

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
COMPORTAMENTO E BIOLOGIA ANIMAL

INTERAÇÕES ENTRE FORMIGAS E *Ouratea spectabilis* (OCHNACEAE) NA
VEGETAÇÃO DE CERRADO: VARIAÇÃO TEMPORAL E EFEITO DO FOGO

Jonas Byk

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para a obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração: Comportamento e Biologia Animal).

Juiz de Fora, Minas Gerais

Fevereiro de 2006

T
170/06

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
COMPORTAMENTO E BIOLOGIA ANIMAL

**INTERAÇÕES ENTRE FORMIGAS E *Ouratea spectabilis* (OCHNACEAE) NA
VEGETAÇÃO DE CERRADO: VARIAÇÃO TEMPORAL E EFEITO DO FOGO**

Jonas Byk

Orientador: Prof. Dr. Kleber Del Claro

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para a obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração: Comportamento e Biologia Animal).

Juiz de Fora, Minas Gerais

Fevereiro de 2006

Byk, Jonas

Interações entre formigas e *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) na
vegetação de cerrado: variação temporal e efeito do fogo / Jonas Byk.

– 2004.

38 f.

Dissertação (Mestrado em Comportamento e Biologia animal)-
Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, MG, 2004.

1. Formiga. 2. Animais – Hábitos e comportamento. I. Título.

CDU: 595.796

INTERAÇÕES ENTRE FORMIGAS E *Ouratea spectabilis* (OCHNACEAE) NA
VEGETAÇÃO DE CERRADO: VARIAÇÃO TEMPORAL E EFEITO DO FOGO

Jonas Byk

Orientador: Prof. Dr. Kleber Del Claro

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para a obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração: Comportamento e Biologia Animal).

Aprovada em 23 de fevereiro de 2006.



PROF^a. DR^a. SOLANGE CRISTINA AUGUSTO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA - UFU



PROF^a. DR^a. JULIANE FLORIANO LOPES SANTOS
UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA - UFJF



PROF. DR. KLEBER DEL CLARO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA - UFU

(ORIENTADOR)

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Casemiro e Nelsi Byk, além de tudo, por terem sido minha principal fonte de financiamento;

As minhas amigas Vaníria Teixeira, Nathielle Schumacher, Elisiane Dall'Oglio e Flavia Junqueira que apesar da distância sempre estiverem presentes;

Eduardo S. Fernandes e Vanessa Lima, principalmente por terem paciência comigo e mostrarem que pequenas coisas podem ter grandes significados;

Ao grande amigo Cristiano Schetini de Azevedo pela constante troca de idéias em comportamento animal;

Meus amigos e colegas Iara Novelli e Roberto Junio Dias, por compartilhar as práticas no início do curso e toda a convivência, além do exemplo de profissionais, terei como grande exemplo a educação e o respeito que vocês tiveram por todos;

Danielle, Leandra, juntamente com Iara é algo inseparável quando precisei de um ombro amigo. Desde a primeira semana do mestrado e mesmo com a distância nossa amizade se consolidou. Agora mais do que nunca a distância irá nos separar diante aos olhos, mas com certeza nosso sentimento de amizade continuará o mesmo;

Meus colegas, Adriano, Rosângela, Leonardo, Vera, VJ, Júlio, Claudinho, Cíntia, Lícia. Não posso deixar de agradecer aos demais colegas do mestrado, em especial, Sandra Tibiriçá, Roberto, Bamby, Gleberon, Fabrício, Camilah, Moara e Usha por todo companheirismo;

Aos professores José Ricardo Pachaly e Maria do Socorro, pelo incentivo ao Mestrado;

Helena Maura Torezam Silingardi (Maura), pelo auxílio na botânica a escada emprestada, além da grande amizade, sua preocupação comparável a uma mãe e companheirismo na reserva;

Beatriz Baker e Scott Powel, grandes companheiros de fim de semana e noite na reserva;

A Sociedade Para a Conservação da Selva Paranaense, em especial ao diretor geral, Luiz Eduardo Silveira Delgado;

A Universidade Federal de Uberlândia, pelo transporte e materiais que foram necessários.

A Tarcisio Junqueira e família, bem como a Marcos Lemos, pelo abrigo concedido na chegada à Juiz de Fora;

Dona Lina Novelli, que tantas vezes aguentou em sua casa pessoas altamente desequilibradas a véspera de provas e com seu jeitinho mineiro tentava acudir o grupinho de estudos;

Alexandre Lopes, pela colaboração prática em botânica (nectários extraflorais);

Ao vice-coordenador e professor Dr. Erik Daemon e ao Coordenador, professor Dr. Fábio Prezoto, pelas ajudas e conselhos, por todo o carisma e amizade;

Aos funcionários da Pós-graduação Osmar, Marlu e Rosangela,
Aos docentes do Mestrado CEA – UFJF (Marta, Vera, Sônia, Beth, Erik, Juliane, Fábio, Bernadete, Artur, Rafael, Jane e Roberto);

A secretária do Mestrado em Ecologia e Conservação – UFU, Maria Angélica;

Marcela Yamamoto e Everton Tizo-Pedroso, pela amizade e companheirismo;

Aos demais companheiros do L.E.C.I. (Wilson Réu, Ana Paula Korndorfer, Guilherme Yugue e Graziela Diógenes), principalmente pelo exemplo de trabalho em equipe;

Vanessa Sul Moreira, pela amizade, auxílio em campo e fotografias;

Aos demais amigos, colegas e funcionários que ficam em meio às mudanças, muitas vezes esquecidos;

Professoras Solange Cristina Augusto (UFU) e Juliane Lopes (UFJF), pelas conversas em evolução e comportamento, as vezes procurando em horários infelizes, sempre estiveram ao alcance;

A CAPES, pelo apoio financeiro no último ano;

Professores Robert Ricklefs, John Thompson, Robert Maquis, Peter Price e Rodolfo Dirzo, que gentilmente se dispuseram a discutir em campo o presente trabalho, mesmo pelo curto período que estiveram no Brasil;

As plantas e aos insetos, em especial as formigas, que permitiram entender seu universo e suas adaptações;

E ao grande Orientador, Professor Dr. Kleber Del Claro por ter acreditado na minha vontade de entender mais uma parcela do mundo animal. Não há palavras para agradecer pela oportunidade. Muito obrigado por este sonho que realizei, obrigado por tudo em que me ajudastes tanto como profissional como pelo lado pessoal.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE TABELAS	VII
LISTA DE FIGURAS	VIII
LISTA DE ABREVIATURAS	X
RESUMO	XI
ABSTRACT	XII
INTRODUÇÃO E REVISÃO DE LITERATURA	1
HIPÓTESES.....	3
OBJETIVOS.....	4
MATERIAL E MÉTODOS	5
RESULTADOS.....	11
DISCUSSÃO.....	17
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	20

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Riqueza de espécies de formigas encontradas em indivíduos experimentais de *O. spectabilis* na reserva CCPIU, Uberlândia, Minas Gerais. Áreas: Nq - não queimadas, Q - áreas queimadas. Período: D-diurno, N-noturno 17

Tabela 2. Morfoespécies de herbívoros encontrados em indivíduos experimentais de *O. spectabilis* na reserva CCPIU. Para áreas: Nq - não queimada; Q - queimada..... 20

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – A- Localização do estado de Minas Gerais no território brasileiro e posição da cidade de Uberlândia no estado de Minas Gerais. B- Localização do Clube em relação à cidade de Uberlândia. C- Destaque para o esquema da reserva de Cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG..... 6
- Figura 2** – A - Indivíduo de *O. spectabilis* (Ochnaceae) marcado na área não queimada; B – Indivíduo marcado na área queimada do CCPIU, Uberlândia, MG, foto de dois meses após a passagem do fogo, note o caule ainda carbonizado 7
- Figura 3** - Figura 3 – Ilustração das categorias 1 à 5 de dano foliar em *Ouratea. Spectabilis* 8
- Figura 4** - A- Marcações dos botões florais em *O. spectabilis*; B – Frutos e sementes formados em ramos experimentais..... 9
- Figura 5**- *Camponotus* sp. forrageando em nectário extrafloral de uma inflorescência em *O. spectabilis* na reserva do CCPIU, Uberlândia – MG..... 11
- Figura 6**- Dados climáticos – umidade média relativa do ar (A); temperatura e pluviosidade (B), no cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG, no ano de 2004 14
- Figura 7**- Comparação entre a porcentagem média de herbivoria em ramos de *Ouratea spectabilis* Ochnaceae) na presença (barras enegrecidas) e na ausência (barras vazias) de formigas visitantes em áreas não queimadas (A) e queimadas (B) no cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG, entre outubro e dezembro de 2004. O símbolo “***” indica que as médias diferiram significativamente entre os grupos ($p < 0,005$; ANOVA para medidas repetidas)..... 15

Figura 8 – Comparação entre o número médio de frutos formados por botões produzidos de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) na presença (barras enegrecidas) e na ausência (barras vazias) de formigas visitantes dos nectários extraflorais da planta em áreas queimadas e não queimadas de cerrado. Letras iguais indicam a ausência de diferença significativa entre as médias (Teste U de Mann-Whitney, $p < 0,005$). 16

Figura 9 – Comparação entre o número médio de sementes produzidos de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) na presença (barras enegrecidas) e na ausência (barras vazias) de formigas visitantes dos nectários extraflorais da planta em áreas queimadas e não queimadas de cerrado. (***) indicam diferença significativa entre os dados (Teste U de Mann-Whitney, $p < 0,005$)..... 16

... nectários extraflorais
... Núcleo de Caça e Pesca Ictiônto de Uberlândia

RESUMO

LISTA DE ABREVIATURAS

NEFs	Nectários extraflorais
CCPIU	Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia

RESUMO

Durante os últimos anos o enfoque nas interações entre formigas e plantas tem recebido grande atenção, principalmente em regiões tropicais. Este tipo de interação tem fornecido informações para um melhor entendimento do mutualismo, de caráter facultativo e do processo coevolutivo com várias espécies de angiospermas, principalmente as que possuem nectários extraflorais (NEFs) que oferecem o néctar como alimento as formigas. No presente estudo foi investigado o aspecto da condicionalidade nos resultados das relações ecológicas entre formigas - plantas no Cerrado, ou seja, como a presença ou ausência de formigas afeta a ação dos herbívoros de uma árvore do ao longo do tempo e verificar se a ocorrência de fogo pode afetar as relações entre formigas e plantas no Cerrado. O presente estudo foi desenvolvido na reserva do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), Uberlândia – Minas Gerais (18°59'S, 48°18'W) de setembro de 2004 à janeiro de 2005 em uma área não queimada e outra queimada. A espécie com NEFs foi *Ouratea spectabilis*, Engl. (Ochnaceae) que é uma das espécies mais abundantes em todos os cerrados. O estudo foi dividido em quatro etapas: 1) Marcação das plantas e montagem da manipulação experimental (exclusão das formigas com adição de uma resina – Tanglefoot®); 2) Mensuração da herbivoria foliar; 3) Impacto reprodutivo e identificação de insetos herbívoros, 4) Identificação de formigas associadas. Foram encontradas 35 espécies de formigas diurnas, noturnas e uma, *Camponotus rufipes*, que visitou os NEFs em ambos os períodos do dia. As formigas visitantes de *O. spectabilis* se utilizaram tanto dos NEFs quanto do exsudato de hemípteros (Membracidae) que podem infestar as panículas das infrutescências. Foram observados herbívoros pertencentes a 10 famílias, com destaque a coleópteros, lepidópteros e tisanópteros. Os resultados dos experimentos avaliando o efeito do fogo e da presença ou ausência da ação da interação formiga-planta ao longo do tempo sobre a herbivoria, mostraram que a presença de formigas visitantes dos NEFs de *O. spectabilis* reduziu significativamente a herbivoria foliar. A visitação de formigas também foi relevante para a aptidão da planta, indivíduos com formigas formaram mais frutos por botões produzidos, tanto na área queimada, quanto na área não queimada. A quantidade de sementes dos frutos produzidos com entre áreas não queimadas e queimadas com a presença de formiga também foi maior. Os benefícios da associação com formigas para *O. spectabilis* se mantêm ao longo do tempo. A interação parece ser igualmente vantajosa e importante para formigas e plantas nos dois ambientes (com ou sem o fogo), dependendo da presença ou não de formigas.

PALAVRAS CHAVE: formiga, interação inseto-planta, herbívoros, fogo.

ABSTRACT

During the last years the focus in the interactions between ants and plants has been receiving great attention, mainly in tropical areas. This interaction type has been supplying information for a better understanding of the optional mutualism and of the coevolution process with several angiosperms species, mainly the ones that possess extrafloral nectaries (EFNs) that offer the nectar as food to the ants. In the present study the aspect of the conditionality was investigated in the results of the ecological relationships among ants - plants in the Cerrado, in other words, how the presence or absence of ants affects the action of the herbivores of a tree through time and to verify how the fire occurrence can affect the relationships between ants and plants in the Cerrado. The present study was developed in the reservation of Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), Uberlândia - Minas Gerais (18°59'S, 48°18'W) of September of 2004 to January of 2005. The areas were separated as burned and not burned. The species with ENFs were *Ouratea spectabilis*, Engl. (Ochnaceae), this is one of the most abundant species in all the Tropical Savanna. The study was divided in four stages: 1) Demarcation of the plants and assembly of the experimental manipulation (exclusion of the ants with addition of a resin - Tanglefoot®); 2) Measurement of the leaf herbivory; 3) Reproductive impact and identification of herbivore insects, 4) Identification of associated ants. 36 morfoespecies of day ants and night ants that were found *Camponotus rufipes*, that visited ENFs in both periods of the day. The visiting ants, *O. spectabilis* used ENFs, as well as honeydew of hemiptera (Membracidae) that can infest the panicles of the infrutescences. We observed 10 herbivore's families, with prominence to coleopterons, lepidopterous and tisanopters. The results of the experiments evaluating the effect of the fire and the presence or absence of the action of the interaction ant-plant along the time on the herbivory, they showed that the ants visitor's of ENFs of *O. spectabilis* presence reduced the herbivoria significantly to foliate. The visitation of ants was also relevant for the aptitude of the plant, individuals with ants formed more fruits for produced buds in the burned area as well as, the not burned area. The amount of seeds of the fruits produced among both areas with the ant presence were also larger. The benefits of the association with ants for *O. spectabilis* stay along the time. The interaction seems to be equally advantageous and important for ants and plants in the two atmospheres (with or without the fire), depending on the presence or not of ants.

KEY-WORDS: ants, insect-plant interaction, insects herbivores, fire.

INTRODUÇÃO E REVISÃO DA LITERATURA

A história natural das associações formigas-plantas tem chamado a atenção de pesquisadores de todo o mundo nos últimos dois séculos. Durante esse tempo apareceram evidências de que essas relações podem afetar as espécies interagentes em suas histórias de vidas de maneira significativa, havendo vários e diversos estudos e revisões sobre esse assunto (JANZEN, 1967; BENTLEY, 1977; KOPTUR, 1991, 1992; DAVIDSON & MCKEY, 1993, OLIVEIRA & PIE, 1998; OLIVEIRA & DEL-CLARO, 2005). Este tipo de interação tem fornecido muitas informações para um melhor entendimento do mutualismo e do processo coevolutivo (THOMPSON, 2005). As associações formigas-plantas são particularmente notáveis em habitats tropicais, onde as formigas presentes fornecem três tipos de serviços às plantas: proteção contra inimigos naturais, dispersão de sementes e ocasionalmente polinização (BRONSTEIN, 1998). HÖLLDOBLER & WILSON (1990) relataram que nas associações com plantas, as formigas se alimentam e armazenam sementes; cortam folhas para o cultivo de fungos e podem utilizar a planta hospedeira como local de nidificação. No entanto, a maioria dos grupos de formigas estabelece relações mutualísticas de caráter facultativo com várias espécies de angiospermas de diferentes famílias, principalmente as que possuem nectários extraflorais (BEATTIE, 1985; BUCKLEY, 1982; KOPTUR, 1992).

Nectários extraflorais (NEFs) são glândulas secretoras de néctar, que não estão diretamente ligadas com a polinização e que podem ser encontradas em diversas partes da planta, como lâmina da folha, pecíolo, ráquis, brácteas e caule, principalmente (BENTLEY & ELIAS, 1983; KOPTUR, 1992). A composição do néctar extrafloral é muito semelhante a dos

nectários florais, nos quais podem ser encontrados os principais açúcares do metabolismo primário das plantas: glicose, frutose e sacarose, além de aminoácidos, sais e água (BENTLEY & ELIAS, 1983; HARBORNE, 1993). O néctar extrafloral é o tipo de alimento mais comumente oferecido pelas plantas às formigas (CARROL & JANZEN 1973, KOPTUR, 1992). Muitos autores, afirmaram que formigas atraídas pelos nectários extraflorais (NEFs) protegem a planta (BROWN, 1960; veja BENTLEY, 1977b), mas falharam em mostrar experimentalmente evidências que suportassem tais afirmações. Entretanto, em 1966, o naturalista Daniel Janzen, trabalhando na América Central, apresentou os primeiros dados experimentais que demonstraram uma relação obrigatória entre árvores de *Acacia cornigera* L. e colônias de *Pseudomyrmex ferruginea* (JANZEN, 1966). A partir desse trabalho inicial, outros estudos experimentais de campo demonstraram a existência de associações mutualísticas facultativas ou obrigatórias entre as formigas visitantes e as plantas associadas. Sumarizando, formigas que forrageiam em nectários extraflorais foliares (NEFs) reduzem a herbivoria (JANZEN, 1966, 1967; BENTLEY, 1976; KOPTUR, 1979, 1984; KELLY, 1986; COSTA *et al.*, 1992), o que pode levar a uma maior produção de frutos e aumentar o sucesso reprodutivo da planta (KOPTUR, 1979; STEPHENSON, 1981; BARTON, 1986; KEELER, 1989; KOPTUR, 1992; DAVIDSON & MCKEY, 1993; DEL-CLARO *et al.*, 1996); NEFs próximos a, ou, em estruturas reprodutivas, podem atrair formigas que podem, por sua vez, proteger óvulos e sementes (BENTLEY, 1977b, INOUE & TAYLOR, 1979; SCHEMSKE, 1982; KEELER, 1989; HORVITZ & SCHEMSKE, 1984).

São muito recentes os trabalhos envolvendo interações de formigas com plantas que possuem nectários extraflorais e sua possível função nos trópicos, particularmente no Cerrado (COSTA *et al.*, 1992; DEL-CLARO & OLIVEIRA, 1993; DEL-CLARO *et al.*, 1996; OLIVEIRA, 1997; OLIVEIRA *et al.* 1987). Plantas que possuem NEFs podem representar mais de 31% dos indivíduos e 25% das espécies da flora arbórea dos cerrados do Brasil (OLIVEIRA & OLIVEIRA-FILHO, 1991). Embora o Cerrado seja um bioma bem definido, ocupando originalmente 25% do território brasileiro, poucos estudos têm examinado as relações entre plantas e insetos nesse bioma. A maior parte das pesquisas feitas neste bioma são relacionadas a interesse na exploração agrícola do solo ou no extrativismo vegetal (OLIVEIRA & MARQUIS, 2002).

No presente estudo foi investigado o aspecto da condicionalidade nos resultados (*sensu* BRONSTEIN, 1994, 1998) das relações ecológicas entre formigas e plantas no cerrado, ou seja, como a presença ou ausência de formigas afeta a ação dos herbívoros de uma árvore do cerrado que possui nectários extraflorais ao longo do tempo. Além disso, um fator físico

do Cerrado muito importante na composição e dinâmica de espécies é o fogo (COUTINHO, 1979, 1980; WHELAN, 1995, FERRAZ-VICENTINI, 1999). O primeiro registro de fogo para o Cerrado data mais de 30.000 anos, no estado de Goiás. As queimadas podem ter diversas origens, com destaque para descargas elétricas e a ação do homem, geralmente intencional para práticas agropecuárias (COUTINHO, 1980). Estudos mostram a importância do fogo na formação dos campos e savanas e sugerem que na ausência deste, o Cerrado poderia se converter em uma floresta tropical (RAWITSCHER, 1942; COUTINHO, 1980). Assim sendo, o presente estudo pretende também ser o primeiro a investigar se a ocorrência de fogo pode afetar as relações entre formigas e plantas no Cerrado. Investigações sobre a variação nos fatores mediadores de relações ecológicas têm sido apontadas como fundamentais para a compreensão das relações multi-tróficas presentes em ecossistemas naturais (THOMPSON, 2005). Cabe salientar, que essas são características básicas para a manutenção da biodiversidade e para o estabelecimento de projetos de conservação e recuperação de áreas naturais (OLIVEIRA & DEL-CLARO, 2005; THOMPSON, 2005).

Objetivos

Tendo em vista que:

1. A somatória dos levantamentos realizados no Cerrado, demonstrou que plantas com NEFs podem representar mais de 31% dos indivíduos presentes em uma área e que essas glândulas podem estar presentes em 25% das espécies lenhosas da flora arbórea (OLIVEIRA & OLIVEIRA-FILHO, 1991);
2. Que formigas podem ser importantes predadores de outros artrópodes em áreas de cerrado, podendo representar o organismo de terceiro nível trófico com maior impacto sobre a ação dos herbívoros nesse ecossistema (DEL-CLARO, 2004);
3. Que não se conhece nada sobre o efeito do fogo nas relações entre formigas e plantas;
4. Que estudos que investiguem a ecologia de interações entre plantas e animais em ambientes naturais representam atualmente um dos principais mecanismos para uma compreensão adequada da biodiversidade das interações (THOMPSON, 1994) e da conservação de ecossistemas naturais;

O presente estudo teve como objetivos principais investigar:

1. Se numa mesma área de cerrado, plantas vizinhas de uma espécie que possua nectários extraflorais, porém sujeitas ou não a ação do fogo, apresentariam resultados distintos com relação à ação de herbívoros?
2. Qual a relação entre a herbivoria e a presença de formigas, nas plantas de áreas com e sem ocorrência de fogo?
3. Se os resultados das interações formigas-planta sobre a ação dos herbívoros, independentemente da área, dependem do passar do tempo?

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O presente estudo foi desenvolvido na reserva do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), Uberlândia – Minas Gerais (18°59'S, 48°18'W), localizado a 7 Km da zona Urbana (Figura 1). A área do clube compreende 640 hectares, a qual é coberta por vegetação de cerrado *stricto sensu* e extensa vereda. O solo na maior parte da reserva é do tipo Latossolo Vermelho-Escuro, profundo e drenado (EMBRAPA, 1982) apresentando pouca serrapilheira. O clima, de acordo com a classificação de Köppen, é do tipo Aw e tem como característica duas estações distintas: invernos secos (maio à setembro) e verões com extensas chuvas de outubro à março (APPOLINÁRIO & SCHIAVINI, 2002).

A espécie com nectários extraflorais escolhida como modelo para esse estudo foi *Ouratea spectabilis*, Engl. (Ochnaceae). A família Ochnaceae é encontrada nos trópicos e possui oito gêneros mais comuns no Cerrado, sendo *O. spectabilis* uma das espécies mais abundante e comum em todos os cerrados (OLIVEIRA & MARQUIS 2002). Seu porte varia de arbustivo a arbóreo, variando conforme o solo. A grande maioria dos indivíduos no CCPIU possui entre três e seis metros. As folhas dessa Ochnacea são irregulares e brilhantes na parte superior, não apresentando uniformidade na brotação que geralmente ocorre durante e logo após períodos chuvosos (LORENZI, 1999). Suas inflorescências são em panículas que surgem de agosto a novembro, com frutificação de outubro a fevereiro (LORENZI, 1999).

Os NEFs de *O. spectabilis* encontram-se na panícula foliar e estão ativos somente em folhas jovens da planta que podem ser encontradas em todas as estações, com maior quantidade no final do inverno (agosto-outubro). Uma exsicata de *O. spectabilis* foi

depositada no Herbário Leopoldo Krüger, no Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora.

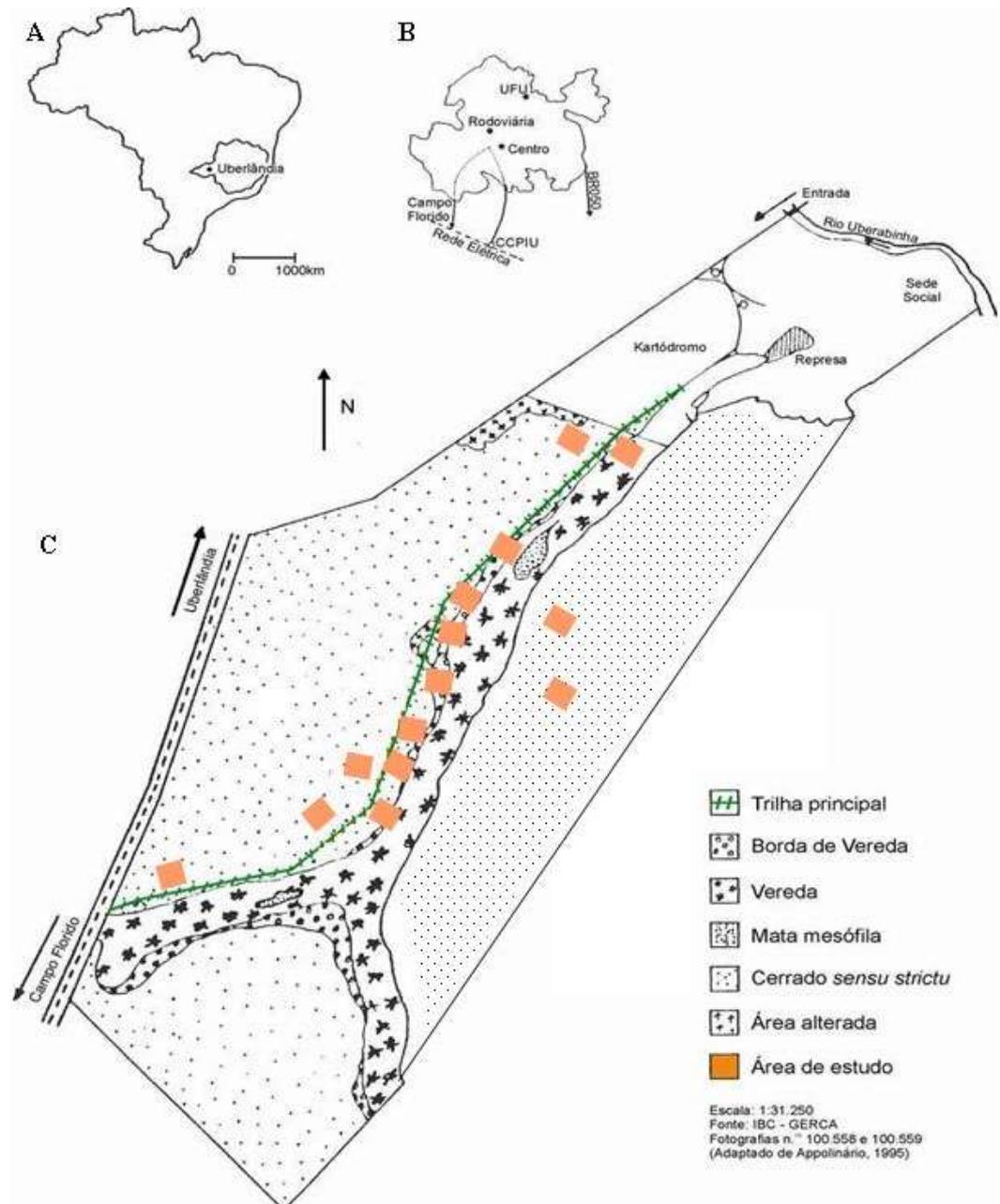


Figura 1 – A- Localização do estado de Minas Gerais no território brasileiro e posição da cidade de Uberlândia no estado de Minas Gerais. B- Localização do Clube em relação à cidade de Uberlândia. C- Destaque para o esquema da reserva de Cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG.

Os dados de campo foram coletados no período de setembro de 2004 a janeiro de 2005. O último evento de fogo registrado na área de estudo ocorreu no mês de agosto de 2004, no qual, aproximadamente 70% da reserva foi afetada. A coleta de dados foi dividida

em quatro etapas: (1) marcação das plantas; (2) formação dos grupos controle e tratamento nas áreas com e sem ação do fogo, com manipulação experimental para exclusão de formigas no grupo tratamento; (3) avaliação do grau de herbivoria foliar e floral em cada grupo, em cada área; (4) identificação das formigas e herbívoros associados ao longo do período de estudo.

Os dados de temperatura, umidade relativa do ar e pluviosidade durante a realização do estudo foram obtidos junto a Estação Climatológica da Universidade Federal Uberlândia.

1 - Marcação das plantas e montagem da manipulação experimental.

Para a realização dessa parte do estudo, foram marcados 55 indivíduos de *O. spectabilis*, os quais apresentavam semelhança na herbivoria inicial (menor que 1%), altura (entre 2-6m) e estágio fenológico (todas com sinais de brotamento, folhas jovens). Do total de plantas marcadas, 20 indivíduos estavam em áreas não queimadas, 35 em áreas queimadas (Figura 2).

Cada indivíduo foi dividido em duas partes: Ramos Controle, onde o acesso às formigas foi mantido naturalmente e Ramos Tratamento, no qual o acesso das formigas foi evitado através da aplicação de uma resina atóxica (Tanglefoot®) na base dos galhos, impedindo o acesso de formigas. As formigas presentes nos ramos tratamento no momento da aplicação da resina, foram removidas manualmente e alguns exemplares coletados para identificação. A vegetação próxima aos ramos tratamento foi removida para que não se formassem pontes naturais por onde as formigas poderiam ter acesso aos ramos isolados.



Figura 2 – A - Indivíduo de *O. spectabilis* (Ochnaceae) marcado na área não queimada;
B – Indivíduo marcado na área queimada do CCPIU, Uberlândia, MG, foto de dois meses após a passagem do fogo, note o caule ainda carbonizado.

Mensuração da herbivoria foliar

Cada indivíduo experimental teve 18 de suas folhas amostradas mensalmente para quantificação da herbivoria causada por insetos mastigadores, sem que as folhas fossem removidas. Foram examinadas nove folhas em cada ramo, tratamento ou controle. As folhas escolhidas foram sempre as três mais apicais do ramo, três do extrato médio e as três mais basais, próximas ao caule. A análise de herbivoria seguiu o método de comparação da área foliar perdida, versus a área total, conforme DIRZO & DOMINGUEZ (1995), onde:

$$IH = (N_i \times C_i) / N$$

Sendo:

IH – índice de herbivoria,

N_i – número de folhas,

C_i – categoria de dano,

N – número total de folhas.

O índice de herbivoria (IH) foi posteriormente categorizado em: 0) 0%; 1) de 1-6%; 2) de 7-12%; 3) de 13-25%; 4) de 26-50%; 5) mais de 50 % de herbivoria foliar. A média do percentual de herbivoria das folhas de um mesmo ramo, indicava o grau de herbivoria do ramo.

O grau de herbivoria foliar entre ramos tratamento e controle, em ambas as áreas, foi comparado por ANOVA para medidas repetidas, considerando os fatores tempo, presença ou ausência de formigas e área com ou sem ação de fogo. Por ser expresso em percentual e não apresentar distribuição normal, o grau de herbivoria foliar foi transformado em arco seno de x antes de ser analisado.

Herbivoria floral e identificação de insetos herbívoros

Em setembro de 2004, foram marcadas plantas apresentando inflorescências em áreas não queimadas (N = 20) e em áreas queimadas (N = 35). Seguindo o mesmo procedimento adotado para a análise da herbivoria, em cada indivíduo foram selecionadas duas inflorescências, com aproximadamente o mesmo número de botões florais e sorteadas como tratamento, ou controle. As inflorescências do grupo controle não receberam nenhum tipo de manipulação além da marcação, as inflorescências do grupo tratamento, receberam em sua base a aplicação da mesma resina usada para os testes de herbivoria, a fim de se excluir a visitação de formigas. De cada inflorescência foram contados seus botões florais e após um

período de aproximadamente 60 dias foi possível contabilizar o número de frutos e em torno de 20 dias mais tarde o número de sementes formadas por frutos produzidos (Figura 3). A proporção do número médio de sementes e dos frutos formados por botões produzidos em cada área, em ramos de cada grupo experimental foi comparada através do teste U de Mann-Whitney.

Desde o início foi empregada coleta manual ativa para a captura de insetos herbívoros em plantas não experimentais. Em caso de predadores de botões, foram utilizados sacos de organza para impedir a sua evasão até completarem seu ciclo de desenvolvimento. Após a coleta, os animais foram colocados em álcool 70 GL para posterior identificação em laboratório. Para larvas e lagartas, estas foram coletadas em campo e acondicionadas em laboratório até a atingir a vida adulta.

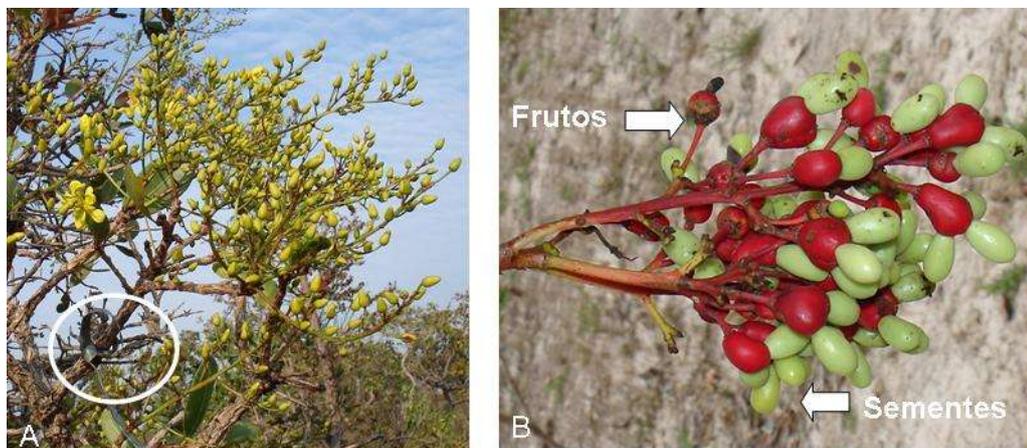


Figura 3 - A- Marcações dos botões florais em *O. spectabilis*; B – Frutos e sementes formados em ramos experimentais.

Identificação de formigas associadas

Em cada área foram feitas visitas diurnas e noturnas mensais, a fim de se coletar exemplares das espécies de formigas visitantes das plantas. As coletas foram manuais (com pinça e com auxílio de rede entomológica). As espécies de formigas foram identificadas até morfoespécies e algumas não puderam ser identificadas principalmente por problemas taxonômicos no grupo.

RESULTADOS

Formigas pertencentes a cinco subfamílias, sete gêneros e 36 morfoespécies forragearam em NEFs de *O. spectabilis* durante o estudo (Figura 4 e Tabela 1). Duas espécies, além de forragearem nos NEFs também nidificaram na própria planta, tendo sido observados 26 ninhos de *Cephalotes pusillus* e 14 de *Pachycondyla villosa*. Ocorreram espécies de formigas diurnas, noturnas e uma, *Camponotus rufipes*, que visitou os NEFs em ambos os períodos do dia.



Figura 4- *Camponotus* sp. forrageando em nectário extrafloral de uma inflorescência em *O. spectabilis* na reserva do CCPIU, Uberlândia – MG.

Tabela 1. Espécies de formigas encontradas em indivíduos experimentais de *O.spectabilis* na reserva CCPIU, Uberlândia, Minas Gerais. Áreas: Nq-não queimadas, Q-áreas queimadas. Período: D-diurno, N-noturno.

Subfamília	Espécie	Área	Período	
Formicinae	<i>Brachymyrmex</i>	sp.1	Nq, Q	D
		sp.2	Nq	
	<i>Camponotus</i>	<i>atriceps</i> Fabricius 1804	Nq, Q	D
		<i>aff. blandus</i> Fr. Smith 1858	Nq, Q	D
		<i>crassus</i> Mayr 1887	Nq, Q	D
		<i>lespesii</i> Forel 1886	Nq, Q	D
		<i>leydigi</i> Forel 1886	Nq, Q	D
		<i>punctatus</i> Forel	Nq, Q	D
		<i>renggeri</i> Emery 1894	Nq, Q	D
		<i>rufipes</i> Fabricius 1775	Nq, Q	D/N
		<i>sericeiventris</i> Guerin 1838	Nq, Q	D
		sp.1	Nq, Q	D
	sp.2	Nq, Q	D	
	sp.3	Nq, Q	D	
	sp.4	Nq, Q	D	
	sp.5	Nq, Q	D	
	sp.6	Q	N	
Ponerinae	<i>Ectatomma</i>	<i>opaciventre</i> Roger 1861	Nq, Q	D
		<i>permagnum</i> Forel	Nq, Q	D
		<i>tuberculatum</i> (Olivier)	Nq, Q	D
	<i>Pachycondyla</i>	<i>foedita</i> (Linnaeus)	Q	N
		<i>obscuricornis</i> (Emery)	Q	D
		<i>striata</i> Fr. Smith	Nq, Q	D
		<i>villosa</i> (Fabricius)	Q	D
Dolichoderinae	<i>Azteca</i>			
	sp.	Nq	D	
Pseudomyrmecinae	<i>Pseudomyrmex</i>			
	<i>gracilis</i> (Fabricius) 1804	Nq, Q	D	
Myrmicinae	<i>Atta</i>	<i>sexdens</i> (Forel)	Nq, Q	N
		<i>Cephalotes</i>		
		<i>atratus</i> Linnaeus 1758	Nq	D
		<i>clypeatus</i> (Fabricius) 1804	Nq, Q	N
		<i>pusillus</i> (Klug) 1824	Nq, Q	D
		<i>simillimus</i> (Kempf)	Nq, Q	D
		sp.	Nq, Q	D
	<i>Crematogaster</i>			
		<i>victima</i> (Smith)	Nq, Q	D
		sp.1	Q	D
	<i>Pheidole</i>			
	sp.1	Nq	D	
<i>Solenopsis</i>				
	sp.1	Nq, Q	D	

As formigas visitantes de *O. spectabilis* se utilizaram tanto dos NEFs quanto de outras fontes de energia disponíveis, tais como o exsudato de hemípteros (Membracidae) que

podem infestar as panículas das infrutescências. Podem ainda afugentar ou predar outros artrópodes encontrados sob as plantas, principalmente herbívoros. Em alguns casos verificou-se a associação de formigas com lagartas de Lycaenidae.

Diversas espécies de herbívoros foram encontradas nas plantas, sendo rara a abundância de uma espécie em particular. Foram observados herbívoros pertencentes a 10 famílias. Os principais herbívoros foliares foram coleópteros e lepidópteros, enquanto que os florais foram tisanópteros e coleópteros (Tabela 2).

Tabela 2. Morfoespécies de herbívoros encontrados em indivíduos experimentais de *O. spectabilis* na reserva CCPIU. Para áreas: Nq- não queimada; Q- queimada.

Ordem	Família	Espécie	Estrutura atacada	Áreas
Coleoptera	Curculionidae	<i>Anthonomus ourateae</i>	botões e flores	Nq, Q
		<i>Anthonomus</i> sp.1	botões e flores	Nq, Q
		<i>Anthonomus</i> sp.2	botões e flores	Nq, Q
		<i>Anthonomus</i> sp.3	botões e flores	Nq, Q
		<i>Anthonomus</i> sp.4	botões e flores	Nq, Q
	Scolytidae	<i>Zygopinae</i> sp.	botões e flores	Nq, Q
Diptera	Cecidomyiidae	<i>Contarinia</i> sp	botões/brotos	Nq, Q
Homoptera	Membracidae	Membracidae	raquis das panículas	Nq
		Membracidae	raquis das panículas	Nq
		Membracidae	raquis das panículas	Nq
		Membracidae	raquis das panículas	Nq, Q
		Membracidae	raquis das panículas	Nq, Q
Lepidoptera	Lycaenidae	Lycaenidae sp.	folhas jovens	Nq
		Hisperiidae sp. 1	folhas jovens	Q
	Hisperiidae	Hisperiidae sp. 2	folhas jovens	Nq, Q
		Hisperiidae sp. 3	folhas jovens	Q
		Hisperiidae sp. 4	folhas jovens	Nq
Mantodea	Familia 1		folhas	Nq, Q
Orthoptera	Gryllidae		folhas	Nq, Q
	Acrididae		folhas	Nq, Q
Thysanoptera	Thripidae	Frankliniela sp.	flores	Nq, Q
		Thripidae sp.	flores	Nq, Q

O ano de 2004 foi marcado por um longo período de seca na área de estudo (Figura 5), que facilitou a ocorrência de fogo no Cerrado. Os resultados dos experimentos avaliando o efeito do fogo e da presença ou ausência da ação da interação formiga-planta ao longo do tempo sobre a herbivoria mostraram que a presença de formigas visitantes dos NEFs de *O. spectabilis* reduziu significativamente a herbivoria foliar. A herbivoria nas plantas sem formigas foi significativamente maior e aumentou ao longo do tempo, tanto na área

queimada ($F = 152,33$; $gl = 56$; $p < 0,0001$; ANOVA para medidas repetidas), quanto na área não queimada ($F = 15,30$; $gl = 50$; $p < 0,0005$; ANOVA para medidas repetidas). O padrão de dano foliar, em ambas as áreas, na presença ou ausência de formigas foi similar, não havendo diferença estatística relevante (Figura 6 A).

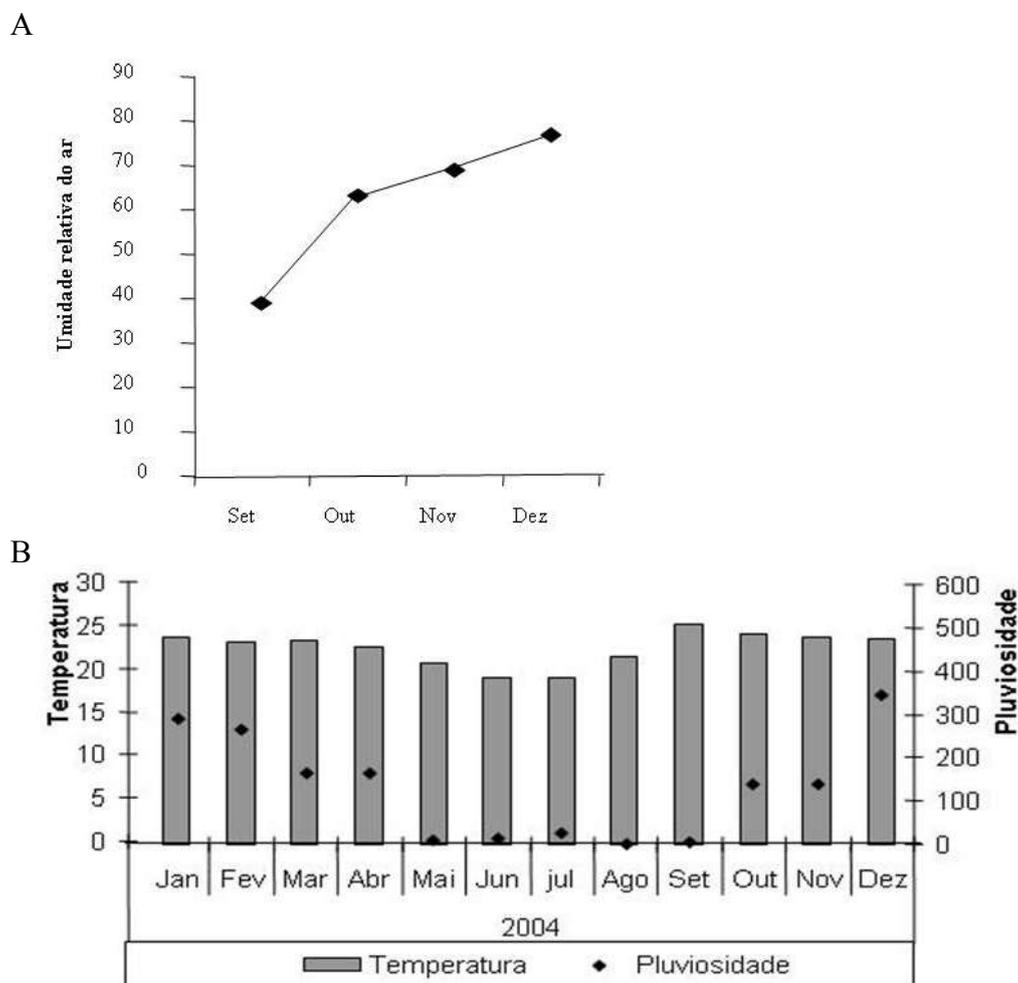


Figura 5. Dados climáticos – umidade média relativa do ar (A); temperatura e pluviosidade (B), no cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG, no ano de 2004.

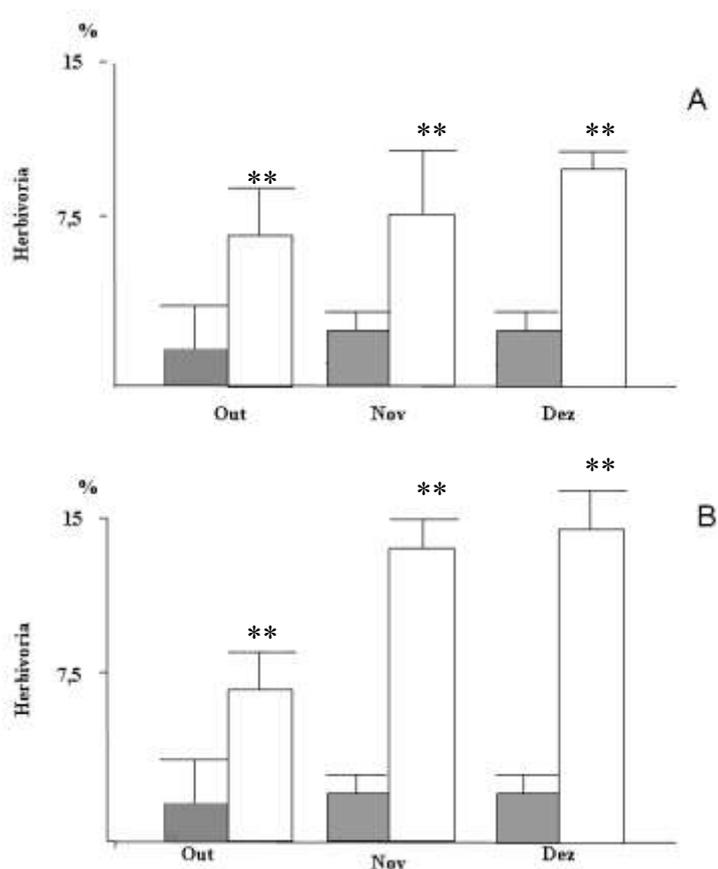


Figura 6- Comparação entre a porcentagem média de herbivoria em ramos de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) na presença (barras enegrecidas) e na ausência (barras vazias) de formigas visitantes em áreas não queimadas (A) e queimadas (B) no cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG, entre setembro e dezembro de 2004. O símbolo “**” indica que as médias diferiram significativamente entre os grupos ($p < 0,005$; ANOVA para medidas repetidas).

Em ambas as áreas a visitação de formigas também foi relevante para a aptidão da planta, plantas com formigas formaram mais frutos por botões produzidos, tanto na área queimada ($U = 129$, $P = 0,002$), quanto na área não queimada ($U = 49$, $P = 0,003$) (Figura 7). Entretanto foi evidenciada diferença na quantidade de sementes dos frutos produzidos com entre áreas não queimadas e queimadas com a presença de formiga ($U = 136$, $P = 0,0822$) ou sem formiga ($U = 74$, $P = 0,0279$).

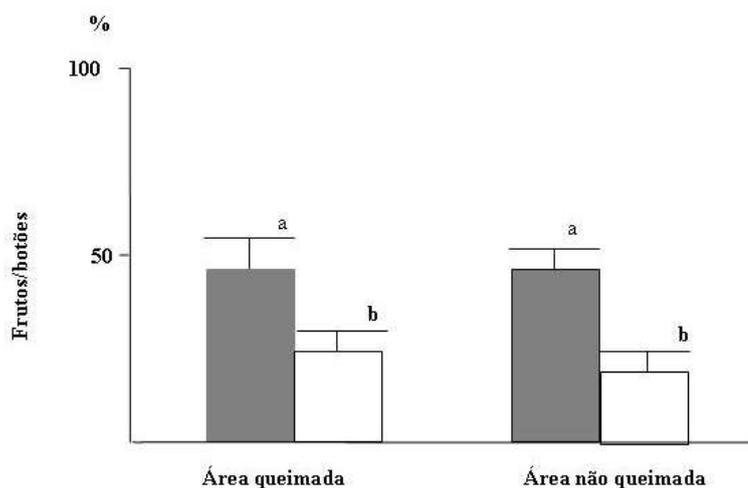


Figura 7 – Comparação entre o número médio de frutos formados por botões produzidos de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) na presença (barras enegrecidas) e na ausência (barras vazias) de formigas visitantes dos nectários extraflorais da planta em áreas queimadas e não queimadas de cerrado. Letras iguais indicam a ausência de diferença significativa entre os dados e letras diferentes indicam o oposto (Teste U de Mann-Whitney, $p < 0,001$).

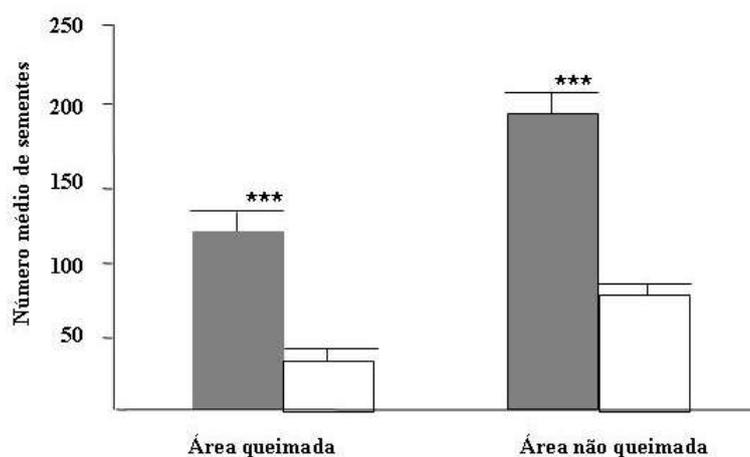


Figura 8 – Comparação entre o número médio de sementes produzidos de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) na presença (barras enegrecidas) e na ausência (barras vazias) de formigas visitantes dos nectários extraflorais da planta em áreas queimadas e não queimadas de cerrado. (***) indicam diferença significativa entre os dados (Teste U de Mann-Whitney, $p < 0,001$).

Discussão

Corroborando as observações de outros autores, que listam as espécies de formigas associadas às plantas extra-nectaríferas do Cerrado (OLIVEIRA & BRANDÃO 1991; OLIVEIRA & FREITAS 2004; OLIVEIRA & DEL-CLARO, 2005), o gênero *Camponotus* foi o mais abundante e o mais bem distribuído entre os indivíduos de *O. spectabilis* na área de estudo. Espécies de *Camponotus* podem ter sucesso na utilização de NEFs principalmente devido a maior agressividade e característico comportamento exploratório do ambiente (DEL-CLARO & OLIVEIRA 2000). Por exibirem comportamentos agressivos em direção aos herbívoros, formigas podem afetar positivamente o valor adaptativo das plantas por reduzirem os danos causados às partes vegetativas (FEDERLE *et al.*, 1998; KOPTUR, 1992 OLIVEIRA *et al.*, 1987) e reprodutivas (DEL-CLARO *et al.*, 1996). Os resultados dos experimentos de campo mostraram que isso é também verdadeiro para a associação entre formigas e *O. spectabilis* no cerrado, havendo redução da herbivoria e maior produção de frutos e sementes nos ramos não visitados por formigas. FREITAS & OLIVEIRA (1996) demonstraram que a simples presença de formigas na planta pode ter um impacto significativo reduzindo a presença de lepidópteros em *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae).

Os benefícios da associação com formigas para *O. spectabilis* se mantêm ao longo do tempo, na verdade, como mostram os resultados da ANOVA (Figuras 6 e 7) e podem se intensificar com o aumento da fauna de herbívoros característico do final da primavera e início do verão nos trópicos (MARQUIS & BRAKER, 1994). Associações entre plantas, predadores e herbívoros podem muitas vezes apresentar resultados condicionais, ou seja, dependentes de fatores bióticos e abióticos do ambiente (BARBOSA & BRONSTEIN, 2002;

OLIVEIRA & DEL-CLARO, 2005). No presente estudo, não observamos variação significativa ao longo do tempo nos resultados da associação dependente de fatores abióticos, como ocorrência ou não de fogo. A interação parece ser igualmente vantajosa e importante para formigas e plantas nos dois ambientes, dependendo da presença ou não de formigas.

Em estudos com queimadas no Cerrado alguns autores (COUTINHO, 1977; BRAITHWAITE, 1996), verificaram que a temperatura atinge picos de 74°C na superfície do solo e camadas entre 2-5 cm geralmente atingem 35 °C, podendo-se inferir que morrem apenas formigas que estejam fora do ninho. Portanto, o fogo parece não afetar significativamente as atividades internas da colônia, tendo as sobreviventes o néctar extrafloral como um dos principais alimentos. MORAIS, (1980) mostrou que diversas espécies de formigas nidificam em troncos ocos ou ramos mortos de plantas de cerrado. OLIVEIRA E LEITÃO-FILHO (1987) sugerem que os orifícios deixados por larvas de besouros e ocupados por colônias de formigas em árvores do cerrado possa ser uma explicação para a ausência de plantas mirmecófitas nesse ecossistema. Árvores de cerrado geralmente apresentam súber espesso que protege seus troncos da ação do fogo (OLIVEIRA & MARQUIS 2002). As observações de campo mostraram que algumas espécies de formigas comumente nidificam em troncos de *O. spectabilis*, onde sobrevivem a ação do fogo. Por outro lado, as folhas jovens, em geral são mais vulneráveis a ação de herbívoros, pois compostos secundários se acumulam com o desenvolvimento das folhas (COLEY & BARONE, 1996). Em diversas espécies vegetais do cerrado é comum que os NEFs estejam especialmente ativos em folhas jovens (OLIVEIRA & PIE, 1998; DEL-CLARO, 2004). Assim sendo, durante a rebrota, as folhas novas de *O. spectabilis* na área queimada são tão atrativas para os herbívoros, quanto o são para as formigas que sobrevivem às queimadas, sendo talvez este o principal motivo da não diferença significativa na comparação intra ou inter grupos quanto à herbivoria entre as áreas.

O processo evolutivo de uma espécie ou táxon superior tem influência direta e causal sobre a ecologia e comportamento daquele táxon: distribuição, abundância e dinâmica populacional (PRICE, 2003). Estudos sobre a distribuição, abundância e dinâmica populacional têm sido o foco central dos pesquisadores por pelo menos um século, como enfatizado por ANDREWARTHA & BIRCH (1954). Porém, um dos maiores problemas de hoje nessa área, é a existência de muitos dados e teorias insuficiente, muitas hipóteses e testes insignificantes, muitos modelos e verificações insuficientes (PRICE, 2003). Nesse sentido, o modelo ecológico envolvendo *O. spectabilis*, suas formigas e seus herbívoros associados parece ser muito interessante. Podemos através dele, obter maior número de subsídios para

uma melhor compreensão das interações animais-plantas, mas considerando que essa Ochnaceae apresenta ampla distribuição neotropical, podemos testar e elaborar novas hipóteses.

KNIGHT & HOLT (2005) demonstram em um estudo que plantas no centro da área queimada possuem um grau de herbivoria menor do que plantas em bordas de áreas afetadas pelo fogo. A intensidade do fogo, ou esse efeito de borda, seriam significativos para a interação em questão? THOMPSON (2005) discute a manutenção dos resultados de interações coevolutivas entre animais e plantas, mostrando que muitas vezes as mesmas espécies ou espécies semelhantes se associam em distintas áreas, muitas vezes com resultados semelhantes. Isso demonstra que essas relações parecem ter um passado evolutivo comum, muito próximo, às vezes explicado pela origem de distribuição geográfica comum, às vezes por limitações físicas ou fisiológicas que se refletem através dos seus fenótipos e as aproximam nas relações filogenéticas (THOMPSON, 2005). Entretanto, este autor sugere que há ainda poucos estudos feitos para as relações entre animais e plantas nesse sentido, especialmente nos trópicos. Assim sendo, as interações animais-plantas em *O. spectabilis* se comportariam do mesmo modo em distintas fisionomias do cerrado brasileiro? Replicada muitas vezes ao longo de distintos gradientes regionais, a seleção natural agindo sobre associações mutualísticas representa o potencial para a exploração da natureza sobre as múltiplas oportunidades de uma coevolução (THOMPSON 1994, 2005; DEL-CLARO 2004). Muitas espécies representam na verdade coleções de diferentes populações genéticas que tornam cada população um pequeno experimento evolutivo e cada interação local interespecífica um experimento coevolutivo em potencial (THOMPSON, 2005).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L. 1954. **The distribuicion and abundance of animal**. University of Chicago Press. Chicago.

APPOLINARIO, V. & I. SCHIAVINI. 2002. **Levantamento fitossociológico de espécies arbóreas de cerrado (*stricto sensu*) em Uberlândia - Minas Gerais**. Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer 10: 57-75.

BRONSTEIN, J.L. & P. BARBOSA. 2002. Multitrophic/multispecies mutualistic interactions: The role of nonmutualists in shaping and mediating mutualisms, p.44-66. In T. Tschardtke & B.A. Hawkins (eds.), **Multitrophic level interactions**. Cambridge, Cambridge University Press, 587p.

BARTON, A. M. 1986. **Spatial variation in the effects of ants on na extrafloral nectary plant**. Ecology, 67: 495-504.

BEATTIE, A. J. 1985. **The evolutionary ecology of ant-plant mutualism**. Cambridge University Press, Nova York. Pp 54-65.

BENTLEY, B. ELIAS, T. S. 1983. **The biology of nectaries**. Columbia University Press, Nova York. Pp 174-203.

BENTLEY, B.L. 1976. **PLANTS BEARING EXTRAFLORAL NECTARIES AND THE ASSOCIATED ANT COMMUNITY: INTERHABITAT DIFFERENCES IN THE REDUCTION ORF HERBIVORE DAMAGE**. ECOLOGY 57:815-820.

BENTLEY, B. L. 1977. **Extrafloral nectarines and protection by pugnacious body guards**. Annual Review of Ecological Systematics, 8: 407-427.

BRAITHWAITE, R. W. 1996. Biodiversity and fire in the savanna landscape. In O.T. Solbrig, E. Medina, and J.F. Silva, eds., **Biodiversity and Savanna Ecosystem Process**, pp121-142. Berlim: Springer-Verlang

BRONSTEIN, J. L. 1998. **The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism**. Biotropica 30 (2): 150-161.

BROWN, W.L. 1960. **Ants acacia and browsing mammals**. Ecology 41: 587-592.

BUCKLEY, R. 1982. **Ant-plant interactions in Australia**. Ed. Dr. W. Junk Publishers. Boston, EUA. 162 p.

CARROLL, C. R. E JANZEN, D. H. 1973. **Ecology of foraging by ants**. Annu. Ver. Ecol. Syst., 4: 231-257.

COLEY. P.D & J.A.BARONE, 1996. **Herbivory and plant defences in tropical forests**. Ann. Rev. Ecolo.Syst. 27:305-335.

COSTA, F.M.C.B., A.T. OLIVEIRA-FILHO & P.S. OLIVEIRA. 1992.**The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora*(Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation**. Ecol. Entomol. 17: 363-365.

COUTINHO,L.M. 1977. **Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. II – as queimadas e a dispersão de sementes em algumas espécies do estrado herbáceo-subarbostico**. Bol. Bot., vol. 5, p57-64.

COUTINHO, L.M. 1979. **Aspectos ecológicos do fogo no cerrado: III. A precipitação atmosférica de nutrientes minerais.** Ver. Bras. Bot. 2:97-101.

COUTINHO, L.M. 1980. **As queimadas e seu papel ecológico.** Brasil Florestal. 44: p. 7-23.

DAVIDSON, D. W. & MCKEY, D. 1993. **The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships.** J. Hym. Res. 2: 13-83

DEL-CLARO, K. & P. S. OLIVEIRA. 2000. **Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: Temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity.** Oecologia 124: 156-165.

DEL-CLARO, K. & OLIVEIRA, P.S. 1993. **Ant-homoptera interaction: do alternative sugar source distract tending ants?** Oikos 68 (2): 202-206.

DEL-CLARO, K. 2004. **Multitrophic Relationships, Conditional Mutualisms, and the Study of Interaction Biodiversity in Tropical Savannas.** Neotropical Entomology, V. 33, N.6, p. 665-672.

DEL-CLARO, K.; BERTO, V. & RÉU, W. 1996. **Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae).** Journal of Tropical Ecology 12: 887-892.

DIRZO, R. & C.A., DOMÍNGUEZ. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: **Seasonally dry tropical Forests.** S.H. Bullock, E. Medina y H.A. Mooney (eds.). Cambridge University Press. pp. 304-325.

EMBRAPA, 1982. **Levantamento de reconhecimento dos Solos e Aptidão Agrícola das Terras do Triângulo Mineiro.** Rio de Janeiro: Embrapa, Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos.

FEDERLE, W.; MASCHWITZ, U. & FIALA, B. 1998. **The two-partner ant-plant system of *Camponotus (Colobopsis)* sp. 1 and *Macaranga puncticulata* (Euphorbiaceae): natural history of the exceptional ant partner.** *Insectes Soc.* 45: 1-16.

FERRAZ-VICENTINI, K.R.C, 1999. **Historia do fogo no Cerrado: uma análise palinológica.** Tese de doutorado. Departamento de Ecologia. Universidade de Brasília,

FREITAS, A. L. & OLIVEIRA, P. S. 1996. **Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly.** *Journal of Animal Ecology* 65: 205-210.

HARBORNE, J. B. 1993. **Introduction to Ecological Biochemistry.** Academic Press, University of Reading, UK, 318p.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. 1990. **The ants.** Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

HORVITZ C.C. & D.W. SCHEMSKE 1984. **Effects of ants and ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herbivory.** *Ecology* 65: 1369-1378.

INOUYE, D. W. & TAYLOR, Q. R. 1979. **A temperature region plant-ant-seed predator system: consequences of extrafloral nectar secretion by *Heliathella quinquenervis*.** *Ecology* 60 (1): 1-7.

JANZEN, D. H. 1966. **Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America.** *Evolution* 20: 249-275.

JANZEN, D. H. 1967. **Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in Eastern Mexico.** *Univ. Kansas Sci. Bull.* 47: 315-558.

KEELER, K. H. 1989. Ant-plant interactions. *In* W. G. Abrahamson (Ed.). **Plant-animal interactions**, pp. 207-242. McGraw-Hill, New York, 480 pp.

KELLY, C. A. 1986. **Extrafloral nectaries: ants, herbivores and fecundity in *Cassia fasciculata***. *Oecologia* 69: 600-605.

KNIGHT & HOLT (2005) **Fire generates special gradients in herbivory: an example from a Florida sandhill ecosystem**. *Ecology*, 86 (3): 587-593.2005

KOPTUR, S. 1984. **Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosoideae) saplings by ants**. *Ecology* 65 (6): 1787-1793.

KOPTUR, S. 1991. Extrafloral nectaries of herbs and trees: modelling the interaction with ants and parasitoids. Pp 213-259 (Chapter 15) in HUXLEY, C. R. & CUTLER, D. F. **Ant-plant interactions**. Oxford University Press, Oxford.

KOPTUR, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. Pp 81-129 (Chapter 4) in BERNAYS, E. **Insect-plant interactions**. Vol. 4. Ed. CRC, Boca Raton.

LORENZI, H. 1992. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Ed. Plantarum LTDA, Odessa, Brasil.

MARQUIS, R. L. & BRAKER, H. E. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact. Pp. 261-281. In McDADE, L. A.; MAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H. A & HARTSHORN, G. S. La selva. **Ecology and natural history of a Neotropical rain forest**. University of Chicago Press, Chicago. 486 pp.

MORAIS, H.C. 1980. **Estrutura de uma comunidade de formigas arborícolas em vegetação de campo cerrado**. Dissertação de Mestrado, Unicamp, Sp. 123pp.

OLIVEIRA, P. S. & BRANDÃO, C. R. F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the brasilian cerrados. Pp. 198-212 (Chapter 14) in HUXLEY, C. R. & CUTLER, D. F. **Ant-plant interactions**. Oxford University Press, Oxford.

OLIVEIRA, P.S. & DEL-CLARO, K. 2005. Multitrophic interactions in a neotropical savanna: Ant-hemipteran systems, associated insect herbivores, and a host plant. In: **Biotic**

Interactions in the Tropics. Burslem, DFRP, Pinard, MA & Hartley, SE (editors). Cambridge University Press, Cambridge, UK.

OLIVEIRA, P.S. & FREITAS A.V.L. 2004. **Ant-Plant-Herbivore Interactions in the Neotropical Cerrado Savanna.** *Naturwissenschaften* 91:557-570.

OLIVEIRA, P. S. & D. MARQUIS. 2002. (eds.) **The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna.** Columbia University Press, New York, 398p.

OLIVEIRA, P. S. & OLIVEIRA-FILHO, A. T. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in the western Brazil. In: **Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions.** Ed. John Wiley & Sons, New York. p. 163-175.

OLIVEIRA, P. S. & PIE, M. R. 1998. **Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in Cerrado vegetation.** *An. Soc. Entomol. Brasil* 27 (2): 161-176.

OLIVEIRA, P.S. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1987. **Extrafloral nectaries: Their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil.** *Biotropica*, 19: 140-148.

OLIVEIRA, P. S.; SILVA, A. F. & MARTINS, A. B. 1987. **Ant foraging on extrafloral nectaries of *Quaera grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential ant herbivore agents.** *Oecologia* 74: 228-230.

OLIVEIRA, P.S. 1997. **The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae).** *Functional Ecology* 11: 323-330.

PRICE, P.W. 2002. Species interactions and the evolution of biodiversity, p. 3-25. In: C.M. Herrera & O. Pellmyr (eds.), **Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach.** Oxford, Blackwell Science, 425p.

RAWITSCHER, F.1942; **BOLM.FAC.FIL.CIEN. LETR. UNIV. S. PAULO . XXVIII, BOTANICA.**
3:3

SCHEMSKE, D.W. 1980. **The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): An experimental analysis of ant protection.** J. Ecol. 68: 959-967.

STEPHENSON, A.G.1981. **Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions.** Ann. Rev. Ecol. Syst.12:253-279.

THOMPSON, J.N. 1994. **The Coevolutionary Process.** Chicago:University of Chicago Press.76p

THOMPSON, J.N. 2005. **The geographic mosaic of Coevolution.** Chicago University Press, 443pp.

WHELAN, R.J.1995.**The Ecology of Fire.** Cambridge, Mass: Cambridge University Press.