

Associações entre *Cinara atlantica*, seus inimigos naturais e formigas

Susete do Rocio Chiarello Penteado¹, Sonia Maria Noemberg Lazzari², Wilson Reis Filho¹, Mariane Aparecida Nickele²

¹Embrapa Florestas, C.P. 319, CEP 83411-000, Colombo, PR, Brasil

²Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, C.P. 19020, CEP 81531-980, Curitiba, PR, Brasil

*Autor correspondente:
susete@cnpf.embrapa.br

Termos para indexação:

Simbiontes
Predadores
Parasitoides
Pulgão-gigante-do-pínus
Pinus taeda

Index terms:

Symbionts
Predators
Parasitoids
Large pine aphid
Pinus taeda

Histórico do artigo:

Recebido em 02/08/2011
Aprovado em 03/08/2012
Publicado em 28/09/2012

doi: 10.4336/2012.pfb.32.71.309

Resumo - O estudo das relações existentes entre espécies ou populações é uma excelente ferramenta para se conhecer os fenômenos ecológicos. Dentre as interações possíveis entre duas espécies destaca-se o mutualismo entre formigas e insetos que produzem *honeydew*. Enquanto o *honeydew* é um "lixo" para os afídeos, pode ser fonte de alimento para as formigas. O tipo de interação existente entre afídeos e seus inimigos naturais, denominada "predação intraguildas" ou predação por inimigos naturais que dividem a mesma presa, é uma interação que ocorre nas comunidades de afídeos. A maioria dos inimigos naturais nesse sistema interage assimetricamente em função das diferenças no tamanho do corpo, estratégia de alimentação e prioridades de cada espécie. Em agroecossistemas, a consequência dessa relação torna-se particularmente importante para o controle biológico de pragas de importância econômica. No Brasil, existem poucas publicações sobre a associação entre formigas, afídeos e seus inimigos naturais, principalmente na área florestal. Assim, este trabalho teve como objetivos organizar a informação de estudos que enfocam essas associações e discutir um caso real envolvendo o pulgão-gigante-do-pínus, *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae), seus inimigos naturais e as formigas *Solenopsis invicta* e *Camponotus rufipes*, em plantios de *Pinus taeda*.

Associations between *Cinara atlantica*, its natural enemies and ants

Abstract - The study of the relationship between species or populations is an excellent tool to learn about ecological phenomena. Among the possible interaction between two species, it is highlighted the mutualism between ants and insects that produce *honeydew*. While *honeydew* is "garbage" for the aphids it can be a food source for ants. The type of interaction between aphids and their natural enemies, known as "intraguild predation" or predation of natural enemies that share the same prey is an interaction that occurs in aphid communities. The majority of natural enemies in this system interact asymmetrically according to differences in body size, feeding strategy and priorities of each species. In agroecosystems, the consequence of this relation becomes particularly important for the biological control of pests of economic importance. In Brazil, few publications refer to the association among ants, aphids and their natural enemies, specifically in forest areas. Thus, this work had the objective to review studies regarding these association and discuss a field observed case involving the giant conifer aphid, *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae), its natural enemies and the ants *Solenopsis invicta* and *Camponotus rufipes*, occurring on *Pinus taeda*.

Introdução

Entender as interações entre espécies ou populações é um pré-requisito para se conhecer os fenômenos ecológicos (Abrams, 1987). Odum (1985) estabeleceu, teoricamente, oito tipos de interações entre duas espécies, sendo uma delas o mutualismo, definindo o termo como a associação entre duas espécies, visando à sobrevivência, sendo que ambas as espécies são beneficiadas e cada componente desta interação é chamado de simbioante. Um dos exemplos mais conhecidos de mutualismo é a relação existente entre formigas e hemípteros que produzem *honeydew* (afídeos e cochonilhas) (Way 1963). As formigas são atraídas pelo *honeydew* e, conseqüentemente, protegem os hemípteros dos seus inimigos naturais, podendo também atacar outros insetos fitófagos que competem pela mesma fonte de alimento dos afídeos (Ito & Higashi, 1991; Floate & Whitham, 1994).

As interações mutualísticas existentes entre duas espécies podem ser diversas e complexas, variando desde altamente especializadas até a perda dessas associações, sendo classificadas em associação obrigatória e facultativa. Uma vez que os afídeos apresentam essas associações, muitas vezes com a mesma espécie de formiga, é um grupo de insetos ideal para o estudo dos custos e benefícios que interferem no mutualismo (Boucher, 1985).

As relações mutualísticas entre formigas e hemípteros são conhecidas como trofobiose e essa relação tem despertado o interesse de muitos pesquisadores (Delabie, 2001). Stadler & Dixon (1999), referindo-se à relação afídeos-formiga, acrescentam que é provável que a trofobiose tenha iniciado como uma relação predador-presa. Entretanto, essa atividade foi inibida pelas formigas pela presença e disponibilidade de *honeydew*. Polis et al. (1989) e Rosenheim (1998) acrescentam que cada vez um maior número de pesquisadores têm concordado que a supressão populacional de pragas pode ser significativamente afetada pela “predação intraguildas”, ou seja, a predação por inimigos naturais que dividem a mesma presa. Rosenheim et al. (1995) usam o termo predação intraguildas em um sentido amplo, definindo guilda como todo o organismo que divide uma mesma fonte de alimento a qual é explorada da mesma ou de diferentes formas. Este tipo de interação pode incluir tanto organismos muito próximos taxonomicamente, como muito distantes, e isto irá, em certo grau, influenciar nas conseqüências da interação.

No Brasil, principalmente na área florestal, são encontradas poucas publicações sobre a associação entre formigas, afídeos e seus inimigos naturais. Assim, este trabalho teve como objetivos fazer uma revisão de estudos que enfocam esta associação e discutir um caso real envolvendo o pulgão-gigante-do-pinus, *Cinara atlantica*, seus inimigos naturais e as formigas *Solenopsis invicta* e *Camponotus rufipes*, em plantio de *Pinus taeda*.

Associação entre formigas, afídeos e seus inimigos naturais

As relações mutualísticas entre formigas e hemípteros são conhecidas como trofobiose e diversas formas desta relação podem ocorrer em diferentes famílias de Hemiptera, onde algumas delas podem apresentar um mutualismo obrigatório, embora o mutualismo facultativo ou meramente oportunista com as formigas seja mais frequente. Os casos mais comuns de trofobiose facultativa são encontrados nas famílias Coccoidea e Aphididae e, por esta razão, nestes insetos ocorrem adaptações morfológicas ou comportamentais destinadas a facilitar as interações com as formigas (Delabie, 2001). Stadler & Dixon (1998) alegam que o mutualismo obrigatório entre formigas e afídeos é raro e apenas poucas espécies mostram adaptações, as quais são essencialmente fisiológicas. Way (1963) e Fowler et al. (1991) sugerem que os sifúnculos, juntos com a extremidade do abdômen dos afídeos, mimetizam uma cabeça de formiga, oferecendo trofolaxia. Em certos afídeos, a redução do sifúnculo pode ser uma adaptação à associação com formigas (Sudd, 1987).

O mutualismo é mantido apenas quando os custos desta associação são baixos e os benefícios altos para ambas as partes. Considerando que o *honeydew* é um “lixo” para os hemípteros, o mutualismo apresenta um baixo custo para eles. Outros custos que estão associados a ambas as partes são variáveis e dependem das circunstâncias. Por exemplo, as formigas se aproveitam desta associação não apenas pelo *honeydew*, mas também como fonte de proteína ou lipídeo quando predam estes insetos (Way, 1963).

Way (1963) e Addicott (1979) relataram que fatores intrínsecos ao mutualismo como as espécies de formigas e de afídeos envolvidas, a distância da colônia do hemíptero aos ninhos das formigas e mesmo as condições climáticas, podem exercer uma complexidade de efeitos na relação afídeo-formiga.

A baixa incidência de associação com formigas em muitas famílias de afídeos pode indicar que, embora haja benefícios potenciais aparentes, há também custos consideráveis para alguns afídeos, que limitam o desenvolvimento das associações mutualísticas (Bristow, 1991). Uma desvantagem clara para os afídeos na associação obrigatória é a restrição do habitat, pois a distribuição de uma espécie particular de formiga é usualmente mais restrita que a distribuição de uma planta. Certamente, a lentidão como os hemípteros inserem e retiram seus estiletos das plantas durante sua alimentação, pode ser um dos fatores determinantes na evolução da mirmecofilia em diferentes espécies (Delabie, 2001).

As espécies mais comuns de formigas que mantêm relação de trofobiose pertencem principalmente às subfamílias Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae (Carroll & Janzen, 1973).

A formiga de fogo, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), tem sido constatada em muitos ecossistemas e ganhou notoriedade pelo seu efeito penetrante em habitats não nativos (Vinson, 1997). Styrsk & Eubank (2010) constataram a existência de uma associação mutualística facultativa entre com o pulgão-do-algodoeiro *Aphis gossypii* Glover e *S. invicta*. Verificaram que, embora o pulgão seja considerado uma praga, sua presença em níveis baixos a moderados pode beneficiar indiretamente a planta pela supressão de outras pragas mais daninhas, como a lagarta, *Spodoptera exigua* (Hübner, 1808) (Lepidoptera: Noctuidae), resultando em um produção média de 30% mais botões florais e 10% mais sementes, nas plantas com presença dos afídeos.

Buckley (1987a, 1987b) verificou em experimentos, nos quais os afídeos foram criados na presença e na ausência de formigas, que os primeiros são beneficiados, uma vez que as formigas promoveram melhor desempenho reprodutivo e maior crescimento da colônia. Com a remoção do *honeydew* há redução do risco de mortalidade pelo ataque de fungos.

De acordo com Fagundes et al. (2005), a associação formiga-hemípteros pode também afetar outro nível trófico, uma vez que o comportamento predatório e agressivo das formigas próximo à fonte de alimento, afeta o desempenho de outros herbívoros (Stadler & Dixon, 1999) e seus inimigos naturais (Del-Claro & Oliveira, 2000). Assim, sob a ótica da herbivoria, a associação dos hemípteros com as formigas pode causar um efeito negativo no desempenho dos demais

herbívoros presentes, pela alteração do comportamento de oviposição e alimentação, ou um efeito indireto positivo causado pela diminuição do ataque pelos inimigos naturais. Em adição, a simples presença de hemípteros alimentando-se da planta hospedeira pode alterar a qualidade desta, produzindo um efeito indireto negativo nos outros herbívoros (Dixon, 1998).

Outro fator importante observado nas associações formigas-afídeos-planta hospedeira, é que a presença de formigas regula a abundância dos afídeos na planta (Flatt & Weisser, 2000) e inibe o desenvolvimento de microorganismos, uma vez que elas coletam o excesso de *honeydew* (Way, 1963; Heil & McKey, 2003; Stadler & Dixon, 2005), que é o meio de cultura para o desenvolvimento de fungos.

Eubanks et al. (2002) observaram um significativo aumento da mortalidade de joaninhas (Coccinellidae) e de crisopídeos (Neuroptera), ocasionado pela espécie *Solenopsis invicta*. As joaninhas sobreviveram 50% menos e os crisopídeos 38%, quando na presença das formigas. Constataram, porém, que a sobrevivência de aranhas não foi afetada.

A formiga de fogo tem sido citada como um importante predador de uma vasta variedade de insetos praga, incluindo, *Anthonomus grandis grandis* Boheman (Sterling, 1978; Sturm et al., 1990); *Diatraea saccharialis* (F.) (Negm & Hensley, 1967; Bessin & Reagan, 1993); *Haematobia irritans* (L.) (Lemke & Kissam, 1988; Hu & Frank, 1996); *Anticarsia gemmatalis* Hubner (Lee et al., 1990), *Stegasta bosqueella* (Chambers) (Vogt et al., 2001) e a mosca branca (Homoptera: Aleyrodidae), em casa de vegetação (Morrill, 1977). Como consequência, alguns produtores, no sudeste dos Estados Unidos a consideram como um inseto benéfico (Eubanks et al., 2002). Entretanto, outros estudos trazem à tona a questão do efeito da formiga de fogo em agroecossistemas (Negm & Hensley, 1967; Sterling, 1978; Sturm et al., 1990; Vinson, 1994), uma vez que ela preda indiscriminadamente predadores que atacam insetos benéficos e também insetos praga (Ricks & Vinson, 1970; Morrill, 1977; Lee et al., 1990; Vinson 1994).

A maioria dos inimigos naturais de hemípteros evita as colônias em que as formigas estão presentes, em função da agressividade destas. Contudo, uma vez que essas colônias persistem por mais tempo que as não associadas a formigas, alguns predadores podem se utilizar delas quando colônias livres de formigas são

escassas. Além disso, poucos inimigos naturais de hemípteros são mirmecófilos (Sloggett & Majerus, 2000). Para investigar este fenômeno, Sloggett & Majerus (2000) realizaram um estudo com afídeos e coccinelídeos em *P. sylvestris*, em áreas com presença ou ausência da formiga *F. rufa*, no sul da Inglaterra. O afídeo *Schizolachnus pineti* (Fabricius, 1781), que não apresenta associação com formigas e nem aparentemente é predado por *F. rufa*, exibiu um marcante declínio na população, no final do verão, mas persistiu em ambas as áreas em densidades muito baixas. Os outros afídeos estudados foram *C. pinea* e *C. pini*, que ocorrem nos brotos e galhos de *Pinus* e estão frequentemente associados a formigas, incluindo membros do grupo *F. rufa*. Estas espécies ocorreram em altas populações quando associadas a *F. rufa*, e apenas colônias destes afídeos associadas à formiga foram encontradas no final do verão. Os coccinelídeos afidófagos, *Myrrha octodecimguttata* (L.), *Harmonia quadripunctata* (Pontoppidan), *Anatis ocellata* (L.) e *Myzia oblongoguttata* (L.), são abundantes em *P. sylvestris* (Majerus, 1994). *Coccinella magnifica* Redtenbacher, é um coccinelídeo que apresenta associação obrigatória com a formiga *F. rufa* (Sloggett et al., 1998), podendo ter desenvolvido esta associação para evitar os períodos de baixa população de afídeos (Majerus, 1994).

Sloggett & Majerus (2000) observaram que a presença de *F. rufa* modificou a fauna de coccinelídeos em *P. sylvestris*. Foram observadas diferenças não apenas na abundância de diferentes espécies de coccinelídeos, na presença e ausência de *F. rufa*, mas também, após a paralisação da atividade da formiga, no outono, um aumento na abundância relativa da maioria das espécies de coccinelídeos. As espécies *A. ocellata* e *M. octodecimguttata* foram raras quando as formigas estavam presentes. *M. oblongoguttata* é a espécie mais especializada com relação à dieta (Majerus, 1994), enquanto que *C. septempunctata* e *A. ocellata* incluem em sua dieta uma variedade de outras fontes de alimento (Triltsch, 1997).

A coexistência dos inimigos naturais de hemípteros e formigas pode ser dividida em dois tipos, dependendo da permanência da associação. No primeiro, ocorre uma permanência temporária, onde a maioria dos parasitoides e predadores provavelmente prefere os hemípteros não associados a formigas, pois representa um menor custo para eles. Entretanto,

em certas condições, a escolha pelos hemípteros associados a formigas pode ser favorável, se as colônias não associadas forem escassas. O segundo tipo de coexistência é mais permanente, sendo uma associação obrigatória ou quase obrigatória (Bristow, 1984; Mahdi & Whittake, 1993). Alguns inimigos naturais de hemípteros são mirmecófilos, ocorrendo com uma ou mais espécies de formigas, em parte ou em todo o seu ciclo de vida (Sloggett et al, 2008). Nestes casos, as formigas formam uma parte essencial do habitat dos inimigos naturais e a predação ocorre nos arredores das formigas.

O fato de alguns inimigos naturais de hemípteros apresentarem associação facultativa com as formigas pode ser um ponto de partida para a evolução da mirmecofilia nestes insetos. Durante períodos de baixas populações de hemípteros, os coccinelídeos, que se alimentam de afídeos, alimentam-se de pólen, néctar, seiva e outros insetos (Majerus, 1994).

Majerus (1994) reportou que *F. rufa* e *F. obscuripes* Forel são altamente eficientes na defesa dos hemípteros contra coccinelídeos não mirmecófilos. *F. rufa* muitas vezes ataca os coccinelídeos na ausência dos hemípteros, e as operárias foram observadas carregando os coccinelídeos para seus ninhos, sugerindo que algumas vezes eles são igualmente atacados como presas potenciais.

A exploração da seiva do floema em brotos, galhos e tronco de árvores requer adaptações especiais, como o comprimento dos estiletos, que devem ser longos para atingir os canais de seiva localizados mais profundamente. Os afídeos que vivem nesses ambientes são particularmente mais vulneráveis a predadores, pois são incapazes de retirar seu estilete rapidamente para escapar, explicando o fato destes afídeos apresentarem mirmecofilia obrigatória (Dixon, 1998). Entretanto, o número de afídeos que se alimentam de partes lenhosas de plantas é relativamente baixo (Dixon et al., 1995), explicando também porque a mirmecofilia obrigatória é incomum.

As espécies de *Cinara* estão frequentemente associadas a formigas e existem grandes evidências de que muitas das espécies não conseguem sobreviver sem esta associação (Ohio State University, 2011). As espécies que ocorrem em coníferas excretam *honeydew* que contém entre 30% e 70% do trissacarídeo melezitose, sendo espécies tipicamente associadas a formigas (Fischer & Shingleton 2001). Dentre as

formigas, *Camponotus herculeanus* (Linnaeus, 1758) está frequentemente associada a espécies de *Cinara* (Sanders, 1964).

Bishop & Bristow (2001) observaram que em áreas com uma alta população de *Formica exsectoides* Forel, ocorria também uma alta infestação de *Cinara banksiana* Pepper & Tissot, 1955 e da cochonilha *Toumeyella parvicornis* (Cockerell), às quais são mirmecófilas obrigatórias.

Sloggett & Majerus (2000) estudaram a associação de *Cinara pinea* (Mordwilko, 1895) e *Cinara pini* (Linnaeus, 1758) com *Formica rufa* (Linnaeus, 1761) em *Pinus sylvestris* (Linnaeus, 1753), alegando que esses afídeos apresentam uma associação facultativa com formigas. Observaram que durante todo o período as espécies de *Cinara* ocorreram em altas populações associada a *F. rufa*.

Reis Filho et al. (2001) realizaram um estudo em plantios de *Pinus taeda* em Rio negrinho, SC e Arapoti e Sengés, PR, e observaram, respectivamente, a presença de 70%, 100% e 60% de plantas contendo a presença de *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), *Cinara pinivora* (Wilson, 1919) (Figura 1) e de formigas. As espécies de formigas observadas foram *Solenopsis invicta*, *Camponotus rufipes* (Figura 2), *Dorymyrmex* sp. (nos três locais), *Brachymyrmex* sp. e *Pseudomyrmex* sp. (Arapoti e Sengés). Em Sengés, observaram que havia ninhos de *Solenopsis invicta* na região do colo em 100% das plantas.

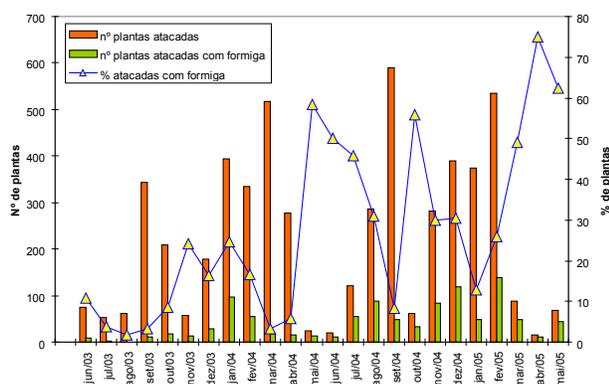


Figura 1. Flutuação populacional de *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae) e das formigas associadas, *Solenopsis invicta* e *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae) em um plantio de *Pinus taeda*, em Três Barras, SC.

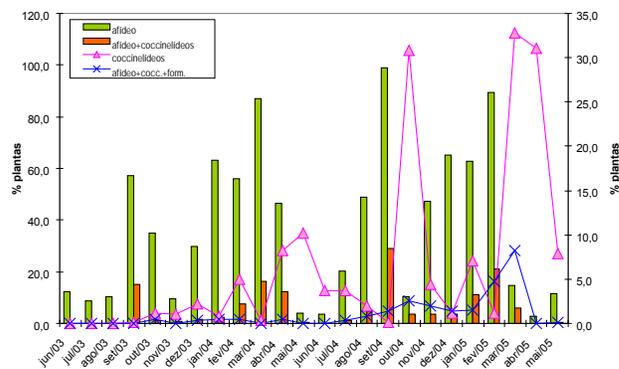


Figura 2. Porcentagem de plantas com a presença de Coleoptera: Coccinellidae encontrados na ausência e na presença de *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae) e na presença das formigas *Solenopsis invicta* e *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae), em Três Barras, SC.

Queiroz (2005) realizou um estudo em plantios de *P. taeda* localizado no município de Três Barras, SC, e constatou que em 23% das plantas com colônias de *C. atlantica* estavam presentes formigas, durante todo o período amostral, que se estendeu de fevereiro de 2004 a maio de 2005. Iede (2003) registrou a presença das seguintes espécies de formigas associadas a *C. atlantica* e *C. pinivora*: *Camponotus rufipes*, *Crematogaster* sp., *Dorymyrmex* sp., *Pseudomyrmex* sp. e *Solenopsis invicta* em Rio Negrinho, SC, e Sengés e Arapoti, PR.

Segundo Delabie (2001), as formigas de regiões tropicais têm aversão por espaços vazios. Assim, qualquer medida de controle aplicada contra uma espécie de formiga pode resultar em sua exclusão (talvez) e sua substituição (certamente) por outra espécie de formiga. Esta nova espécie poderá chegar junto com um grupo de espécies associadas, incluindo trofobiontes (que podem ser mais daninhos à planta que as pragas que estavam presentes anteriormente), patógenos de plantas, inimigos naturais dos trofobiontes, seus parasitoides e hiperparasitoides.

A composição e importância do honeydew

O *honeydew* é o excesso de seiva elaborada ingerida, que passa rapidamente pela câmara filtro e é eliminada pelo ânus. É composto por uma mistura de água e carboidratos solúveis (incluindo glicose, sucrose, frutose e outros), aminoácidos, amidos, ácidos orgânicos, álcool, auxinas e sais (Auclair, 1963; Way, 1963).

A produção de *honeydew* é extremamente variável e a quantidade eliminada foi estimada como sendo várias vezes o peso do corpo do inseto, por hora (Auclair, 1963; Larsen et al., 1992). A sua constituição difere qualitativa e quantitativamente, dependendo se a formiga está presente ou não e o tipo de planta hospedeira (Stadler & Dixon, 1999).

A composição bioquímica do *honeydew* pode, em parte, explicar a relação mutualística (Kiss, 1981; Völkl et al., 1999). O *honeydew* de muitos afídeos e coccídeos contém muitos oligossacarídeos, como malto-sacarose, malto-trissacarose, melezitose, entre outros, indicando atividade de invertase no trato digestivo. A melezitose, que é excretada em altas concentrações (mais de 40%) no *honeydew* de diversas espécies, é aparentemente sintetizada pelo afídeo (Auclair, 1963). Petelle (1980) sugere que o papel da melezitose é reduzir a absorção de açúcares pela parede intestinal. Kiss (1981) considera que a síntese e excreção desse trissacarídeo no *honeydew* dos afídeos têm a função evolutiva de atrair formigas nas associações mutualísticas entre esses dois organismos.

Na sua relação com os afídeos, algumas vezes o *honeydew* pode ser a única fonte de alimento para as formigas. Geralmente, a quantidade de proteínas e aminoácidos presentes no *honeydew* varia entre espécie de afídeo e de planta. Como as formigas estimulam os afídeos a se alimentarem de duas a três vezes mais que o normal e uma vez que os adultos das formigas não tem necessidade de proteínas, somente de açúcares, o *honeydew* é um alimento perfeito para elas. Contudo, as formigas não são sempre favoráveis aos afídeos, pois, se a população de afídeos aumenta muito, elas matam um pequeno número deles e os utilizam para alimentar as suas larvas (Ohio State University, 2011).

Os afídeos que se alimentam de folhas produzem menos *honeydew* que aqueles que se alimentam de galhos ou tronco e a qualidade e a quantidade de *honeydew* determina o nível de interação afídeo-formiga (Takeda et al., 1982). Fischer & Shingleton (2001) verificaram que quando as formigas são escassas, os afídeos podem aumentar a atratividade do seu *honeydew*, aumentando a quantidade produzida, ou aumentando o nível de melezitose. Contudo, Stadler & Dixon (1998) sugerem que a grande quantidade de *honeydew* excretada pode ter um alto custo metabólico para os afídeos e isto pode explicar porque os afídeos reduzem a produção de *honeydew* quando as formigas estão ausentes. Similarmente, se a melezitose tiver um alto custo metabólico para ser sintetizada, os

afídeos podem reduzir a sua produção em um ambiente onde não há formigas.

Geralmente a formiga “solicita” o *honeydew* tocando a extremidade do abdomen do inseto com suas antenas (Way, 1963; Dejean & Bourgoïn, 1998). Quando o *honeydew* é expelido, o afídeo mantém as gotas na extremidade do abdomen até que seja removido pelas formigas (Larsen et al., 1992). Mas em muitos casos, o *honeydew* é expelido, independentemente da presença de formigas. Quando isto ocorre, é depositado na planta e posteriormente utilizado pelas formigas (Dejean et al., 1996).

A eliminação física ou mecânica do *honeydew* é certamente um dos mais importantes problemas na evolução dos hemípteros. Esta incapacidade pode levar à morte dos insetos pela contaminação com fungos ou simplesmente por “afogamento” no excesso de líquido (Gullan & Kosztarab, 1997). Way (1963) e Gullan & Kosztarab (1997) relataram que o mecanismo mais comum dos hemípteros para se mover e remover o *honeydew* é pelo estremeamento de seu corpo, o que permite que o excesso de *honeydew* seja lançado para fora do seu corpo, o mais longe possível, ou mesmo, pelos movimentos de suas pernas posteriores.

Os hemípteros produtores de *honeydew* podem ser equivalentes ecologicamente às plantas com nectários extraflorais. A presença de formigas e insetos sugadores de seiva pode ser entendida como um mecanismo benéfico para a planta, se a densidade do trofobionte permanecer baixa. Além disso, o fato das formigas cuidarem da população dos hemípteros lhes garante um acesso permanente à fonte de *honeydew*, sem precisar depender de variações sazonais de uma fonte de alimento produzida pelas plantas hospedeiras (Cushman & Addicott, 1991).

Apenas 40% das espécies de afídeos apresentam mutualismo obrigatório com formigas. Em geral, a intensidade deste mutualismo é correlacionada com a quantidade e qualidade do *honeydew* e a demanda por alimento, pelas formigas (Bonser et al., 1998; Völkl et al., 1999).

Outros insetos como as abelhas podem utilizar o *honeydew* para a produção dos méis de melato (Moreira & Maria, 2001). Doner (1977) acrescentou que o mel de melato é rico nos trissacarídeos melezitose e 1-cestose e, de acordo com Moreira & Maria (2001), o conteúdo de melezitose é um parâmetro importante na caracterização de méis de melato.

Interações intraguilidas

A predação intraguilidas ganhou notoriedade após o trabalho de Polis et al. (1989), os quais mostraram que estas interações, que podem ocorrer em diferentes níveis tróficos, tem o potencial para afetar a distribuição, abundância e evolução das espécies envolvidas.

Embora se pensasse que este tipo de relação fosse raro, diferentes estudos tem demonstrado que elas são comuns e podem ser intensas (Polis et al., 1989; Spiller & Schoener, 1994, 1996; Hurd & Eisenberg, 1990; Rosenheim et al., 1995). Esta interação ocorre quando duas espécies de predadores competem pela mesma presa e um deles também alimenta-se de seu competidor (Polis et al., 1989), sendo, o entendimento destas relações e a quantificação do seu efeito sobre a praga alvo, uma tarefa árdua.

As interações intraguilidas e suas consequências para a dinâmica populacional da presa e estrutura da comunidade tornaram-se um importante tópico em estudos de campo (Rosenheim, 1998; Rosenheim et al., 1995).

O processo de competição interespecífica pode afetar adversamente o crescimento e a sobrevivência das populações envolvidas e até fazer com que uma espécie substitua a outra ou a force a se deslocar para outro ambiente ou utilizar outro alimento (Odum, 1988; Arim & Marquet, 2004).

Da mesma forma que outros invertebrados, as comunidades de afídeos são extremamente ricas em espécies e diferentes tipos de interações são possíveis entre parasitoides, predadores e patógenos específicos (Brodeur & Rosenheim, 2000; Muller et al., 1999). Assumindo que todos os organismos que se alimentam de afídeos pertencem à mesma guilda (Rosenheim et al., 1995), a maioria dos inimigos naturais nesse sistema interage assimetricamente em função das diferenças no tamanho do corpo, estratégia de alimentação e prioridades de cada espécie. Esta última refere-se à forma do ataque, tempo de desenvolvimento larval e tempo para matar a sua presa, o que pode diferir entre os diferentes inimigos naturais. Os insetos predadores podem também consumir afídeos infectados e parasitados. Muller & Godfray (1997) sugerem que os parasitoides de afídeos evitam locais onde parasitoides secundários e predadores estão presentes. Em agroecossistemas, a consequência dessa relação torna-se particularmente importante para o controle biológico de pragas de importância econômica.

Na verdade, o resultado mais frequentemente observado dessa predação é um efeito antagonista no controle biológico, como citado nos trabalhos de Rosenheim et al. (1995), Kester & Jackson (1996), Rosenheim (1998) e Kaplan & Eubanks (2002). O efeito de diferentes inimigos naturais sobre uma determinada praga pode ser aditivo ou sinérgico. Na interação aditiva, o impacto total dos inimigos naturais na população da praga é igual à combinação dos efeitos independentes de cada inimigo natural. Na interação sinérgica, o comportamento de um inimigo natural aumenta a susceptibilidade da presa a um segundo inimigo natural, tendo como resultado um nível de supressão populacional maior do que aquele obtido individualmente (Roland & Embree, 1995; Losey & Denno, 1998). Nelson (1996) observou, para a mosca branca (Hemiptera: Aleyrodidae), que a supressão populacional foi maior quando um predador generalista e um parasitóide especialista foram liberados simultaneamente em casa de vegetação. A combinação dos inimigos naturais maximizou o controle da mosca branca, mesmo que o predador generalista tenha consumido um significativo número de moscas brancas contendo larvas do parasitóide. Neste caso, a interação foi aditiva, porque o predador não escolheu preferencialmente ninfas parasitadas ou não parasitadas.

Portanto, o estudo das interações intraguilidas é de fundamental importância para a implantação de programas de controle biológico de pragas, já que tais relações podem abrir caminho para o favorecimento de parasitoides e predadores em estratégias de manejo integrado de pragas (Vilela & Pallini, 2002).

Associação *Cinara atlantica*, seus inimigos naturais e formigas em plantios de *Pinus taeda*

Neste tópico são apresentados os resultados de estudos conduzidos em uma área de *Pinus taeda*, recém implantada, no município de Três Barras, SC. Foram avaliadas, mensalmente, 600 plantas, durante dois anos, para determinação dos níveis de ataque pulgão-gigante-do-pinus, *C. atlantica*, da presença de predadores e parasitoides e das espécies de formigas associadas.

Associação entre *C. atlantica* e formigas

As espécies de formigas encontradas associadas a *C. atlantica* foram *Solenopsis invicta* e *Camponotus rufipes*.

O afídeo foi observado 15 dias após o plantio, em 74 plantas (12,3%). Em oito dessas plantas foram registradas também a presença de formigas (10,8%).

Entretanto, as formigas mantiveram-se em baixas populações no campo, apresentando um aumento populacional em janeiro de 2004 (97 plantas), quando ocorreu também uma alta população do pulgão (395 plantas) (Figura 1).

As formigas ocorreram durante todo o período amostral, não apresentando uma relação com as estações do ano, uma vez que as maiores populações ocorreram, inicialmente, no verão de 2004 (janeiro e fevereiro) e posteriormente no inverno (julho, agosto e setembro). Entretanto, a partir de julho de 2004, a ocorrência de plantas com formigas foi mais constante, indicando um estabelecimento das populações de formigas na área (Figura 1).

Observou-se que a presença das formigas estava sempre associada à presença do pulgão nas plantas (Figura 1) e que a população de formigas flutuou, ao longo do período. Entretanto, parece haver limitações ao seu aumento populacional, uma vez que nos meses em que ocorreram os picos populacionais de *C. atlantica*, a população de formigas não apresentou a mesma tendência.

O estudo da associação entre *C. atlantica* e as formigas *S. invicta* e *C. rufipes* em *P. taeda* indicou que este afídeo apresenta um mutualismo facultativo com as formigas, uma vez que se constatou em campo, que os picos populacionais de *C. atlantica* ocorriam independentemente do aumento populacional das formigas, sendo observada, algumas vezes, até uma relação inversamente proporcional. Com relação ao baixo número de plantas atacadas com a presença de formigas, é importante ressaltar que as amostragens eram realizadas no período compreendido entre 11:00 e 17:00 h; contudo, *Camponotus* apresenta também hábitos noturnos, o que poderia alterar os resultados.

Associação entre *Cinara atlantica* e predadores

As espécies de predadores todos Coleoptera, Coccinellidae encontrados associados a *C. atlantica* foram: *Cycloneda sanguinea*, *Hippodamia convergens*, *Olla v-nigrum* (Germar, 1824), *Eriopsis connexa*, *Scymnus (Pullus) sp.* e *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773).

Os predadores começaram a aparecer em campo no mês de setembro de 2003 (15%), quando a população de *C. atlantica* apresentou o primeiro pico populacional (57,3%) (Figura 2). No mês subsequente foi observada uma queda na população do afídeo e também dos predadores. No mês de março de 2004 a população dos predadores e do pulgão aumentaram, sendo constatado, no mês de abril, redução próxima a 50% das plantas com a presença do pulgão, indicando uma ação efetiva

dos predadores. Um fato interessante é que ocorreu redução na população do pulgão e a população dos predadores manteve-se em níveis moderados (12,4%). Entretanto, ocorreu aumento na porcentagem de plantas que apresentavam apenas coccinélidos, nos meses de abril (8,2%) e maio (10,2%) (Figura 2). Nestas plantas também foi observada uma grande quantidade de pulgões mortos com características de terem sido atacados por predadores.

A baixa incidência do pulgão nos meses de maio e junho de 2004, justamente na época de ocorrência de picos populacionais destes insetos em campo, foi devido à aplicação equivocada de inseticida na área, o que resultou em queda na população, tanto da praga como de seus inimigos naturais. Entretanto, a partir de julho, cerca de 60 dias após a aplicação, a população começou a aumentar, indicando o final do período de proteção do inseticida.

Novamente, no mês de setembro de 2004, quando se constatou o maior ataque de *C. atlantica* em campo, (98,8%), foi registrada também a maior porcentagem de plantas com coccinélidos e afídeo (28,9%). No mês subsequente registrou-se uma queda drástica na população do afídeo (10,2%), demonstrando a ação efetiva destes predadores no controle de *C. atlantica*. Na ocasião também se verificou o aumento da porcentagem de plantas com a presença somente de coccinélidos (30,9%). No mês de fevereiro de 2005, constatou-se novamente o mesmo fenômeno, quando a população de *C. atlantica*, que estava em 89,6% e dos predadores, 21,0%, foi reduzida para 14,8%, no mês de março, sendo registrado o aumento das plantas com a presença apenas de coccinélidos, de 32,8%, mantendo-se também alta no mês de abril (31,1%).

Observou-se que a ocorrência de formigas juntamente com *C. atlantica* e seus predadores foi muito baixa, variando de 0 a 8,2%, indicando que as espécies de coccinélidos presentes associadas a *C. atlantica*, não são mirmecófilas, ou apresentam coexistência temporária com as formigas (Figura 2).

Associação entre *Cinara atlantica* e o parasitóide *Xenostigmus bifasciatus*

O parasitóide *Xenostigmus bifasciatus* Ashmead, 1891 (Hymenoptera: Braconidae) foi introduzido no Brasil para o controle de *Cinara* spp. em 2001, como parte do Programa de Controle Biológico do Pulgão-gigante-do-pinus, coordenado pela Embrapa Florestas, Funcema e Epagri (Penteado et al., 2004). As liberações

forma realizadas em florestas de pinus em Santa Catarina, Paraná e São Paulo, resultando no estabelecimento do parasitóide em todas as áreas liberadas e em rápida dispersão (aproximadamente 80 km por ano do ponto de liberação) (Reis Filho et al., 2004). A primeira constatação de *X. bifasciatus* na área estudada ocorreu no mês de março de 2004, quando registrou-se 3,2% de plantas com a presença deste parasitóide, antes mesmo de ter sido liberado, o que ocorreu apenas em agosto de 2004.

No mês de abril de 2004, a porcentagem de plantas com o parasitóide subiu para 13,9%. Desta data, até fevereiro de 2005 a população de *X. bifasciatus* manteve-se em níveis populacionais baixos, apresentando uma população mais representativa nos meses de março, abril e maio de 2005, quando foram registradas, respectivamente, 29,8, 28,9 e 20,7%, de plantas com a presença do parasitóide (Figura 3).

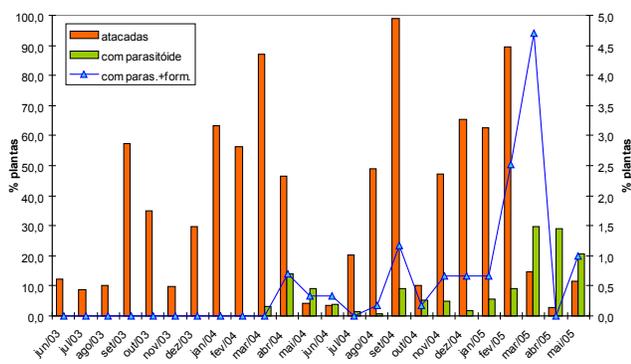


Figura 3. Porcentagem de plantas atacadas por *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae) com a presença do parasitóide *Xenostigmus bifasciatus* (Hymenoptera: Braconidae) na ausência e na presença das formigas *Solenopsis invicta* e *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae), em Três Barras, SC.

Em fevereiro de 2005 ocorreu elevada população de *C. atlantica* (Figura 3), a qual foi reduzida, no período de março a maio de 2005, para níveis de moderados a baixos. Neste mesmo período constatou-se também as maiores porcentagens de plantas com a ocorrência do parasitóide. Uma vez que o registro do parasitóide em campo era feito, na maioria das vezes, na forma de múmia, pode-se afirmar que o adulto do parasitóide estava presente em campo no mês de fevereiro e que juntamente com os predadores, contribuiu para a redução

dos níveis populacionais de *C. atlantica* (Figura 4). Verificou-se que a presença dos coccinelídeos nas plantas não interferiu na população do parasitóide e vice-versa, Figura 4).

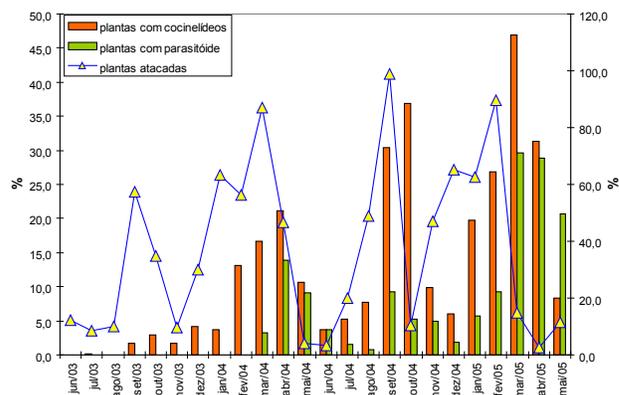


Figura 4. Porcentagem de plantas com a presença de Coleoptera: Coccinellidae e do parasitóide *Xenostigmus bifasciatus* (Hymenoptera: Braconidae) e porcentagem de ataque de *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae), em Três Barras, SC

A ocorrência de plantas com a presença do parasitóide e formigas foi muito baixa, variando de 0 a 4,7%, indicando que o parasitóide também apresenta uma coexistência temporária com as formigas, como verificado para os predadores.

Considerações finais

O estudo das relações existentes entre insetos que habitam um mesmo ambiente pode auxiliar no melhor entendimento das diversas associações mutualísticas entre insetos e subsidiar a tomada de decisão quando da implementação de programas de controle de insetos praga.

Na associação entre *C. atlantica* e as formigas *Solenopsis invicta* e *Camponotus rufipes*, observou-se a ocorrência do mutualismo facultativo. Isto pode ser explicado pelo fato deste afídeo alimentar-se no tronco e brotos de pinus, ficando menos exposto do que as espécies que se alimentam nas folhas. Isto poderia dificultar o ataque pelos inimigos naturais, fato este que levaria o pulgão a não investir em uma associação obrigatória com as formigas, uma vez que os custos deste tipo de associação seriam altos para *C. atlantica*.

Entretanto, estudos mais detalhados, alternando-se os horários e os locais das coletas são necessários para um melhor entendimento de tais relações.

No contexto do manejo integrado de pragas, o aspecto da “predação intraguilidas” é um tópico extremamente importante, uma vez que nas comunidades de afídeos ocorrem diferentes tipos de interação. O entendimento do efeito que vários inimigos naturais podem apresentar, tanto sobre a população da presa, como entre eles, permite a correta quantificação da contribuição de cada um no controle efetivo da praga alvo, uma vez que os predadores, além da sua presa, podem consumir também afídeos infectados e/ou parasitados. Como muitos parasitoides de afídeos evitam locais onde parasitoides secundários e predadores estão presentes, há a necessidade de se conhecer as espécies de inimigos naturais presentes no ambiente em estudo e suas relações. Uma vez que o efeito de diferentes inimigos naturais sobre a população da praga pode ser aditivo ou sinérgico, é importante a quantificação do efeito individual dos inimigos naturais. Também a quantificação do efeito de grupo faz-se necessária para a definição da melhor estratégia de controle a ser implementada para uma praga de importância econômica.

Referências

- ABRAMS, P. A. On classifying interactions between populations. **Oecologia**, Berlin, v. 73, p. 272–281, 1987.
- ADDICOTT, J. F. A multispecies aphid–ant association: density dependence and species-specific effects. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 57, p. 558–569, 1979.
- ARIM, M.; MARQUET, P. A. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. **Ecology Letters**, Oxford, v. 7, p. 557–564, 2004.
- AUCLAIR, J. Aphid feeding and nutrition. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v. 8, p. 439–490, 1963.
- BESSIN, R. T.; REAGAN, T. E. Cultivar resistance and arthropod predation of sugarcane borer (Lepidoptera: Pyralidae) affects incidence of deadhearts in Louisiana sugarcane. **Journal of Economic Entomology**, v. 86, p. 929–932, 1993.
- BISHOP, D. B.; BRISTOW, C. M. Effect of Allegheny Mound Ant (Hymenoptera: Formicidae) Presence on Homopteran and Predator Populations in Michigan Jack Pine Forests. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 94, n. 1, p. 33–40, 2001.
- BONSER, R.; WRIGHT, P. J.; BAMENT, S.; CHUKWU, U. O. Optimal patch use by foraging workers of *Lasius fuliginosus*, *L. niger*, and *Myrmica ruginodis*. **Ecological Entomology**, London, v. 23, p. 15–21, 1998.
- BOUCHER, D. H. The idea of mutualism, past and future. In: BOUCHER D. H. (Ed.). **The biology of mutualism: ecology and evolution**. London: Croom Helm, 1985. p. 1–28.
- BRISTOW, C. M. Differential benefits from ant attendance to two species of homoptera on New York ironweed. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 53, p. 715–726, 1984.
- BRISTOW, C. M. Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? Oleander aphids and argentine ants. **Oecologia**, Berlin, v. 87, p. 514–521, 1991.
- BRODEUR, J.; ROSENHEIM, J. A. Intraguild interactions in aphid parasitoids. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 97, p. 93–108, 2000.
- BUCKLEY, R. C. Interactions involving plants, Homoptera, and ants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 18, p. 111–135, 1987a.
- BUCKLEY, R. C. Ant–plant–homopteran interactions. **Advances in Ecological Research**, London, v. 16, p. 53–85, 1987b.
- CARROLL, C. R.; JANZEN, D. H. Ecology of foraging by ants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 4, p. 231–257, 1973.
- CUSHMAN, J. H.; ADDICOTT, J. F. Conditional interactions in ant–plant–herbivore mutualism. In: HUXLEY, C. R.; CUTLER, D. F. (Ed.). **Ant–plant interactions**. Oxford, UK. Oxford University Press, 1991. p. 92–103.
- DEJEAN, A.; NGNEGUEU, P. R.; BOURGOIN, T. Trophobiosis between ants and *Peregrinus maidis* (Hemiptera, Fulgoromorpha, Delphacidae). **Sociobiology**, v. 28, p. 111–120, 1996.
- DEJEAN, A.; BOURGOIN, T. Relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and *Euphyonarthex phyllostoma* (Hemiptera: Tettigometridae). **Sociobiology**, v. 32, p. 91–100, 1998.
- DELABIE, J. H. C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an Overview. **Neotropical Entomology**, v. 30, n. 4, p. 501–516, 2001.
- DEL-CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S. Conditional outcomes in a neotropical treehopper–ant association: temporal and species specific variation in ant protection and homopteran fecundity. **Oecologia**, v. 124, p. 156–165, 2000.
- DIXON, A. F. G. **Aphid ecology an optimization approach**. 2nd. ed. London: Chapman and Hall, 1998. 300 p.
- DIXON, A. F. G.; KINDLMANN, P.; JAROSŠIK, V. Body size distribution in aphids: relative surface area of species plant structures. **Ecological Entomology**, v. 20, p. 111–117, 1995.
- DONER, L. W. The sugars of honey: a review. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 28, p. 443–456, 1977.
- EUBANKS, M. D.; BLACKWELL, S. A.; PARRISH, C. J.; DELAMAR, Z. D.; HULL-SANDERS, H. Intraguild predation of beneficial arthropods by red imported fire ants in cotton. **Environmental Entomology**, v. 31, n. 6 p. 1168–1174, 2002.
- FAGUNDES, M.; NEVES, F. S.; FERNANDES, G. W. Direct and indirect interactions involving ants, insect herbivores, parasitoids, and the host plant *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). **Ecological Entomology**, v. 30, p. 28–35, 2005.

- FISCHER, M. K.; SHINGLETON, A. W. Host plant and ants influence the *honeydew* sugar composition of aphids. **Functional Ecology**, v. 15, p. 544–550, 2001.
- FLATT, T.; WEISSER, W. W. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. **Ecology**, v. 38, p. 535–536, 2000.
- FLOATE, K. D.; WHITHAM, T. G. Aphid-ant interaction reduces chrysomelid herbivory in a cottonwood hybrid zone. **Oecologia**, v. 97, p. 215–221, 1994.
- FOWLER, H. G.; FORTI, L. C.; BRANDÃO, C. R. F.; DELABIE, J. H. C.; VASCONCELOS, H. L. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.), **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo: Manole; Brasília, DF: CNPq, 1991. p. 131–223.
- GULLAN, P. J.; KOSZTARAB, M. Adaptations in scale insects. **Annual Review of Entomology**, v. 42, p. 23–50, 1997.
- HEIL, M.; MCKEY, D. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 425–553, 2003.
- HU, G. Y.; FRANK, J. H. Effect of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) on dung-inhabiting arthropods in Florida. **Environmental Entomology**, v. 25, p. 1290–1296, 1996.
- HURD, L. E.; EISENBERG, R. M. Arthropod community response to manipulation of a bitrophic predator guild. **Ecology**, v. 53, p. 955–967, 1990.
- IEDE, E. T. **Monitoramento das populações de *Cinara* spp. (Hemiptera: Aphididae: Lachninae), avaliação de danos e proposta para o seu manejo integrado em plantios de *Pinus* spp. (Pinaceae), no sul do Brasil**. 2003. 171 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- ITO, F.; HIGASHI, S. An indirect mutualism between oaks and wood ants via aphids. **Journal of Animal Ecology**, v. 60, p. 463–470, 1991.
- KAPLAN, I.; EUBANKS, M. D. Disruption of cotton aphid (Homoptera: Aphididae)—natural enemy dynamics by red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). **Environmental Entomology**, v. 31, p. 1175–1183, 2002.
- KESTER, K. M.; JACKSON, D. M. When good bugs go bad: Intraguild predation by *Jalysus wickhami* on the parasitoid, *Cotesia congregata*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 81, p. 271–276, 1996.
- KISS, A. Melizitose, aphids and ants. **Oikos**, v. 37, p. 382, 1981.
- LARSEN, K. J.; HEADY, S. E.; NAULT, L. R. Influence of ants (Hymenoptera: Formicidae) on *honeydew* excretion and escape behaviors in a myrmecophile, *Dalbulus quinquevittatus* (Homoptera: Cicadellidae), and its congeners. **Journal of Insect Behavior**, v. 5, p. 109–122, 1992.
- LEE, J.; JOHNSON, S. J.; WRIGHT, V. L. Quantitative survivorship analysis of the velvetbean caterpillar (Lepidoptera: Noctuidae) pupae in soybean fields in Louisiana. **Environmental Entomology**, v. 19, p. 978–986, 1990.
- LOSEY, J. E.; DENNO, R. F. Positive predator–predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. **Ecology**, v. 79, p. 2143–2152, 1998.
- MAHDI, T.; WHITTAKER, J. B. Do birch trees (*Betula pendula*) grow better if foraged by wood ants? **Journal of Animal Ecology**, v. 62, p. 101–116, 1993.
- MAJERUS, M. E. N. **Ladybirds**. London: Harper-Collins, 1994. 368 p. (New naturalist library, 81).
- MOREIRA, R. F. A.; MARIA, C. A. B. Glicídios no mel. **Química Nova**, v. 4, p. 516–525, 2001.
- MORRILL, W. L. Red imported fire ant foraging in a greenhouse. **Environmental Entomology**, v. 6, p. 416–418, 1977.
- MÜLLER, C. B.; GODFRAY, H. C. J. Apparent competition between two aphid species. **Journal of Animal Ecology**, v. 66, p. 57–64, 1997.
- MÜLLER, C. B.; ADRIANSE, I. C. T.; BELSHAW, R.; GODFRAY, H. C. J. The structure of an aphid-parasitoid community. **Journal of Animal Ecology**, v. 68, p. 346–370, 1999.
- NEGM, A.; HENSLEY, S. D. The relationship of arthropod predators to crop damage inflicted by the sugarcane borer. **Journal of Economic Entomology**, v. 60, p. 1503–1506, 1967.
- NELSON, K. C. Estudio Comparativo de la Generación de Tecnología MIP en el Cultivo de Tomate, Nicaragua. **Manejo Integrado de Plagas**, Costa Rica, v. 41, p. 16–28, 1996.
- ODUM, E. P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Interamericana, 1985. 434 p.
- OHIO STATE UNIVERSITY. **Christmas tree: fact sheet**. 2 p. Disponível em: <<http://bugs.osu.edu/~bugdoc/Shetlar/factsheet/christmasree/images/CinaraAphid/Cinara.PDF>>. Acesso em: 19 out. 2011.
- PENTEADO, S. R. C.; TRENTINI, R. F.; IEDE, E. T.; REIS FILHO, W. Pulgão do pinus: nova praga florestal. **Série Técnica IPEF**, Piracicaba, n. 13, p. 97–102, 2000.
- PENTEADO, S. R. C.; IEDE, E. T.; REIS FILHO, W. **Os pulgões-gigantes-do-pinus, *Cinara pinivora* e *Cinara atlantica*, no Brasil**. Colombo: Embrapa Florestas, 2004, 10 p. (Embrapa Florestas. Circular técnica, 87).
- PETELLE, M. Aphids and Melezitose: a test of Owen's 1978 hypothesis. **Oikos**, Copenhagen, v. 35, p. 27–128, 1980.
- POLIS, G. A.; MYERS, C. A.; HOLT, R. D. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 20, p. 297–330, 1989.
- QUEIROZ, E. C. **Avaliação da infestação de *Cinara atlantica* (Wilson) (Hemiptera: Aphididae) em mudas de *Pinus taeda* L. (Pinaceae) em função da época de plantio**. 2005. 59 f. Dissertação de Mestrado (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- REIS FILHO, W.; CAMPOS-FARINHA, A. E.; PACHECO, P. Formigas associadas aos pulgões *Cinara* spp. (Homoptera: Aphididae) (Wilson, 1919) em plantios de *Pinus taeda*, no Sul do Brasil. In: ENCONTRO DE MIRMECOLOGIA, 15., 2001, Londrina. **Resumos...** Curitiba: [s.n.], 2001. p. 215.
- REIS-FILHO, W.; PENTEADO, S. R. C.; IEDE, E. T. **Controle biológico de pulgão-gigante-do-pinus, *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae), pelo parasitóide, *Xenostigmus bifasciatus* (Hymenoptera: Braconidae)**. Colombo: Embrapa Floresta, 2004. 3 p. (Embrapa Florestas. Comunicado técnico, 122).

- RICKS, B. L.; VINSON, S. B. Feeding acceptability of certain insects and various water-soluble compounds to two varieties of the imported pre ant. **Journal of Economic Entomology**, v. 63, p. 145-148, 1970.
- ROLAND, J.; EMBREE, D. G. Biological control of the winter moth. **Annual Review of Entomology**, v. 40, p. 475-492, 1995.
- ROSENHEIM, J. A. Higher order predators and the regulation of insect herbivore populations. **Annual Review of Entomology**, v. 43, p. 421-447, 1998.
- ROSENHEIM, J. A.; KAYA, H. K.; EHLER, L. E.; MAROIS, J. J.; JAFFEE, B. A. Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. **Biological Control**, v. 5, p. 303-335, 1995.
- SANDERS, C. J. The biology of carpenter ants in New Brunswick. **The Canadian Entomologist**, v. 96, p. 894-909, 1964.
- SLOGGETT, J. J.; WOOD, R. A.; MAJERUS, M. E. N. Adaptations of *Coccinella magnifica* Redtenbacher, a myrmecophilous coccinellid, to aggression by wood ants (*Formica rufa* group). I. Adult behavioral adaptation, its ecological context and evolution. **Journal of Insect Behavior**, v. 11, p. 889-904, 1998.
- SLOGGETT, J. J.; MAJERUS, M. E. N. Aphid-mediated coexistence of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) and the wood ant *Formica rufa*: seasonal effects, interspecific variability and the evolution of a coccinellid myrmecophile. **Oikos**, Copenhagen, v. 89, p. 345-359, 2000.
- SPILLER, D. A.; SCHOENER, T. W. Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. **Ecology**, v. 75, p. 182-196, 1994.
- SPILLER, D. A.; SCHOENER, T. W. Food web dynamics on some small subtropical islands: effects of top and intermediate predators. In POLIS, G. A.; WINEMILLER, C. (Ed.). **Food webs, integration of patterns and dynamics**. New York: Chapman & Hall, 1996. p. 160-169.
- STADLER, B.; DIXON, A. F. G. Costs of ant attendance for aphids. **Journal of Animal Ecology**, v. 67, p. 454-459, 1998.
- STADLER, B.; DIXON, A. F. G. Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? **Ecological Entomology**, v. 24, p. 363-369, 1999.
- STADLER, B.; DIXON, A. F. G. Ecology and evolution of aphid-ant interactions. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, p. 345-372, 2005.
- STERLING, W. L. Fortuitous biological suppression of the boll weevil by the red imported pre ant. **Environmental Entomology**, v. 7, p. 564-568, 1978.
- STURM, M. M.; STERLING, W. L. Geographical patterns of boll weevil mortality: observations and hypothesis. **Environmental Entomology**, v. 19, p. 59-65, 1990.
- STYRSK, D. Y.; EUBANK, M. D. A facultative mutualism between aphids and an invasive ant increases plant reproduction. **Ecological Entomology**, v. 35, p. 190-199, 2010.
- SUDD, J. H. Ant aphid mutualism. In: MINKS, A. K.; HARREWIJN, P. (Ed.). **Aphids, their biology, natural enemies, and control**. Amsterdam: Elsevier, 1987. p. 355-365.
- TAKEDA, S.; KINOMURA, K.; SAKURAI, H. Effects of ant tending on the *honeydew* excretion and larviposition of the cowpea aphid, *Aphis craccivora* Koch. **Applied Entomology and Zoology**, v. 17, p. 133-135, 1982.
- TRILTSCH, H. Gut contents in field sampled adults of *Coccinella septempunctata* (Col.: Coccinellidae). **Entomophaga**, v. 42, p. 125-131, 1997.
- VILELA, E. F.; PALLINI, A. Uso dos semioquímicos no controle biológico de pragas. In: PARRA, J. R. P.; BOTELHO, P. S. M.; CORRÊA-FERREIRA, B. S.; BENTO, J. M. S. (Ed.). **Controle biológico no Brasil: parasitóides e predadores**. São Paulo: Manole, 2002. p. 529-542.
- VINSON, S. B. Invasion of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae): spread, biology, and impact. **American Entomologist**, v. 43, p. 23-39, 1997.
- VINSON, S. B. Impact of the invasion of *Solenopsis invicta* (Buren) on native food webs. In: WILLIAMS, D. F. (Ed.). **Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species**. Boulder: Westview Press, 1994. p. 240-258.
- VOGT, J. T.; GRANTHAM, R. A.; SMITH, W. A.; ARNOLD, D. C. Prey of the red imported pre ant (Hymenoptera: Formicidae) in Oklahoma peanuts. **Environmental Entomology**, v. 30, p. 123-128, 2001.
- VÖLKL, W.; WOODRING, J.; FISCHER, M.; LORENZ, M. W.; HOFFMANN, K. H. Ant-aphid mutualisms: the impact of *honeydew* production and *honeydew* sugar composition on ant preferences. **Oecologia**, Berlin, v. 118, p. 483-491, 1999.
- WAY, M. J. Mutualism between ants and *honeydew* producing Homoptera. **Annual Review of Entomology**, Santafor, v. 8, p. 307-344, 1963.