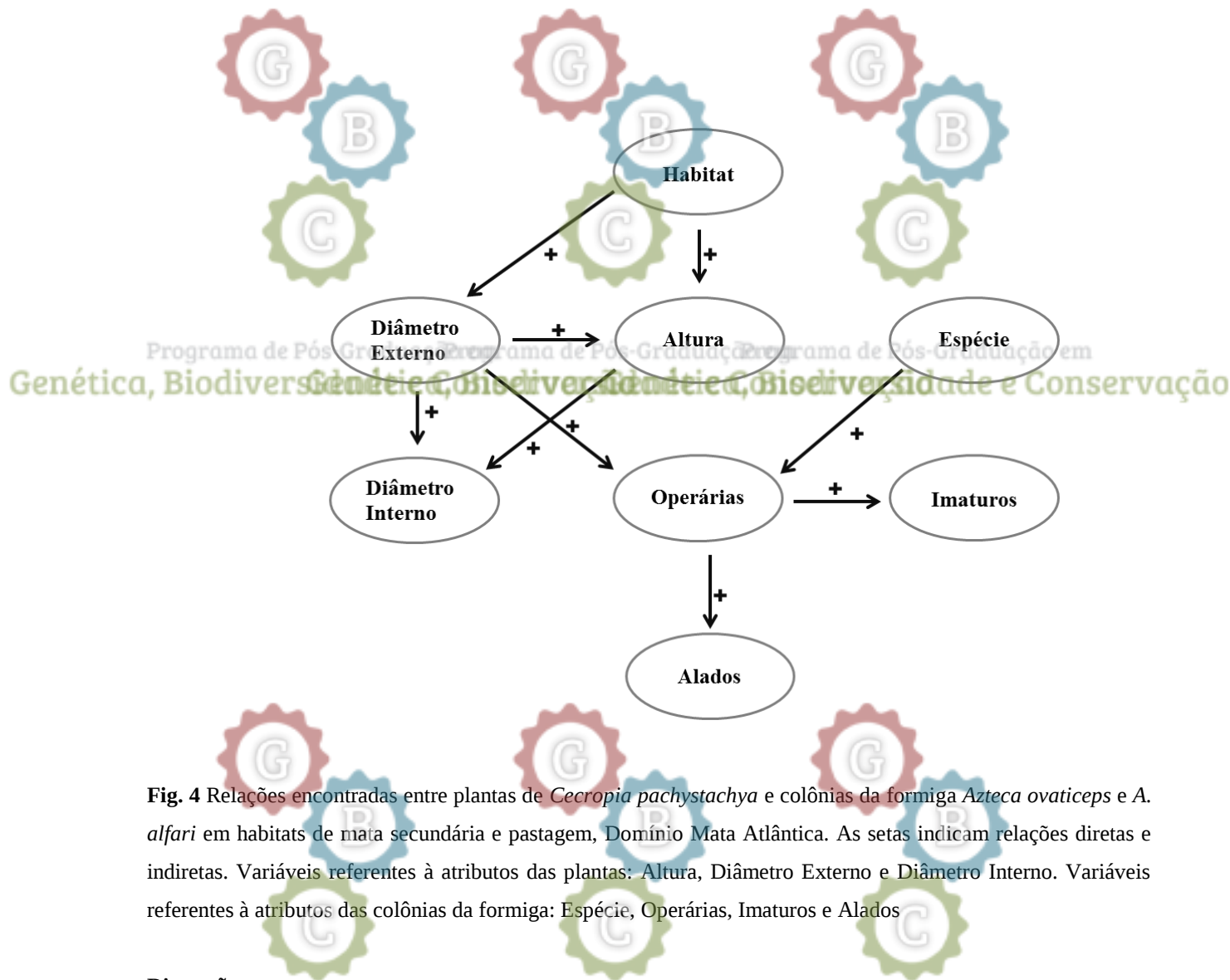


Fig. 4 Relações encontradas entre plantas de *Cecropia pachystachya* e colônias da formiga *Azteca ovaticeps* e *A. alfari* em habitats de mata secundária e pastagem, Domínio Mata Atlântica. As setas indicam relações diretas e indiretas. Variáveis referentes à atributos das plantas: Altura, Diâmetro Externo e Diâmetro Interno. Variáveis referentes à atributos das colônias da formiga: Espécie, Operárias, Imaturos e Alados

Discussão

As plantas e as colônias do habitat de pasto foram menores que as da mata. No entanto, colônias menores não foram menos agressivas, sugerindo que talvez não haja uma relação direta entre o comportamento de agressividade e tamanho das populações de *Azteca*. Esse resultado, corrobora com os estudos com a espécie *Azteca constructor* no Panamá, nos quais foi demonstrado que o comportamento de agressividade não foi relacionado com o tamanho das colônias (Marting et al. 2018 a) e sim pela oferta de corpúsculos alimentares e domácias (Marting et al. 2018 b). De fato, tais recursos vegetais são essenciais para manutenção do mutualismo formiga-planta (Fonseca 1999).

No nosso estudo, recursos vegetais oferecidos pelas plantas, especificamente os corpúsculos mullerianos, foram extremamente variáveis na mata, mas no pasto, foram totalmente ausentes. Embora outros fatores possam ter contribuído para esse resultado (ex: o “confinamento” de indivíduos mantidos vivos para os testes de agressividade pode ter conduzido o esgotamento desse recurso dentro dos ninhos) não se pode descartar efeitos do habitat sobre a disponibilidade desse recurso vegetal principalmente porque outros estudos já demonstraram efeitos de outros recursos vegetais alterando populações de formigas (Bruna et al. 2005). Nesse sentido, nossos resultados apontam para a existência de efeitos do habitat no fenótipo da planta mirmecófita *Cecropia pachystachya* afetando o tamanho de populações de *Azteca*.

De fato, as populações de *A. ovaticeps* foram maiores na mata secundária do que no pasto, enquanto que a congênera e simpátrica *A. alfari* não revelou diferenças no tamanho das populações entre os habitats. Também

as colônias de *A. ovaticeps* foram maiores que as colônias de *A. afari*, a única exceção foi a abundância de alados, que tanto pode aumentar com o aumento da pluviosidade (Dejean et al. 2012) quanto com a idade da colônia (Wagner e Gordon 1999), fatores não medidos no presente estudo.

É provável que as colônias de *A. ovaticeps* apresentem colônias maiores na mata devido ao maior tamanho das plantas desse habitat (altura e espessura do colmo) em comparação ao pasto. Existem estudos revelando a relação positiva entre tamanho da planta e tamanho da colônia de *Azteca*. (Marting et al. 2018 a; Nishi e Romero 2008), embora variações específicas possam existir. Tais variações podem explicar porque o tamanho das populações de *A. alfari* não variou em função do tamanho das plantas.

Independentemente de variações específicas, nosso estudo aponta para uma possível vulnerabilidade na relação mutualística entre formigas do gênero *Azteca* e plantas do gênero *Cecropia*, frente a mudanças estruturais do ambiente. Se limitações impostas pelas plantas controlam o crescimento das populações de formigas, elas podem, entre outros fatores, comprometer o investimento reprodutivo dessas populações com implicações à espécie a médio e longo prazo.

A relação entre plantas de *Cecropia*, com suas estruturas especializadas (domácias) para abrigar formigas *Azteca*, vai muito além do oferecimento desse recurso. A planta disponibiliza recompensas pelo patrulhamento de operárias na proteção contra herbivoria e ainda se beneficia de nutrientes adicionais mobilizados pelas formigas. Heil e McKey (2003) estimam que cerca de 90% do nitrogênio da planta vem de restos de formigas (carcaças de formigas e outros artrópodes mortos) e cerca de 80% do carbono da formiga pode derivar da planta hospedeira.

Embora as plantas produzam recursos para atrair as formigas, elas independem da colonização por formigas para produzi-los (Rickson 1976). As formigas, no entanto, não nidificam em plantas com recursos escassos (Bonato et al. 2003), evidenciando sua dependência da qualidade das plantas. Desta forma, o habitat, como mostrado no presente estudo, pode mediar o mutualismo *Cecropia-Azteca*.

Embora a relação oferta e procura de recursos entre plantas e formigas varie em diversos caminhos (ex: eficiência da proteção fornecida - Pringle et al. 2012; ontogenia da planta e da colônia - Pringle et al. 2012) e diversos fatores influenciam na sobrevivência da vegetação (Kersch e Fonseca 2005), o desmatamento seguramente pode contribuir para modificações deletérias de habitats. Nesse sentido, o mutualismo *Cecropia-Azteca* surgido há cerca de 8 milhões de anos (Gutiérrez-Valencia et al., 2017) pode estar seriamente comprometido, especialmente se consideramos que a história natural das formigas é restrita à distribuição e disponibilidade das plantas.

Conclusão e Implicações

Independentemente dos fatores que afetam o mutualismo *Cecropia-Azteca*, nosso estudo revela que o habitat de forma indireta limitou o crescimento das populações de *Azteca*. A conversão de florestas em habitats simplificados como pastagens pode conduzir a uma drástica redução ou até mesmo uma extinção local de determinadas populações e/ou comprometer relações mutualísticas.

Agradecimentos: Todos os autores contribuíram com a concepção, desenho experimental e análise dos resultados do estudo. A coleta de dados foi realizada por Arlon S. Reis, Ivan Cardoso do Nascimento, Marcos A. F. Carneiro e Karine S. Carvalho. As análises estatísticas foram realizadas por Raimundo Sá-Neto. A primeira

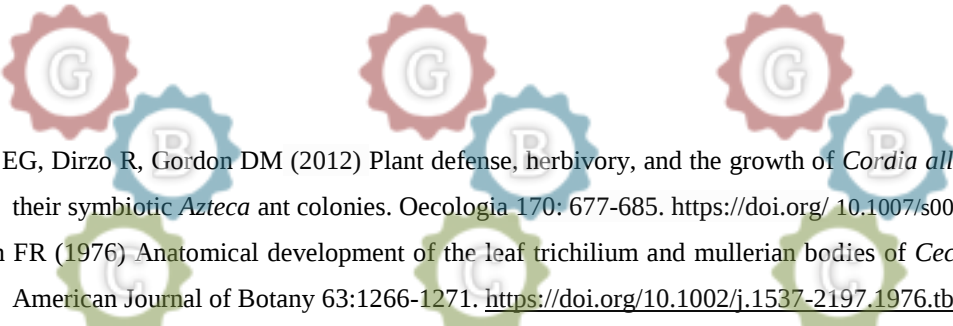
versão do manuscrito foi escrita por Arlon S. Reis, Karine S. Carvalho e André L. Gaglioti e todos os demais autores contribuíram com as versões anteriores até a conclusão e aprovação do manuscrito final. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior -Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, apoio por meio de bolsa, do PPGGBC - Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB) e o Laboratório de Ecologia de Artrópodes – LEAM, ambos contribuindo com apoio logístico. Agradecemos a Silas Augusto Ferraz Carneiro pela elaboração do mapa. A Daniel Oliveira Roriz, Gabriel Souto dos Santos e Lavínia de Almeida Raimundo pelo auxílio nas coletas de campo, triagem do material e testes laboratoriais.

O autores não têm conflito de interesses a declarar que sejam relevantes para o conteúdo deste artigo.

Referências Bibliográficas

- Arnold TW (2010) Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *Journal of Wildlife Management* 74: 1175-1178. <https://doi.org/10.1111/j.1937-2817.2010.tb01236.x>
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, Alemanha
- Berg CC, Rosselli PF (2005) *Cecropia*. *Flora Neotropica* 94:1–230.
- Berg CC, Rosselli PF, Davidson DW (2005) “*Cecropia*”. Bronx, New York: Botanical Garden, *Flora Neotropica Monograph* 94: 1-230.
- Bonato V, Cogni R, Venticinque EM (2003) Ants nesting on *Cecropia purpurascens* (Cecropiaceae) in central amazonia: influence of tree height, domatia volume and food bodies. *Sociobiology* 42: 719-727.
- Brasil. Conselho Nacional do Meio Ambiente (1994) Resolução nº 24, de 31 de janeiro de 1994. https://www.mma.gov.br/estruturas/202/_arquivos/conama_res_cons_1994_001_estgios_sucessionais_de_flor_estas_sp_202.pdf. Acesso em 05 de julho de 2020
- Brasil. Secretaria de Ciência, Tecnologia e Inovação (2021) Atlas Eólico da Bahia. http://www2.secti.ba.gov.br/atlasWEB/meio_ambiente_p1.html. Acesso em 18 de junho de 2021
- Bruna EM, Lapola DM, Vasconcelos HL (2004) Interspecific variation in the defensive responses of obligate plant-ants: experimental tests and consequences for herbivory. *Oecologia* 138: 558-565. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1455-5>
- Bruna EM, Vasconcelos HL, Heredia S (2005) The effect of habitat fragmentation on communities of mutualists: Amazonian ants and their host plants. *Biological Conservation* 124: 209–216. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.026>
- Carneiro MAF, Gaglioti AL, Carvalho KS, Nascimento IC, Zina J (2018) The Habitat Affects the Ecological Interactions between *AztecaForel* (Hymenoptera: Formicidae) and *Cecropia* Loefl. (UrticaceaeJuss.). *Sociobiology* 65: 177-184. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i2.2044>
- Davidson DW (2005) *Cecropia* and its biotic defenses. In: Berg, CC, Rosselli PF (eds) *Flora Neotropica Monograph* 94: *Cecropia*. Organization for Flora Neotropica, New York, pp 214-226
- Dejean A, Petitclerc F, Roux O, Orivel J, Leroy C (2012) Does exogenic food benefit both partners in an ant-plant mutualism? The case of *Cecropia obtusa* and its guest *Azteca* plant-ants. *Comptes Rendus Biologies* 335: 214–219. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2012.01.002>

- Delabie JHC, Ospina M, Zabala G (2003) Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. In: Fernández F (ed) Introducción a las hormigas de la región Neotropical, 1ª ed. Acta Noturna, Bogotá, pp 167-180
- Dumpe K (1978) The Social Biology of Ants. Pitman Publishing Limited, London
- Fonseca CR (1999) Amazonian ant-plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. Journal of Tropical Ecology 15: 807-825.
- Fonseca CR (1993) Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. Oikos 67: 473-482. <https://doi.org/10.2307/3545359>
- Fox J, Nie Z, Byrnes J (2020) SEM: Structural Equation Models. R package version 3.1-11
- Gaglioti AL, Romaniuc-Neto S (2012) Urticaceae. In: Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Giulietti AM, Martins SE (eds) Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, vol 7. FAPESP, São Paulo, pp 331-361.
- Gay DM (1990) Usage summary for selected optimization routines. Computing Science Technical Report 153. AT & T Bell Laboratories, Murray Hill
- Guerrero RJ, Delabie JHC, Dejean A (2010) Taxonomic contribution to the *aurita* group of the ant genus *Azteca* (Formicidae: Dolichoderinae). Journal of Hymenoptera Research: Festschrift Honoring Roy Snelling 19: 51-65.
- Gutiérrez-Valencia J, Chomicki G, Renner SS (2017) Recurrent breakdowns of mutualisms with ants in the neotropical ant-plant genus *Cecropia* (Urticaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 111: 196–205. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.04.009>
- Heil M, McKey D (2003) Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. Annu Rev Ecol Evol Syst 34:425–553. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132410>
- Janzen DH, (1969) Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. Ecology 50: 147-153. <https://doi.org/10.2307/1934677>
- Jolivet P (1986) Les Fourmis et les Plantes, un exemple de coévolution. Boubée, Paris
- Kersch MF, Fonseca CR (2005) Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. Ecology 86: 2117–2126. <https://doi.org/10.1890/04-1916>
- Leal IR, Filgueiras BKC, Gomes JP, Iannuzzi L, Andersen AN (2012) Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. Biodivers Conserv 21: 1687–1701. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0271-9>
- Longino JT (1989) Geographic variation and community structure in an ant-plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa Rica. Biotropica 21: 126-132. <https://doi.org/10.2307/2388703>
- Longino JT (1991) Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting *Azteca* ants. Journal of Natural History 25: 1571-1602. <https://doi.org/10.1080/00222939100770981>
- Marting PR, Kallman NM, Wcislo WT, Pratt SC (2018 a) Ant-plant sociometry in the *Azteca*-*Cecropia* mutualism. Scientific Reports 8: 1-15. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36399-9>
- Marting PR, Wcislo WT, Pratt SC (2018 b) Colony personality and plant health in the *Azteca*-*Cecropia* mutualism. Behavioral Ecology 29: 264–271. <https://doi.org/10.1093/beheco/arx165>
- Nishi AH, Romero GQ (2008) Colonization pattern of *Cecropia* by *Azteca* ants: influence of plant ontogeny, environment and host plant choice by queens. Sociobiology 52: 367-376.

- 
- Pringle EG, Dirzo R, Gordon DM (2012) Plant defense, herbivory, and the growth of *Cordia alliodora* trees and their symbiotic *Azteca* ant colonies. *Oecologia* 170: 677-685. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2340-x>
- Rickson FR (1976) Anatomical development of the leaf trichilium and mullerian bodies of *Cecropia peltata* L. *American Journal of Botany* 63:1266-1271. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1976.tb13210.x>
- Rickson FR (1977) Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia peltata* on selected Caribbean Islands. *American Journal of Botany* 64: 585-592. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1977.tb11895.x>
- Risch J, Rickson FR (1981) Mutualism in which ants must be present before plants produce food bodies. *Nature* 291: 149-150. <https://doi.org/10.1038/291149a0>
- Rolim SG, Chiarello AG (2004) Slow death of Atlantic forest trees in cocoa agroforestry in southeastern Brazil. *Biodiversity and Conservation* 13: 2679–2694. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-2142-5>
- Santos FAM (2000) Growth and leaf demography of two *Cecropia* species. *Revta brasil. Bot.* 23: 133-141. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000200003>
- Shik JZ (2008) Ant colony size and the scaling of reproductive effort. *Functional Ecology* 22: 674-681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01428.x>
- Schupp EW (1986) *Azteca* protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees. *Oecologia* 70: 379-385. <https://doi.org/10.1007/bf00379500>
- Team RC (2020) R: A language and environment for statistical computing, version 3.6.3. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Wagner D, Gordon DM (1999) Colony age, neighborhood density and reproductive potential in harvester ants. *Oecologia* 119: 175-182. <https://doi.org/10.1007/s004420050774>
- Yu DW, Davidson DW (1997) Experimental studies of species-specificity in *Cecropia*– ant relationships. *Ecological Monographs* 67: 273-294. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0273:ESOSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0273:ESOSI]2.0.CO;2)
- Zhang C, Zhao X, Gao L, Gadow KV (2009) Gender, neighboring competition and habitat effects on the stem growth in dioecious *Fraxinus mandshurica* trees in a northern temperate Forest. *Annals of Forest Science* 66: 812. <https://doi.org/10.1051/forest/2009068>
- Zorzal G, Camarota F, Dias M, Vidal DM, Lima E, Fregonezi A, Campos RI (2021) The dear enemy effect drives conspecific aggressiveness in an *Azteca-Cecropia* system. *Sci Rep* 11: 6158. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-85070-3>
- 



6. CONCLUSÕES GERAIS

Concluimos que características morfológicas das plantas de *C. pachystachya* influenciam no tamanho das colônias de *Azteca* e que o tamanho das colônias não influencia no comportamento de agressividade das colônias nidificantes nos habitats de mata secundária e pastagem. Nossos dados mostraram que indiretamente o habitat interfere no crescimento da colônia, chamando atenção para o risco que a conversão da floresta em habitats mais simples como pastagem de gado, pode acarretar tanto nas relações mutualísticas quanto para as populações de *Azteca*.