

**Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação de Recursos Naturais**

**RIQUEZA, DISTRIBUIÇÃO E SAZONALIDADE DE
INTERAÇÕES PLANTA-FORMIGA MEDIADAS POR
NÉCTAR EXTRAFLORAL EM CERRADO MINEIRO**

Ceres Belchior

2014

Ceres Belchior

**RIQUEZA, DISTRIBUIÇÃO E SAZONALIDADE DE
INTERAÇÕES PLANTA-FORMIGA MEDIADAS POR
NÉCTAR EXTRAFLORAL EM CERRADO MINEIRO**

Tese apresentada à Universidade Federal de
Uberlândia, como parte das exigências para
obtenção do título de Doutora em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais.

Prof. Dr. Kleber Del Claro (Orientador)
Instituto de Biologia – UFU

Prof. Dr. Sebastian Felipe Sendoya Echeverry
(Coorientador)
Instituto de Biologia – UNICAMP

UBERLÂNDIA, MG
JULHO - 2014

Ceres Belchior

**RIQUEZA, DISTRIBUIÇÃO E SAZONALIDADE DE
INTERAÇÕES PLANTA-FORMIGA MEDIADAS POR
NÉCTAR EXTRAFLORAL EM CERRADO MINEIRO**

Tese apresentada à Universidade Federal de
Uberlândia, como parte das exigências para
obtenção do título de Doutora em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais.

APROVADA em _____ de _____ de 2014
Nota e/ou Conceito: _____

Prof. Dr. Gilberto Marcos de Mendonça Santos (Membro efetivo), UEFS

Prof. Dr. Marcelo Duarte da Silva (Membro efetivo), USP

Prof. Dra. Helena Maura Torezan Silingardi (Membro efetivo), UFU

Prof. Dr. Natália Mundim Tôrres (Membro efetivo), UFU

Prof. Dr. Everton Tizo Pedroso (Membro Suplente), UEG

Prof. Dr. Marcelo de Oliveira Gonzaga (Membro Suplente), UFU

Prof. Dr. Kleber Del Claro (Orientador), UFU

UBERLÂNDIA, MG
JULHO - 2014

AGRADECIMENTOS

A Deus, por ter me concedido vida, proteção, saúde e perseverança.

À minha família, meu pai *Valter Luiz Belchior*, minha mãe *Solange Pedrosa de S. Belchior* e irmã *Ariane Belchior*, pelo apoio que me permitiu dedicação à vida acadêmica.

Ao meu namorado *Gustavo Paiva Ribeiro*, pela compreensão, amizade e companheirismo durante a realização deste doutorado.

Ao Prof. Dr. *Kleber Del Claro* (*Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações - LECI*), novamente pelo voto de confiança e pelos vários aprendizados, importantes não apenas na vida acadêmica mas também no trabalho não acadêmico.

Ao Prof. Dr. *Sebastian F. Sendoya*, pela paciência durante os extensos diálogos à distância, que muito me ensinaram a analisar os dados com o olhar inovador.

Ao Prof. Dr. *Paulo S. Oliveira*, pelos comentários valiosos que determinaram os rumos trilhados durante a construção deste trabalho.

Aos membros da banca de qualificação e defesa, por terem aceito o convite de participação, pelas sugestões e correções referentes a este trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais (PPGECRN-UFU), ao Instituto de Biologia (INBIO-UFU), à Universidade Federal de Uberlândia (UFU), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio estrutural e financeiro.

À Sra. *Maria Angélica da Silva*, secretária da PPGECRN-UFU, pelos auxílios referentes aos procedimentos adotados e documentos exigidos pela nossa Instituição.

Ao Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), por permitir o acesso à sua reserva, o que favoreceu a realização deste trabalho.

Aos colegas *Denise Lange*, *Renata P. do Nascimento* e *Sebastian Sendoya*, pelo auxílio na identificação das formigas, e ao colega *Pedro Braunger de Vasconcelos*, pelo auxílio na identificação das plantas em campo.

Ao Prof. Dr. *Gleim Monteiro de Araújo*, pelo auxílio na identificação das plantas, tanto em exsicatas ou em imagens fotografadas, e ao *Herbarium Uberlandense* (HUFU), pelos préstimos.

À Profa. Dra. *Helena Maura T. Silingardi* (INBIO-UFU), pelo empréstimo do estereoscópio. Ao Prof. Dr. *Marcus Vinicius Sampaio* (ICIAG-UFU), pelo auxílio na identificação dos hemípteros trofobiontes coletados neste trabalho. Ao Prof. Dr. *Rodrigo*

Feitosa, pelos ensinamentos sobre identificação de formigas (durante uma visita técnica ao *Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo - MZUSP*), os quais favoreceram a identificação das espécies coletadas neste trabalho.

Aos colegas *Alexandra Bächtold*, *Gudryan Jackson Barônio*, *Diego Patrick*, *Andrea Andrade Vilela*, *Larissa Nahas*, *Clélia Ferreira*, *Kleber Cleanto*, *Mariana Assunção*, *Luís Paulo Pires* e *Diego Freitas*, pelos momentos de apoio.

Aos demais professores e colegas do PPGEARN-UFU, pelos ensinamentos e reflexões.

Ao *Departamento de Conservação da Biodiversidade (Secretaria de Biodiversidade e Florestas)* do *Ministério do Meio Ambiente (DCBIO/SBF/MMA)*, e aos demais colegas lotados em outras unidades desse órgão, pelas manifestações de incentivo à conclusão deste trabalho.

Finalmente, agradeço a todos os outros que, de alguma forma, contribuíram para a concretização desta tese.

ÍNDICE

RESUMO	xiii
ABSTRACT	xv
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
ÁREA E PERÍODO DE ESTUDO	7
Referências Bibliográficas	10
CAPÍTULO I – Variação temporal na abundância e riqueza de formigas visitantes de plantas no cerrado: néctar extrafloral como fator mediador.....	14
Resumo.....	14
Introdução.....	15
Material e Métodos.....	17
<i>Período de estudo</i>	17
<i>Delineamento amostral e coleta de dados</i>	17
<i>Análises estatísticas</i>	19
Resultados	21
Discussão	34
<i>NEFs, formigas visitantes e variação sazonal</i>	34
<i>Néctar extrafloral versus outros recursos alimentares</i>	37
<i>Composição da fauna de formigas em plantas com e sem NEFs</i>	38
<i>Conclusão</i>	40
Referências Bibliográficas	41
CAPÍTULO II – Variação na abundância de plantas e diferenças na localização e nos morfotipos dos nectários extraflorais afetam a visitação de formigas em Cerrado.....	46
Resumo.....	46
Introdução.....	47
Material e Métodos.....	50
<i>Período de estudo</i>	50
<i>Delineamento amostral e coleta de dados</i>	50
<i>Análises estatísticas</i>	52
Resultados	54
Discussão	70
<i>Abundância das plantas, seus tamanhos e a presença de NEFs afetam a comunidade de formigas visitantes</i>	70
<i>O tamanho das plantas pode ser influenciado pela visitação por formigas</i>	70

<i>Como explicar a frequência e abundância das espécies de plantas com NEFs?</i>	71
<i>A localização dos NEFs nas plantas influencia a visitação por formigas</i>	73
<i>O morfotipo dos NEFs influencia a visitação das plantas</i>	74
<i>Conclusão</i>	75
Referências Bibliográficas	76
CAPÍTULO III – Variações na distribuição no habitat de plantas com e sem nectários extraflorais influenciam a presença de formigas visitantes	81
Resumo.....	81
Introdução.....	82
Material e Métodos.....	84
<i>Período de estudo</i>	84
<i>Delineamento amostral e coleta de dados</i>	84
<i>Análises estatísticas</i>	85
Resultados	87
Discussão	98
<i>Conclusão</i>	101
Referências Bibliográficas	102
CONCLUSÃO GERAL.....	105
ANEXO	106
<i>Detalhes sobre a morfologia dos nectários extraflorais (NEFs) podem ser encontrados em:</i> ..	106
<i>Exemplos de morfotipos dos NEFs:</i>	106
<i>Detalhes sobre a secreção (volume) de néctar extrafloral e sua concentração de açúcar agrupados de acordo com a morfologia dos NEFs podem ser encontrados em:</i>	107

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Reserva Particular do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia/MG, Brasil (18°59'S e 48°18'O). O cerrado *sensu stricto* é o tipo fisionômico predominante na vegetação da reserva, que contém uma área de 127 hectares. A seta branca indica a entrada para a reserva e sua estrada principal. A seta preta indica a entrada para os transectos nos quais os dados da tese foram coletados..... 8

Figura 2 – Disposição dos transectos estudados nos anos de 2010 a 2012 na Reserva Particular do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia/MG, Brasil. Nos Capítulos I e II foram estudados os transectos de nº 1 a 10: os ímpares possuem 50 x 4 m e os pares possuem 100 x 4 m. No Capítulo III foram estudados oito transectos (área em cinza) de 50 x 4 m. 9

Figura 3 – Porcentagem do número de plantas com (N = 266) e sem (N = 496) NEFs em que as principais espécies de formigas (com 10 ocorrências ou mais) foram encontradas no total de plantas estudadas, nas estações chuvosa e seca, em uma área de Cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. 27

Figura 4 – Abundância das quatro principais espécies de formigas (maiores ocorrências e abundâncias), (a) *Azteca* sp.1, (b) *Camponotus crassus*, (c) *Cephalotes pusillus* e (d) *Pseudomyrmex gracilis*, observadas nas plantas estudadas em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil (Pontos quadrados e triangulares representam as medianas; Colunas representam percentil 25-75%; Barras representam mínimo e máximo). No eixo Y: os valores representam a soma dos registros no período da manhã e tarde. No eixo X: estações chuvosa e seca. 28

Figura 5 – Riqueza (a, c) e abundância (b, d) de formigas em plantas com e sem NEFs em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil (Pontos quadrados e triangulares representam as medianas; Colunas representam percentil 25-75%; Barras representam mínimo e máximo). No eixo Y: os valores representam a soma dos registros para cada variável no período da manhã, tarde e noite. No eixo X: não foram observadas formigas em 46% e 65% das plantas durante as estações chuvosa e seca, respectivamente. 31

Figura 6 – Riqueza (a, c) e abundância (b, d) de formigas de acordo com o estado fenológico das plantas estudadas (762 indivíduos, ao todo) durante as estações chuvosa e seca, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil (Pontos quadrados e triangulares representam as medianas; Colunas representam percentil 25-75%; Barras representam mínimo e máximo). No eixo Y: os valores representam a soma dos registros para cada variável no período da manhã, tarde e noite. No eixo X: FV = plantas contendo apenas folhas velhas; FV+FJ = plantas contendo folhas velhas e folhas jovens; FJ = plantas contendo apenas folhas jovens; FV+FL = plantas contendo folhas velhas e flores/botões florais; FV+FR = plantas contendo folhas velhas e frutos; Outras = demais combinações possíveis. “N” representa a quantidade de plantas em cada categoria. As porcentagens indicam em quantas plantas de “N” foram observadas formigas. 32

Figura 7 – Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) obtido da composição de espécies de formigas amostradas em plantas com (cruzes) e sem (quadrados) NEFs, localizadas em 10 transectos, durante as estações chuvosa e seca, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG. A composição da fauna de formigas não diferiu ($p > 0,05$) entre os dois grupos de plantas. 33

Figura 8 – Variáveis mensuradas para estimar o tamanho das plantas: perímetro do caule a 30 cm do solo, altura do caule não envolvido pela copa, altura da copa, diâmetro máximo e mínimo da copa. 53

Figura 9 – Riqueza e abundância de formigas e tamanhos de plantas com e sem NEFs, divididas em muito (colunas pretas) e pouco abundantes (colunas brancas), em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: os valores representam, exceto para tamanho, a soma dos registros para cada variável no período da manhã, tarde e noite, durante a estação chuvosa. 60

Figura 10 – Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) obtido da composição de espécies de formigas amostradas em plantas muito abundantes e com NEFs (cruzes), muito abundantes e sem NEFs (quadrados), pouco abundantes e com NEFs (triângulos), e pouco abundantes e sem NEFs (círculos), localizadas em 10 transectos, durante a estação chuvosa, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. A composição da fauna diferiu ($p < 0,05$) apenas entre as espécies muito abundantes (cruzes e quadrados). 61

Figura 11 – Riqueza e abundância de formigas e tamanho de plantas com NEFs localizados nas folhas, no caule e em estruturas reprodutivas/vegetativas, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: os valores representam, exceto para tamanho, a soma dos registros para cada variável no período da manhã, tarde e noite, durante a estação chuvosa. 66

Figura 12 – Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) obtido da composição de espécies de formigas amostradas em plantas com NEFs localizados nas folhas (cruzes), no caule (quadrados) e em estruturas reprodutivas/vegetativas (triângulos), localizadas em 10 transectos, durante a estação chuvosa, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. A composição da fauna amostrada nas plantas com NEFs no caule (quadrados) foi diferente ($p < 0,05$) da amostrada nos demais grupos de plantas (cruzes e triângulos). 67

Figura 13 – Riqueza e abundância de formigas e tamanho de plantas com NEFs do tipo elevado e de outros tipos, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: os valores representam, exceto para tamanho, a soma dos registros para cada variável no período da manhã, tarde e noite, durante a estação chuvosa. 68

Figura 14 – Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) obtido da composição de espécies de formigas amostradas em plantas com NEFs do tipo elevado (cruzes) e de outros tipos (quadrados), localizadas em 10 transectos, durante a estação chuvosa, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. A composição da fauna não diferiu ($p > 0,05$) entre os dois grupos de plantas. 69

Figura 15 – Parte de um transecto subdividido em parcelas de 1 m². Plantas com 1 m de altura ou mais, situadas nos pontos equidistantes, delimitadores das parcelas, receberam as iscas compostas de sardinha e mel para auxiliar no registro da fauna de formigas visitantes e residentes. Cada parcela foi classificada com base na identidade das plantas dentro de seus limites. 86

Figura 16 – Ninhos, riqueza e abundância de formigas em plantas com e sem NEFs, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: valores registrados durante a estação chuvosa. *Os dados de ninhos de formigas foram obtidos da amostragem de 550 plantas com NEFs e 688 plantas sem NEFs. Plantas com e sem NEFs diferiram entre si quanto às três variáveis consideradas ($p \leq 0,05$). Das 1.235 plantas amostradas, em 44% não foram observadas formigas (199 com NEFs + 343 sem NEFs). 94

Figura 17 – Área, número e densidade de plantas em manchas contendo apenas plantas sem NEFs, apenas plantas com NEFs e plantas com e sem NEFs (mistas), em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Nas manchas contendo plantas com menos de 1 m ou ausentes a amostragem foi apenas da área ocupada. Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: valores registrados durante a estação chuvosa. Manchas com NEFs, manchas mistas e manchas contendo plantas com menos de 1 m de altura ou ausentes apresentaram áreas semelhantes ($p \geq 0,01$). Manchas sem NEFs e manchas mistas apresentaram números semelhantes de plantas ($p \geq 0,01$). A densidade de plantas diferiu entre as três manchas ($p < 0,01$). 96

Figura 18 – Ninhos, riqueza e abundância de formigas em manchas de vegetação de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil, contendo: apenas plantas sem NEFs; apenas plantas com NEFs; e plantas com e sem NEFs (mistas). Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: os valores representam a soma dos registros de todas as plantas em 1 m², durante a estação chuvosa. Manchas com NEFs e manchas mistas apresentaram tanto o número de ninhos quanto a riqueza de formigas semelhantes ($p \geq 0,01$). Manchas sem NEFs e manchas mistas diferiram entre si quanto à abundância de formigas ($p < 0,01$); manchas com NEFs apresentaram condição intermediária. Das 1.273 manchas amostradas, em 49% não foram observadas formigas (331 sem NEFs + 158 com NEFs + 131 mistas). 97

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Lista das espécies de formigas observadas nas plantas estudadas em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Os números fora dos parêntesis representam a abundância total por estação. As porcentagens representam quanto do número ao lado foi observado em plantas com NEFs. Média \pm desvio-padrão (número de observações) representam o número médio de formigas por planta quando a espécie foi observada. Período: (M) manhã, (T) tarde, (N) noite. 22

Tabela 2 – Lista das espécies de plantas estudadas em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Abundância de formigas por planta significa média \pm desvio-padrão do número total observado uma vez nos três períodos (manhã, tarde e noite, ou seja, N = número de indivíduos multiplicado por 3) em cada estação. 24

Tabela 3 – Resultados de GLMM mostrando, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil, o efeito de plantas com nectários extraflorais (NEFs) na riqueza e abundância de formigas visitantes ao longo das estações. Análise foi baseada na soma dos valores da manhã, tarde e noite para cada variável. N = 1524 observações. EP = erro-padrão. Por se tratarem de contagens, a distribuição binomial negativa foi mais adequada aos dados. Considerou-se como significativo quando $P < 0,05$ 29

Tabela 4 – Resultados de GLMM investigando, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil, o efeito de plantas com nectários extraflorais (NEFs) e fatores fenológicos das plantas na abundância de formigas visitantes ao longo das estações. Análise foi baseada na soma dos valores da manhã, tarde e noite para cada variável. N = 1524 observações. EP = erro-padrão. FV = folhas velhas; FJ = folhas jovens; FL = flores; FR = frutos. Por se tratarem de contagens, a distribuição binomial negativa foi mais adequada aos dados. Considerou-se como significativo quando $P < 0,05$ 30

Tabela 5 – Lista de espécies de plantas amostradas (Am) e analisadas (An) em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Foram apresentadas as estimativas da área média (\pm desvio-padrão) de superfície total para cada espécie de planta analisada. A abundância média (\pm desvio-padrão) de formigas por planta foi obtida durante a estação chuvosa (outubro-janeiro). As categorias de localização dos NEFs foram indicadas por: “¹” nas folhas, “²” no caule, “³” em estruturas reprodutivas e vegetativas. As categorias de morfotipos de NEFs foram indicadas por: “El” para ‘elevado’ e “O” para ‘outros morfotipos’. 56

Tabela 6 – Resultados de ANOVA para dois fatores mostrando, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil, os efeitos de nectários extraflorais (NEFs) e da abundância de plantas na riqueza e abundância de formigas e no tamanho das plantas. A riqueza e abundância de formigas foram obtidas durante a estação chuvosa. N = 762 plantas (496 sem NEFs e 266 com NEFs). Considerou-se como significativo quando $P < 0,05$ 59

Tabela 7 – Matrizes de comparação dos resultados (valores de P) de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) obtido da composição de espécies de formigas amostradas em: i) plantas muito abundantes e com NEFs, muito abundantes e sem NEFs, pouco abundantes e com NEFs, pouco abundantes e sem NEFs; e ii) plantas com NEFs localizados nas folhas, no caule e em estruturas reprodutivas/vegetativas. Considerou-se como significativo quando $P < 0,05$ 62

Tabela 8 – Lista das espécies de formigas observadas nas plantas estudadas em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Os valores fora dos parênteses representam a porcentagem do número de plantas em que a espécie foi observada. Os valores dentro dos parênteses representam a média de formigas por planta quando a espécie foi observada pelo menos duas vezes. Os valores após a barra representam a abundância de formigas quando a espécie foi observada apenas uma vez. N = 158 plantas muito abundantes e com NEF; N = 292 plantas muito abundantes e sem NEF; N = 108 plantas pouco abundantes e com NEF; N = 204 plantas pouco abundantes e sem NEF; N = 169 plantas com NEFs localizados nas folhas; N = 21 plantas com NEFs localizados no caule; N = 76 plantas com NEFs localizados em estruturas reprodutivas e vegetativas (Rep/Veg); N = 160 plantas com NEFs do tipo elevado; N = 106 plantas com outros tipos de NEFs. 63

Tabela 9 – Lista das espécies de plantas estudadas em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. A coluna “Sem censo de formigas” refere-se ao número de plantas registradas no levantamento da flora, mas não averiguadas quanto à presença de formigas, porque não estavam localizadas nos pontos de amostragem (distantes entre si de 1 m). O número de ninhos de formigas indicado refere-se ao total, por espécie de planta, encontrado no próprio tronco ou no solo, próximo à base do tronco..... 89

Tabela 10 – Lista das espécies de formigas observadas nas plantas estudadas em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. A abundância total de cada espécie de formiga e o número total de ninhos encontrados nas plantas foram indicados fora dos parêntesis. As porcentagens representam quanto do número ao lado esteve associado às plantas/manchas com NEFs. Nomes em negrito indicam espécies com ninhos em troncos em decomposição e/ou no solo. Média \pm desvio-padrão (número de observações) representam o número médio de formigas por planta quando a espécie foi observada..... 92

Tabela 11 – Área total (em m²) das manchas de vegetação estudadas por transecto em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Cada transecto representa uma área de 200 m², totalizando 1.600 m² de amostragem neste estudo. 95

Tabela 12 – Número total de plantas nas manchas de vegetação estudadas por transecto em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. A densidade de plantas por m² (média \pm desvio-padrão/mínimo-máximo de indivíduos) foi indicada entre parênteses..... 95

RESUMO

BELCHIOR, C. 2014. Riqueza, distribuição e sazonalidade de interações planta-formiga mediadas por néctar extrafloral em cerrado mineiro. Tese de Doutorado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia, MG. 107 pp.

Compreender o papel e o significado adaptativo das associações entre plantas e formigas, mediadas pela oferta de néctar extrafloral, tem sido o foco de muitos estudos sobre interações insetos-plantas. No Cerrado, espécies de plantas com nectários extraflorais (NEFs) são comuns, relativamente abundantes e se destacam por suas associações mutualísticas com formigas. A abundância das espécies é considerada um dos melhores preditores da estrutura de redes mutualísticas, e evidências indicam que, dependendo das características dos NEFs, determinadas espécies de plantas podem ser mais atrativas às formigas. Considerando que a localização de fontes alimentares no ambiente afeta tanto onde as formigas forrageiam quanto onde constroem seus ninhos, acredita-se que a presença de NEFs na vegetação, aliada à variação sazonal, pode determinar a distribuição e organização da comunidade de formigas associadas. Assim, a presença de formigas na vegetação seria variável, influenciada pela sazonalidade e existência de plantas com NEFs no espaço.

Nesta tese, foram testadas as seguintes hipóteses: I-i) plantas com NEFs são mais visitadas do que plantas sem NEFs, I-ii) a presença destas glândulas promove maior visitação durante a estação chuvosa em comparação com a estação seca, I-iii) a composição da fauna de formigas visitantes difere entre plantas com e sem NEFs; II-i) a abundância das espécies de plantas e a localização de seus NEFs influenciam a comunidade de formigas visitantes; II-ii) plantas com NEFs de morfotipo elevado são mais visitadas que plantas contendo outros morfotipos de NEFs; III-i) manchas contendo plantas com NEFs apresentam mais ninhos de formigas que manchas contendo apenas plantas sem NEFs, III-ii) manchas contendo plantas com NEFs também apresentam maior riqueza/abundância de formigas.

A coleta de dados dos três capítulos ocorreu em uma área de Cerrado de Uberlândia/MG. Ao longo de dez transectos (área total de 3.000 m²), na estação chuvosa (outubro a janeiro) e seca (abril-julho) de 2010-2011, plantas (72 espécies; 762 indivíduos) foram amostradas três vezes por estação (dia, tarde e noite) em busca da presença de formigas. Do total de plantas amostradas, 21 espécies (29%) e 266 indivíduos (35%) apresentaram NEFs. Os censos da fauna de formigas revelaram 38 espécies (36 na estação chuvosa e 26 na seca) associadas às plantas estudadas. Efeitos significativos da interação entre sazonalidade, presença de NEFs e fatores fenológicos das plantas foram constatados na fauna de formigas, mas não houve diferença na composição de espécies visitantes entre plantas com e sem NEFs. Entretanto, na estação chuvosa (quando os NEFs

estão mais ativos), plantas com NEFs apresentaram significativamente maior riqueza/abundância de formigas do que plantas sem essas glândulas. Efeitos significativos da interação entre presença de NEFs e abundância das plantas também foram constatados na fauna de formigas registradas durante a estação chuvosa. Dentre as espécies de plantas com NEFs, aquelas muito abundantes foram mais visitadas que as pouco abundantes. O contrário foi observado nas espécies sem NEFs, que, de modo geral, foram menos visitadas que as espécies com NEFs. A localização dos NEFs afetou a riqueza, mas não a abundância de formigas, enquanto o morfotipo dos NEFs influenciou ambas. A composição da fauna de formigas visitantes variou apenas entre as espécies de plantas muito abundantes e de acordo com a localização dos NEFs. Ao longo de oito transectos (área total de 1.600 m²), 76 espécies de plantas, abrangendo 1.235 indivíduos (25% e 44% com NEFs, respectivamente), receberam iscas (sardinha e mel) e foram observadas durante 15 minutos, no período diurno, para o registro da fauna de formigas visitantes/residentes. Os censos realizados na estação chuvosa (outubro/2011-março/2012) revelaram, ao todo, 39 espécies de formigas e 6.502 indivíduos, além de 231 ninhos. Plantas com NEFs apresentaram maior associação com ninhos e riqueza/abundância de formigas do que plantas sem NEFs. As manchas de vegetação sem NEFs (N = 566) apresentaram menos ninhos de formigas, assim como menor riqueza e abundância de formigas visitantes por m² que as manchas contendo apenas plantas com NEFs (N = 362 manchas) ou plantas com e sem NEFs misturadas (N = 345 manchas) – cada mancha possui 1 m².

Esses estudos são inéditos: ao (i) indicar, nas interações formigas-plantas, condicionalidade no efeito da presença de NEFs à mudança sazonal; ao (ii) mostrar como a comunidade de formigas varia de acordo com a abundância das plantas, e também revelar que plantas com NEFs simultaneamente em estruturas vegetativas e reprodutivas, ou com NEFs de morfotipo elevado, são mais atrativas a esses insetos; e (iii) ao mostrar que, no Cerrado, a mistura de plantas com e sem NEFs é importante para proporcionar maior riqueza na comunidade de formigas, assim como sugerir que as hipóteses “de nutrição” e “de proteção contra herbívoros” sobre o benefício dos NEFs para as plantas não são mutuamente exclusivas.

Palavras-chave: nectários extraflorais, mutualismo, comunidade de formigas, abundância de plantas, distribuição espacial, Brasil.

ABSTRACT

BELCHIOR, C. 2014. Richness, distribution and seasonality of ant-plant interactions mediated by extrafloral nectar in a Neotropical savanna. PhD thesis on Ecology and Conservation of Natural Resources. Federal University of Uberlândia, MG State, Brazil. 107 pp.

Understanding the role and adaptive significance of extrafloral nectaries (EFNs)-mediated ant-plant associations has been the focus of many studies on plant-insect interactions. In the Brazilian cerrado savanna, plant species with EFNs are common, relatively abundant and its mutualistic relations with ants have received great attention by researchers. Species abundance is considered one of the best predictors for mutualistic networks structure, and evidences indicate that, depending on EFNs characteristics, certain plant species might be more attractive to the ants. Considering that the location of food sources in the environment can affect not only where workers forage, but also where ants construct their nests, it is expected that the presence of EFNs on vegetation, allied to seasonal variation, may determine the distribution and organization of associated ant community. Thus, ant presence on vegetation would be variable, influenced by seasonality and existence of EFN-bearing plants in space.

In this PhD thesis, the following hypotheses were tested: I-i) EFN-bearing plants are more visited than EFN-lacking plants, I-ii) the presence of these glands promotes more visitation during the wet season compared to dry season, I-iii) the composition of ant visiting fauna differs between plants with and without EFNs; II-i) plant species abundance and location of EFNs affect ant visiting community, II-ii) plants with EFNs presenting the elevated morphotype are more visited compared to plants presenting other morphotypes of EFNs; III-i) vegetation spots with EFNs contain more ant nests than spots lacking EFNs, III-ii) vegetation spots with EFNs have also higher richness/abundance of ants.

Data collection of all chapters have occurred in a cerrado reserve nearby Uberlândia, MG State, Brazil. Along ten transects (total area with 3.000 m²), in the rainy (October-January) and dry season (April-July) of 2010-2011, plants (72 species; 762 individuals) were checked three times per season (day, afternoon and night) for ant presence. Results showed that 21 species (29%) and 266 individuals (35%) possessed EFNs. Ant fauna censuses revealed 38 species (36 in rainy, 26 in dry season) associated to studied plants. Significant effects of interaction between seasonality, presence of EFN and plant phenological factors were detected in ant fauna, but there was no difference in the ant species composition between plants with and without EFNs. However, in the rainy season (when EFNs are more active), EFN-bearing plants presented significantly higher ant richness/abundance than EFN-lacking plants. Also, significant effects of interaction

between presence of EFN and plant abundance were observed in the ant fauna registered during the rainy season. Among plants with EFNs, those very abundant were more visited than those of low abundance. The opposite was observed in the species without EFNs, which, in general, were less visited than EFN-bearing species. The location of EFNs affected ant richness, but not abundance, while the morfotype of EFNs affected both. The composition of visiting ant fauna varied only between plant species very abundant and in accordance with EFN location. Along eight transects (total area with 1.600 m²), 76 plant species, including 1.235 individuals (25% and 44% with EFNs, respectively), received baits (sardine and honey) and were observed for 15 minutes, during the day, with the purpose of registering the visiting/resident ant fauna. The censuses carried out in the rainy season (October/2011-March/2012) revealed, in total, 39 ant species and 6.502 individuals, in addition to 231 nests. EFN-bearing plants presented higher association with nests, as well as higher ant richness/abundance, than plants without EFNs. Vegetation spots lacking EFNs (N = 566) contained less nests and lower richness/abundance of visiting ants per m² than spots containing only EFN-bearing plants (N = 362 spots) or these plants pooled with EFNs-lacking plants (N = 345 spots) – each spot possesses 1 m².

The present studies are inedit, because (i) indicated that the effect of EFN presence on ant-plant interactions is conditional to seasonal variation; (ii) showed how ant community varies according to plant abundance and revealed that plants with EFNs simultaneously on vegetative and reproductive structures, or with EFNs presenting the elevated morfotype, are more attractive to ants; and (iii) showed that, in cerrado savanna, a richer ant community is promoted when EFN-bearing plants are together with EFNs-lacking plants, and also suggested that ‘nutrition hypothesis’ and ‘protection against herbivores hypothesis’ about the benefits of EFNs to plants may not be mutually exclusive.

Keywords: extrafloral nectaries, mutualism, ant community, plant abundance, spatial distribution, Brazil.

INTRODUÇÃO GERAL

As interações interespecíficas são consideradas processos muito importantes que influenciam os padrões de adaptação e variação de espécies (Thompson 2013), além dos padrões de organização e estabilidade da comunidade (Bondini e Giavelli 1989; Thébault e Fontaine 2010; Mougi e Kondoh 2012). Tais interações são muitas vezes resultados de coevolução, gerando diferenças espaciais, temporais e no número de espécies envolvidas (Thompson 2005, 2013). Os sistemas compostos pelas interações insetos-plantas constituem excelentes modelos para o estudo dessas diferenças, pois tais associações encontram-se dentre aquelas com maior variabilidade temporal e espacial conhecidas, além de apresentarem um *continuum* entre antagonismos e mutualismos, nas relações plantas-animais (exemplos em Rico-Gray e Oliveira 2007; Del-Claro e Torezan-Silingardi 2012).

Nas interações entre insetos e plantas, o sucesso ecológico das formigas se destaca quando comparado com o de outros grupos animais, sendo evidente, dentre outros fatores, pela expressiva abundância desses himenópteros nos habitats terrestres (Hölldobler e Wilson 1990). Além disto, as interações envolvendo formigas atraem grande atenção por abranger ampla variedade de adaptações (Rico-Gray e Oliveira 2007). Neste sentido, a diversidade e a expressividade numérica e comportamental das formigas na vegetação são bastante documentadas (Oliveira e Freitas 2004; Del-Claro e Torezan-Silingardi 2009; Schoereder et al. 2010), e os estudos sobre interações entre esses insetos e plantas se desenvolveram consideravelmente desde a década de 1960 (Lach et al. 2010a e referências). Há fortes evidências para considerar as interações entre formigas e plantas como sendo do tipo ‘pedra-fundamental’ em muitas comunidades (*keystone interactions*, em Inglês), especialmente nos trópicos (Blüthgen et al. 2000; Heil e McKey 2003; Mody e Linsenmair 2004; Rico-Gray e Oliveira 2007; Rosumek et al. 2009).

As interações entre formigas e plantas são antigas, tendo evoluído independentemente muitas vezes e possuem ampla distribuição geográfica, além de muita variação na identidade das espécies que interagem entre si (Davidson e McKey 1993; Rico-Gray e Oliveira 2007). Plantas e formigas podem interagir harmônica ou antagonisticamente. Dentre as interações antagonísticas, encontram-se aquelas envolvendo a participação de formigas cortadeiras, que removem partes da planta para o cultivo de fungos e formigas ceifeiras, que promovem a predação de sementes. As interações harmônicas são representadas pelos casos de dispersão de sementes, proteção,

nutrição e polinização de plantas, funções essas realizadas pelas formigas (veja Rico-Gray e Oliveira 2007 para uma ampla revisão do assunto). O encontro de recursos alimentares previsíveis e renováveis pelas formigas na vegetação favorece seu uso como substrato para forrageamento e explica a frequência das relações mutualísticas observadas nesses sistemas (Rico-Gray et al. 1998; Schoereder et al. 2010; Byk e Del-Claro 2011). Nas interações são observadas tanto espécies de formigas arborícolas típicas, isto é, aquelas que nidificam e forrageiam em estruturas vegetais, quanto de formigas epigéicas, que nidificam no solo, mas que podem visitar plantas em busca de presas animais e recursos alimentares de origem vegetal (Carroll e Janzen 1973; Yamamoto e Del-Claro 2008; Wagner e Nicklen 2010; Dáttilo et al. 2013b).

Os recursos diretamente providos às formigas pelas plantas podem ser vários e estar associados. Por exemplo, em mirmecófitas há domácias, que são sítios para nidificação, pois são plantas permanentemente habitadas por colônias de formigas especializadas em oferecer proteção à planta (Rico-Gray e Oliveira 2007; Webber et al. 2007). Outros recursos são os encontrados em plantas mirmecófilas, que não são regularmente ocupadas pelas formigas (Webber et al. 2007), mas frequentemente visitadas devido: i) às associações indiretas com hemípteros (Sternorrhyncha e Auchenorrhyncha) produtores de exsudados açucarados conhecidos como *honeydew* (Davidson et al. 2003; Del-Claro 2004; Del-Claro et al. 2006) ou presença de larvas de lepidópteros que oferecem secreções (Kaminski et al. 2009); ii) à oferta de corpúsculos alimentares (Dutra et al. 2006); ou iii) à presença de nectários extraflorais (Machado et al. 2008; Byk e Del-Claro 2011).

Nectários extraflorais (NEFs) são glândulas secretoras de açúcar, água e aminoácidos, morfologicamente muito diversas e suas estruturas podem diferir consideravelmente dos nectários florais quanto à localização na planta, tamanho e forma (Heil 2011; Marazzi et al. 2013a). Até o momento, foram registradas 3.941 espécies de plantas com NEF, pertencentes a 745 gêneros, em 108 famílias, que correspondem a cerca de 1-2% das espécies de plantas vasculares e aproximadamente 21% das famílias de plantas já descritas. Essas glândulas podem ser encontradas em 33 das 65 ordens de angiospermas e em 36 famílias de pteridófitas (Weber e Keeler 2013). A grande diversidade de NEFs deve-se tanto à definição baseada na função ecológica de serem nectários não envolvidos na polinização, quanto à definição baseada na localização, estrutura ou origem ontogenética, de serem nectários não localizados nas flores (Heil 2011; Weber e Keeler 2013 e referências). Assim, podem se localizar nas folhas,

estípulas, gema apical, raque, no cálice, caule, pecíolo, pedúnculo ou em tricomas (Machado et al. 2008; Schoereder et al. 2010; Marazzi et al. 2013b).

Vários estudos têm extensivamente documentado a prevalência de plantas que apresentam NEFs em determinadas regiões e ecossistemas, principalmente nos trópicos (Marazzi et al. 2013a, 2013b e referências). Também foi sugerido que estas estruturas poderiam ser um traço facilitador da colonização de novos habitats (Lach et al. 2010b). No Brasil, são frequentes os registros de NEFs na flora de diversos biomas (Morellato e Oliveira 1991; Machado et al. 2008; Melo et al. 2010; Schoereder et al. 2010), e especialmente no Cerrado, onde abundância e frequência de plantas com NEFs são relativamente altas (Oliveira e Leitão-Filho 1987; Oliveira e Freitas 2004; Machado et al. 2008).

Há indícios de que a localização de fontes alimentares no ambiente possa afetar tanto o local onde as formigas forrageiam quanto o local onde constroem seus ninhos (Wagner e Nicklen 2010), gerando uma distribuição espacial em forma de mosaico (Blüthgen et al. 2000; Davidson et al. 2003; Blüthgen et al. 2004), apesar de nem sempre este padrão ser constatado (Ribas e Schoereder 2004). Muitas formigas arborícolas são onívoras, mas seu suprimento de energia depende, em grande parte, dos recursos líquidos derivados de insetos e plantas (Davidson 1998; Rico-Gray e Oliveira 2007 e referências). A oferta de tais recursos é relativamente constante no tempo e no espaço e pode levar as formigas a competirem entre si (e.g. Blüthgen et al. 2000). Diferentemente, presas e itens alimentares sólidos encontram-se mais espalhados, são menos previsíveis e de rápido consumo (Blüthgen e Stork 2007) e, por isso, provavelmente afetariam menos a atividade de forrageamento das formigas arborícolas. Tanto no Cerrado quanto em outros ecossistemas, formigas são os principais visitantes de NEFs, dentre uma variedade de artrópodes, como vespas, moscas, aranhas, abelhas, besouros e ácaros (Heil et al. 2004; Nahas et al. 2012; e referências inclusas). Então, espera-se que plantas com NEFs sejam muito importantes para influenciar a distribuição de formigas.

Dentre as alternativas para a compreensão dos padrões observados nas interações formiga-plantas, encontram-se as hipóteses de “proteção contra herbívoros” (*sensu* Bentley 1977), de “proteção contra mutualismos entre formigas e hemípteros” (*sensu* Becerra e Venable 1989) e “de nutrição” (*sensu* Wagner 1997). A hipótese “de proteção contra herbívoros” é respaldada pelos estudos que investigam os efeitos das formigas sobre o valor adaptativo (capacidade reprodutiva) das plantas com NEFs, entre outros parâmetros, e indicam que estas são beneficiadas, porque recebem proteção contra ações

dos herbívoros (Rico-Gray e Oliveira 2007 e referências; Byk e Del-Claro 2010; Nascimento e Del-Claro 2010). Por outro lado, a função dos NEFs não seria a de exclusivamente atrair formigas que defendem as plantas contra os herbívoros, pois nem sempre tal efeito é constatado (exemplos em Rico-Gray e Oliveira 2007). Então, NEFs também funcionariam como defesa contra os efeitos negativos da presença de hemípteros trofobiontes atendidos pelas formigas nas plantas (Becerra e Venable 1989 – “proteção contra mutualismos entre formigas e hemípteros”; mas veja Fiala 1990; Del-Claro e Oliveira 1993; que contradizem essa hipótese). Adicionalmente, os NEFs podem fornecer defesa antimicrobial (Letourneau 1998; Heil 2011) e distrair as formigas dos tecidos reprodutivos vegetais (Wagner e Kay 2002). A hipótese “de nutrição” baseia-se na ideia de que os recursos alimentares derivados das plantas (como o néctar extrafloral) incentivam as formigas a nidificarem próximo às raízes e com isso aumenta-se o acesso das plantas aos nutrientes minerais (Wagner e Kay 2002; Wagner e Nicklen 2010; e referências).

A presença de recursos líquidos altamente energéticos na vegetação, como é o caso do néctar extrafloral, então, influenciaria a organização da comunidade de formigas associadas, e alguma(s) dessas situações poderia(m) ser observada(s) e mesmo testada(s), já que algumas são contraditórias:

i) plantas com NEFs apresentam maior riqueza/abundância de formigas do que plantas sem NEFs (e.g. Blüthgen et al. 2000). Assim, riqueza/abundância de formigas coexistentes seriam maiores em manchas contendo muitas plantas com NEFs;

ii) a riqueza, abundância e composição da fauna de formigas não variam entre plantas com e sem NEFs (e.g. Schoereder et al. 2010), mas a composição da fauna de formigas, em função de suas preferências/necessidades nutritivas e/ou comportamento, difere na presença de NEFs e outros recursos alimentares (e.g. Blüthgen et al. 2004);

iii) plantas com NEFs apresentam menor riqueza de formigas, por atrair espécies dominantes que excluem as submissas, ou por favorecer espécies invasoras que afetam negativamente as nativas e assim manchas contendo muitas plantas com NEF seriam menos ricas em formigas (e.g. Savage et al. 2009).

Testar essas contradições em condições naturais poderia resultar em dados significativos para uma melhor compreensão da estruturação das comunidades terrestres, muito influenciadas por formigas. Na floresta amazônica, por exemplo, formigas e cupins representam aproximadamente um terço da biomassa terrestre (Fittkau e Klinge 1973).

Estudos em regiões neotropicais têm sugerido que mudanças na abundância de associações entre formigas e plantas com NEFs podem estar relacionadas à existência de condições climáticas com sazonalidade marcante (Díaz-Castelazo et al. 2004; Rico-Gray e Oliveira 2007). Por isso, a variação sazonal também poderia afetar o modo como a comunidade se estrutura ao longo do tempo. No Cerrado, são comuns os registros de variação na abundância de insetos ao longo das estações (Pinheiro et al. 2002; Tizo-Pedroso e Del-Claro 2007; Vasconcelos et al. 2009). Adicionalmente, a variação sazonal ao longo do ano pode influenciar a disponibilidade dos recursos alimentares para as formigas (e.g. Rico-Gray et al. 1998; Rico-Gray et al. 2008; Belchior et al. 2012), fazendo com que os NEFs se tornem mais importantes durante determinados períodos (e.g. Rico-Gray 1993; Schoereder et al. 2010; Vilela et al. 2014). Então, a sazonalidade também afetaria o modo como as redes mutualísticas envolvendo formigas arborícolas variam no tempo, de acordo com a oferta de recursos no espaço (Rico-Gray et al. 2012; Lange et al. 2013).

Para a compreensão do papel e significado adaptativo das associações entre plantas e formigas, mediadas por néctar extrafloral, fazem-se necessárias investigações com foco na distribuição de plantas contendo NEFs e formigas em um dado habitat e na estrutura das redes de interações (e.g. Díaz-Castelazo et al. 2004; Dáttilo et al. 2013a). Nos últimos anos, foi através da aplicação da teoria de redes que se começou a reconhecer estruturas não-aleatórias em comunidades mutualísticas (Jordano et al. 2003; Bascompte e Jordano 2006), e as comunidades formigas-plantas estão cada vez mais recebendo atenção nos estudos de redes mutualísticas devido às propriedades estruturais que exibem (e.g. Guimarães et al. 2006; Blüthgen et al. 2007; Chamberlain et al. 2010; Díaz-Castelazo et al. 2010; Rico-Gray et al. 2012).

No Cerrado, são comuns estudos manipulativos que investigam a importância de NEFs como mecanismo de defesa biótica em uma dada espécie vegetal e identificam a fauna de formigas associadas (Rico-Gray e Oliveira 2007 e referências). Por outro lado, são escassas as análises comparativas das interações entre plantas e formigas, abordando a influência da sazonalidade e da presença de NEFs nas características da comunidade e de redes de interações no bioma (Schoereder et al. 2010; Lange et al. 2013). Fica claro, pelo aqui exposto, que os mecanismos que explicam a riqueza e a composição de espécies da comunidade de formigas em vegetação de Cerrado ainda precisam ser melhor esclarecidos.

Nesta tese, buscou-se determinar se plantas com NEFs são importantes para estruturar temporal e espacialmente as comunidades de formigas associadas em uma área de Cerrado de Minas Gerais. As discussões foram organizadas em três capítulos, cujos objetivos principais foram verificar:

- Capítulo I: se existem diferenças sazonais em termos de riqueza e abundância da fauna de formigas visitantes e comparar a composição destas espécies entre plantas com e sem NEFs. Foram testadas as seguintes hipóteses: i) plantas com NEFs são mais visitadas do que plantas sem NEFs; ii) a presença de tais glândulas promove maior visitação durante a estação chuvosa, porque existem mais plantas ofertando néctar extrafloral nesta época; iii) a composição da fauna de formigas visitantes difere entre plantas com e sem NEFs, porque espécies de formigas que dependem de néctar extrafloral tenderiam a visitar mais frequentemente plantas contendo esse recurso.

- Capítulo II: se existem diferenças em termos de riqueza, abundância e composição da fauna de formigas visitantes, de acordo com a abundância das plantas, os morfotipos e a localização dos NEFs. Foram testadas as seguintes hipóteses: i) a abundância das espécies de plantas e (ii) a localização de seus NEFs influenciam a comunidade de formigas visitantes; iii) plantas com NEFs do tipo elevado são mais visitadas, porque a capacidade de atrair esses insetos varia dependendo do morfotipo dos NEFs.

- Capítulo III: se existem diferenças espaciais em termos de quantidade de ninhos, assim como de riqueza e abundância da fauna de formigas visitantes, entre manchas de vegetação com variação na presença de plantas com NEFs. Foram testadas as seguintes hipóteses: i) manchas contendo plantas com NEFs apresentam mais ninhos de formigas que manchas contendo apenas plantas sem NEFs, porque nidificar próximo às fontes de néctar extrafloral pode facilitar um consumo mais frequente desse recurso; ii) manchas contendo plantas com NEFs apresentam maior riqueza/abundância de formigas, porque tais plantas são mais visitadas que as plantas sem NEFs.

ÁREA E PERÍODO DE ESTUDO

As atividades de campo referentes à esta tese ocorreram em área de cerrado *sensu stricto* (*sensu* Oliveira-Filho e Ratter 2002) na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU) – MG. Este clube está situado no sudoeste do município (18°59'S e 48°18'O), a 10 km do centro da cidade. O cerrado *sensu stricto* é o tipo fisionômico predominante na reserva, que também apresenta áreas de campo sujo, vereda, mata mesófila e mata de galeria. A reserva, criada para preservar as nascentes de água do clube, compreende 127 hectares e apresenta em seu interior uma estrada de terra com pequenas ramificações (Figura 1).

O clima da região apresenta duas estações bem definidas: uma estação seca (de abril a setembro) e outra estação chuvosa (de outubro a março). Dados analisados por Rosa e colaboradores (1991) revelaram temperaturas médias mais baixas, em torno de 16-18°C, no período seco e as mais altas, acima de 35°C, no verão, precipitação anual apresentando cerca de 1550 mm e as médias anuais de temperatura oscilando em torno de 22°C. De acordo com os dados da Estação Climatológica da Universidade Federal de Uberlândia, nos anos de 2010 a 2012: a temperatura média do ar na estação seca apresentou mínima de 16,8°C e máxima de 29°C, enquanto na estação chuvosa a mínima foi de 19,8°C e a máxima foi de 29,6°C; a média mensal da umidade relativa na estação seca foi 58,7% e na estação chuvosa foi 75,3%; a média mensal da precipitação na estação seca foi 35,5 mm e na estação chuvosa foi 192,8 mm. Os solos encontrados na região variam de moderadamente a fortemente ácido, sendo do tipo latossolo vermelho-amarelo, profundo e distrófico de textura média (Motta et al. 2002).

As atividades de campo tiveram início em agosto de 2010 e término em abril de 2012, tendo totalizado 185 dias e 1.095 horas de esforço amostral. As coletas dos dados dos Capítulos I e II ocorreram nos mesmos transectos (N = 10), cuja área de amostragem totalizou 3.000 m², enquanto os dados do Capítulo III foram coletados em parte desses transectos (N = 8), totalizando uma área de 1.600 m² (Figura 2).



Figura 1 – Reserva Particular do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia/MG, Brasil ($18^{\circ}59'S$ e $48^{\circ}18'O$). O cerrado *sensu stricto* é o tipo fisionômico predominante na vegetação da reserva, que contém uma área de 127 hectares. A seta branca indica a entrada para a reserva e sua estrada principal. A seta preta indica a entrada para os transectos nos quais os dados da tese foram coletados.

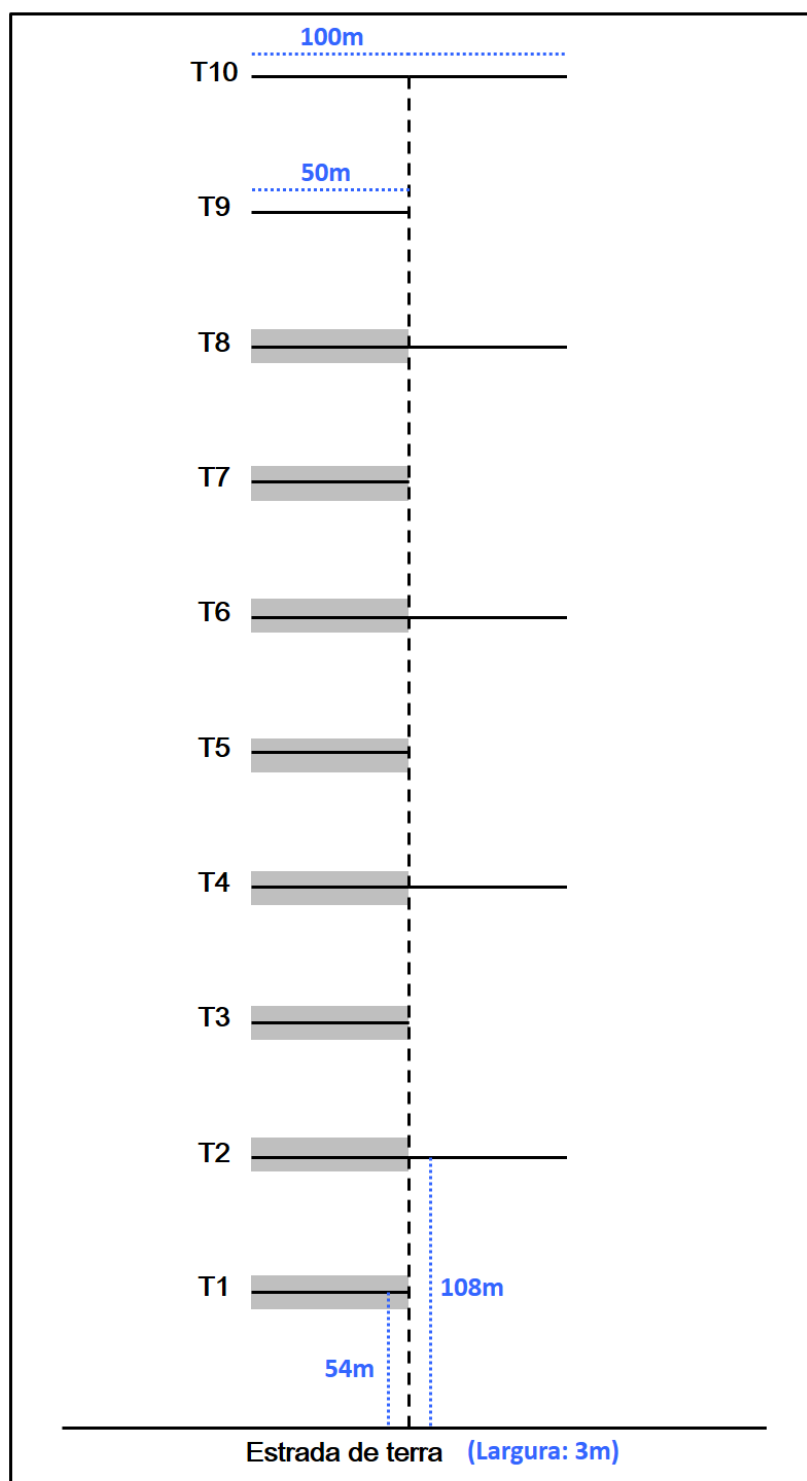


Figura 2 – Disposição dos transectos estudados nos anos de 2010 a 2012 na Reserva Particular do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia/MG, Brasil. Nos Capítulos I e II foram estudados os transectos de nº 1 a 10: os ímpares possuem 50 x 4 m e os pares possuem 100 x 4 m. No Capítulo III foram estudados oito transectos (área em cinza) de 50 x 4 m.

Referências Bibliográficas

- Bascompte J, Jordano P (2006) The structure of plant-animal mutualistic networks. In: Pascual M, Dunne J (eds). *Ecological networks*. Oxford University Press, Oxford, pp 143–159
- Becerra JX, Venable DL (1989) Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? *Oikos* 55:276–280
- Belchior C, Del-Claro K, Oliveira PS (2012) Seasonal patterns in the foraging ecology of the harvester ant *Pogonomyrmex naegeli* (Formicidae, Myrmicinae) in a Neotropical savanna: daily rhythms, shifts in granivory and carnivory, and home range. *Arthropod-Plant Interact* 6:571–582
- Bentley BL (1977) Extrafloral nectaries and protection by pugnacious body-guards. *Annu Rev Ecol Syst* 8:407–427
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitía W, Jaffé K, Morawetz W, Barthlott W (2000) How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125:229–240
- Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B, Blüthgen N (2007) Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Cur Biol* 17:341–346
- Blüthgen N, Stork NE (2007) Ant mosaics in a tropical rainforest in Australia and elsewhere: a critical review. *Austral Ecol* 32:93–104
- Blüthgen N, Stork NE, Fiedler K (2004) Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* 106:344–358
- Bondini A, Giavelli G (1989) The qualitative approach in investigating the role of species interactions on stability of natural communities. *Biosystems* 22:289–299
- Byk J, Del-Claro K (2010) Nectar- and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. *Acta Ethol* 13:33–38
- Byk J, Del-Claro K (2011) Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Popul Ecol* 53:327–332
- Carroll CR, Janzen DH (1973) Ecology and foraging by ants. *Annu Rev Ecol Syst* 4:231–257
- Chamberlain SA, Kilpatrick JR, Holland JN (2010) Do extrafloral nectar sources, species abundances and body size contribute to the structure of ant-plant mutualistic networks? *Oecologia* 164:741–750
- Dáttilo W, Guimarães PR Jr, Izzo, TJ (2013a) Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos* 122: 1643–1648
- Dáttilo W, Rico-Gray V, Rodrigues DJ, Izzo TJ (2013b) Soil and vegetation features determine the nested pattern of ant-plant networks in a tropical rainforest. *Ecol Entomol* 38:374–380
- Davidson DW (1998) Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecol Entomol* 23:484–490
- Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969–972
- Davidson DW, McKey D (1993) The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J Hymenoptera Res* 2:13–83
- Del-Claro K (2004) Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotrop Entomol* 33:665–672

- Del-Claro K, Byk J, Yague GM, Morato MG (2006) Conservative benefits in an ant-hemipteran association in the Brazilian tropical savanna. *Sociobiology* 47:415–421
- Del-Claro K, Oliveira PS (1993) Ant-Homoptera interaction: do alternative sugar sources distract tending ants? *Oikos* 68:202–206
- Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM (2009) Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in neotropical savannas. *Neotrop Entomol* 38:159–164
- Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM (2012) *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva*. Technical Books, Rio de Janeiro. 333 pp
- Díaz-Castelazo C, Guimarães PR Jr, Jordano P, Thompson JN, Marquis RJ, Rico-Gray V (2010) Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period. *Ecology* 91:793–801
- Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V, Oliveira PS, Cuautle M (2004) Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: richness, occurrence, seasonality, and ant foraging patterns. *Ecoscience* 11:472–481
- Dutra HP, Freitas AVL, Oliveira PS (2006) Dual ant attraction in the neotropical shrub *Urera baccifera* (Urticaceae): the role of ant visitation to pearl bodies and fruits in herbivore deterrence and leaf longevity. *Funct Ecol* 20:252–260
- Fiala B (1990) Extrafloral nectaries vs ant-Homoptera mutualisms: a comment on Becerra and Venable. *Oikos* 59:281–282
- Fittkau EJ, Klinge H (1973) On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5:2–14
- Guimarães PR Jr, Rico-Gray V, Reis SF, Thompson JN (2006) Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proc R Soc Lond B* 273:2041–2047
- Heil M (2011) Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends Plant Sci* 16:191–200
- Heil M, Hilpert A, Krüger R, Linsenmair KE (2004) Competition among visitors to extrafloral nectaries as a source of ecological costs of an indirect defence. *J Trop Ecol* 20:201–208
- Heil M, McKey D (2003) Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:425–453
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*. Harvard University Press, Cambridge. 732 pp
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecol Lett* 6:69–81
- Kaminski LA, Sendoya SF, Freitas AVL, Oliveira PS (2009) Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoros: interações entre formigas e lepidópteros. *Oecol Bras* 13:27–44
- Lach L, Parr CL, Abbott KL (2010a) *Ant ecology*. Oxford University Press, Oxford. 402 pp
- Lach L, Tillberg CV, Suarez AV (2010b) Contrasting effects of an invasive ant on a native and an invasive plant. *Biol Invasions* 12:3123–3133
- Lange D, Dáttilo W, Del-Claro K (2013) Influence of extrafloral nectary phenology on ant-plant mutualistic networks in a neotropical savanna. *Ecol Entomol* 38:463–469
- Letourneau DK (1998) Ants, stem-borers, and fungal pathogens: experimental tests of a fitness advantage in *Piper* ant-plants. *Ecology* 79:593–603
- Machado SR, Morellato LPC, Sajo MG, Oliveira PS (2008) Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian Cerrado. *Plant Biol* 10:660–673

- Marazzi B, Bronstein JL, Koptur S (2013a) The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Ann Bot* 111:1243–1250
- Marazzi B, Conti E, Sanderson MJ, McMahon MM, Bronstein JL (2013b) Diversity and evolution of a trait mediating ant–plant interactions: insights from extrafloral nectaries in *Senna* (Leguminosae). *Ann Bot* 111:1263–1275
- Melo Y, Córdula E, Machado SR, Alves M (2010) Morfologia de nectários em Leguminosae *sensu lato* em áreas de caatinga no Brasil. *Acta Bot Bras* 24:1034–1045
- Mody K, Linsenmair KE (2004) Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. *Ecol Entomol* 29:217–25
- Morellato LPC, Oliveira PS (1991) Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil. *Flora* 185:33–38
- Motta PEF, Curi N, Franzmeier DP (2002) Relation of soil and geomorphic surface in the Brazilian cerrado. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*, Columbia University Press, New York, pp 13–32
- Mougi A, Kondoh M (2012) Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science* 337:349
- Nahas L, Gonzaga MO, Del-Claro (2012) Emergent impacts of ant and spider interactions: herbivory reduction in a tropical savanna tree. *Biotropica* 44:498–505
- Nascimento EA, Del-Claro K (2010) Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. *Flora* 205:754–756
- Oliveira PS, Freitas AVL (2004) Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557–570
- Oliveira PS, Leitão-Filho HF (1987) Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of Cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 19:140–148
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*, Columbia University Press, New York, pp 91–120
- Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D, Bandeira MPS (2002) Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecol* 27:132–136
- Ribas CR, Schoereder JH (2004) Determining factors of arboreal ant mosaics in cerrado vegetation (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 44:49–68
- Rico-Gray V (1993) Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowland of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25:301–315
- Rico-Gray V, Díaz-Castelazo C, Ramírez-Hernández A, Guimarães Jr. PR, Holland JN (2012) Abiotic factors shape temporal variation in the structure of an ant-plant network. *Arthropod-Plant Interact* 6:289–295
- Rico-Gray V, García-Franco JG, Palacios-Rios M, Díaz-Castelazo C, Parra-Tabla V, Navarro JA (1998) Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. *Biotropica* 30:190–200
- Rico-Gray V, Oliveira PS (2007) The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press, Chicago. 331 pp
- Rico-Gray V, Oliveira PS, Parra-Tabla V, Cuautle M, Díaz-Castelazo C (2008) Ant-plant interactions: their seasonal variation and effects on plant fitness. In: Martínez ML,

- Psuty N (eds) *Ecological studies*, 171: Coastal dunes, ecology and conservation, Springer-Verlag, Berlin, pp 221–239
- Rosa R, Lima SC, Assunção WL (1991) Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Soc Nat* 3:9–108
- Rosumek FB, Silveira FAO, Neves FS, Barbosa NPU, Diniz L, Oki Y, Pezzini F, Fernandes GW, Cornelissen T (2009) Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* 160:537–549
- Savage AM, Rudgers JA, Whitney KD (2009) Elevated dominance of extrafloral nectar-bearing plants is associated with increased abundances of an invasive ant and reduced native ant richness. *Divers Distrib* 15:751–761
- Schoereder JH, Sobrinho TG, Madureira MS, Ribas CR, Oliveira PS (2010) The arboreal ant community visiting extrafloral nectaries in the Neotropical cerrado savanna. *Terr Arthropod Rev* 3:3–27
- Thébault E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329:853–856
- Thompson JN (2005) The geographic mosaic of coevolution. University of Chicago Press, Chicago. 442 pp.
- Thompson JN (2013) Relentless Evolution. University of Chicago Press, Chicago. 499 pp.
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2007) Cooperation in the neotropical pseudoscorpion, *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888): feeding and dispersal behavior. *Insect Soc* 54:124–131
- Vasconcelos HL, Pacheco R, Silva RC, Vasconcelos PB, Lopes CT, Costa AN, Bruna EM (2009) Dynamics of the leaf-litter arthropod fauna following fire in a Neotropical woodland savanna. *PLoS ONE* 4:e7762
- Vilela AA, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K (2014) Conditional outcomes in ant-plant-herbivore interactions influenced by sequential flowering. *Flora (no prelo)*.
- Wagner D (1997) The influence of ant nests on *Acacia* seed production, soil chemistry, and herbivory. *J Ecol* 85:83–94
- Wagner D, Kay A (2002) Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. *Evol Ecol Res* 4:293–305
- Wagner D, Nicklen EF (2010) Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition? *J Ecol* 98:614–624
- Webber BL, Moog J, Curtis ASO, Woodrow IE (2007) The diversity of ant-plant interactions in the rainforest understory tree, *Ryparosa* (Achariaceae): food bodies, domatia, prostomata, and hemipteran trophobionts. *Biol J Linn Soc* 154:353–371
- Weber MG, Keeler KH (2013) Highlight on ecology and evolution of extrafloral nectaries: the phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Ann Bot* 111:1251–1261
- Yamamoto M, Del-Claro K (2008) Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Campotonini) in the Brazilian tropical savanna. *Acta Ethol* 11:55–65

CAPÍTULO I – Variação temporal na abundância e riqueza de formigas visitantes de plantas no cerrado: néctar extrafloral como fator mediador

Resumo: Compreender o papel e o significado adaptativo das associações entre plantas e formigas, mediadas pela oferta de néctar extrafloral, tem sido o foco de muitos estudos sobre interações insetos-plantas. No Cerrado, são comuns as espécies de plantas com nectários extraflorais (NEFs) e acredita-se que sua presença na vegetação, aliada à variação sazonal, pode influenciar a organização da comunidade de formigas associadas. Neste capítulo, os objetivos foram verificar se existem diferenças sazonais em termos de riqueza/abundância da fauna de formigas visitantes e comparar a composição destas espécies entre plantas com e sem NEFs, em uma área de Cerrado de Uberlândia/MG. Ao longo de dez transectos (área total de 3.000 m²), na estação chuvosa (outubro a janeiro) e seca (abril-julho) de 2010-2011, plantas (72 espécies; 762 indivíduos) foram amostradas três vezes por estação (dia, tarde e noite) em busca da presença de formigas. Do total de plantas amostradas, 21 espécies (29%) e 266 indivíduos (35%) apresentaram NEFs. Os censos da fauna de formigas revelaram 38 espécies (36 na estação chuvosa e 26 na seca) associadas às plantas estudadas. Efeitos significativos da interação entre sazonalidade, presença de NEFs e fatores fenológicos das plantas foram constatados na fauna de formigas associadas, mas não houve diferença na composição de espécies de formigas entre plantas com e sem NEFs. Entretanto, na estação chuvosa (quando os NEFs estão mais ativos), plantas com NEFs apresentaram significativamente maior riqueza/abundância de formigas do que plantas sem essas glândulas. Este estudo é pioneiro ao indicar, nas interações formigas-plantas, condicionalidade no efeito da presença de NEFs à mudança sazonal.

Introdução

As interações interespecíficas são consideradas processos importantes que influenciam padrões de adaptação e variação de espécies (Thompson 2013) e padrões de organização e estabilidade da comunidade (Bondini e Giavelli 1989; Thébault e Fontaine 2010; Mougi e Kondoh 2012). Sistemas compostos pelas interações insetos-plantas apresentam muita variação na identidade das espécies envolvidas, constituindo excelentes modelos para estudo de diferenças espaciais e temporais (exemplos em Rico-Gray e Oliveira 2007). A diversidade, expressividade numérica e comportamental das formigas na vegetação tem sido bastante documentada (Oliveira e Freitas 2004; Del-Claro e Torezan-Silingardi 2009; Schoereder et al. 2010), e existem fortes evidências para considerar as interações entre formigas e plantas como sendo do tipo ‘pedra-fundamental’ em muitas comunidades, especialmente nos trópicos (Blüthgen et al. 2000; Heil e McKey 2003; Mody e Linsenmair 2004; Rico-Gray e Oliveira 2007; Rosumek et al. 2009).

O encontro de recursos alimentares previsíveis e renováveis pelas formigas na vegetação favorece seu uso como substrato para forrageamento e explica a grande frequência das interações observadas nesses sistemas (Blüthgen et al. 2000; Rico-Gray e Oliveira 2007). Dentre a diversidade de recursos encontrados nas plantas, está o néctar extrafloral produzido nos nectários extraflorais (NEFs), que são glândulas secretoras de açúcar, água e aminoácidos, morfológicamente muito diversas, e suas estruturas podem diferir consideravelmente dos nectários florais quanto à localização na planta, tamanho e forma (Heil 2011; Marazzi et al. 2013a). No Brasil, são frequentes os registros de NEFs na flora de diversos biomas (Morellato e Oliveira 1991; Machado et al. 2008; Melo et al. 2010; Schoereder et al. 2010), e especialmente no Cerrado, onde a abundância e frequência de plantas com NEFs são relativamente altas (Oliveira e Leitão-Filho 1987; Oliveira e Freitas 2004; Machado et al. 2008). Geralmente, as formigas são os principais visitantes de NEFs, dentre uma variedade de artrópodes, como vespas, moscas, aranhas, abelhas, besouros e ácaros (Heil et al. 2004; Nahas et al. 2012).

A presença de recursos líquidos altamente energéticos na vegetação, como é o caso do néctar extrafloral, pode influenciar a sobrevivência (Byk e Del-Claro 2011) e a organização da comunidade de formigas associadas, fazendo, por exemplo, com que plantas com NEFs apresentem maior riqueza/abundância de formigas do que plantas sem NEFs (e.g. Blüthgen et al. 2000). No Cerrado, os mecanismos que explicam a riqueza e composição de espécies da comunidade de formigas ainda precisam ser melhor

esclarecidos (Schoereder et al. 2010) e os efeitos da comunidade de plantas com NEFs em formigas carecem de maiores investigações.

Estudos em regiões neotropicais têm sugerido que mudanças na abundância de associações entre formigas e plantas com NEFs podem estar relacionadas à existência de condições climáticas com sazonalidade marcante (Díaz-Castelazo et al. 2004; Rico-Gray e Oliveira 2007). Por isso, a variação sazonal também poderia afetar o modo como a comunidade se estrutura ao longo do tempo. No Cerrado, são comuns os registros de variação na abundância de insetos ao longo das estações (Pinheiro et al. 2002; Tizo-Pedroso e Del-Claro 2007; Vasconcelos et al. 2009). A sazonalidade pode influenciar a disponibilidade dos recursos alimentares para as formigas (e.g. Rico-Gray et al. 1998; Rico-Gray et al. 2008; Belchior et al. 2012), fazendo com que os NEFs se tornem mais importantes durante determinados períodos (e.g. Rico-Gray 1993; Schoereder et al. 2010; Vilela et al. 2014).

Para a compreensão do papel e significado adaptativo das associações entre plantas e formigas, mediadas por néctar extrafloral, fazem-se necessárias investigações com foco na distribuição de plantas contendo NEFs e formigas em um dado habitat (e.g. Díaz-Castelazo et al. 2004). No Cerrado, são comuns estudos manipulativos que investigam a importância de NEFs como mecanismo de defesa biótica em uma dada espécie vegetal e identificam a fauna de formigas associadas (Rico-Gray e Oliveira 2007). Por outro lado, são escassas as análises comparativas das interações entre plantas e formigas, abordando a influência da sazonalidade e da presença de NEFs nas características da comunidade (Schoereder et al. 2010; Lange et al. 2013; Vilela et al. 2014).

No presente capítulo, buscou-se determinar se plantas com NEFs são importantes para estruturar temporalmente as comunidades de formigas associadas. Os objetivos foram verificar se existem diferenças sazonais em termos de riqueza e abundância da fauna de formigas visitantes e comparar a composição destas espécies entre plantas com e sem NEFs. Foram testadas as seguintes hipóteses: i) plantas com NEFs são mais visitadas do que plantas sem NEFs; ii) a presença de tais glândulas promove maior visitação durante a estação chuvosa, porque existem mais plantas ofertando néctar extrafloral nesta época; iii) a composição da fauna de formigas visitantes difere entre plantas com e sem NEFs, porque espécies de formigas que dependem de néctar extrafloral tenderiam a visitar mais frequentemente plantas contendo esse recurso.

Material e Métodos

Período de estudo

As atividades de campo referentes à coleta dos dados deste capítulo foram conduzidas de agosto de 2010 a julho de 2011, totalizando 90 dias e 600 horas de esforço amostral em campo.

Delineamento amostral e coleta de dados

Foram delimitados cinco transectos de 50 x 4 m, nos quais em cada um foram selecionadas entre 50 e 52 plantas, e cinco transectos de 100 x 4 m, nos quais em cada um foram selecionadas entre 100 e 104 plantas, o que totalizou 762 indivíduos em uma área amostrada de 3.000 m². Os transectos encontraram-se separados entre si por no mínimo 50 m (veja Figuras 1 e 2; págs. 8 e 9). A fim de registrar a abundância e diversidade de formigas visitantes, cada planta foi observada três vezes em dias diferentes, sendo uma vez no período da manhã, outra à tarde e outra à noite, na estação chuvosa (outubro/2010 – janeiro/2011) e seca (abril – julho/2011), totalizando seis amostragens por planta. Além disso, foram registrados os dados fenológicos destas plantas em ambas as estações, se possuíam: folhas velhas, folhas jovens, flores (nesta categoria também foram incluídos os botões florais) e frutos.

Para o registro da fauna de formigas que visitaram as plantas foram feitos censos nos períodos matutino, das 7h30 às 10h30, e vespertino, das 13h30 às 16h30, realizando-se observações diretas (um observador, amostragem curta). Em ambos os períodos, cada planta foi observada uma vez, em intervalo de tempo que variou de 3 a 5 minutos, dependendo do tamanho da planta. No período noturno, armadilhas aderentes, constituídas por folha de transparência contendo cera depilatória fria à base de mel (Depil Bella®) foram fixadas, com alfinetes niquelados (de nº 29) a 30 cm do solo, circundando os caules a partir das 17h00, sendo recolhidas antes das 7h00 do dia seguinte. Plantas com até 10 cm de perímetro do caule, medido a 30 cm do solo, receberam armadilhas de 10 x 7 cm (menor comprimento), enquanto as plantas com perímetro do caule entre 10 e 20 cm receberam armadilhas de 20 x 7 cm (maior comprimento) e, para plantas com perímetro do caule maior que 20 cm, houve junções dessas armadilhas para adequação

do comprimento. Ao todo, foram utilizadas 490 armadilhas de 10 x 7 cm e 425 armadilhas de 20 x 7 cm tanto na estação seca quanto chuvosa.

As formigas foram coletadas manualmente, obtendo-se pelo menos um indivíduo de cada espécie observada por planta. Deixou-se de fazer a coleta de formigas à medida que as espécies foram se tornando repetidas nas observações. Todos os indivíduos coletados passaram por triagem, e no mínimo três de cada morfotipo foram montados em alfinete entomológico para a identificação das espécies. Os espécimes-testemunho das espécies de formigas foram depositados no Museu de Biodiversidade do Cerrado (MBC), após serem identificados das seguintes formas: (i) por comparação com espécimes identificados no *Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo* (MZUSP - coleção de Hymenoptera) e/ou (ii) com o auxílio de especialistas (Denise Lange; Renata P. Nascimento; Sebastian F. Sendoya). A maioria das plantas estudadas foi identificada em estado vegetativo no campo (com o auxílio de Pedro B. Vasconcelos). Exsicatas foram preparadas para indivíduos cuja identificação gerou dúvidas (estes foram identificados com o auxílio de Glein M. Araújo) e para aqueles em estado reprodutivo. Somente as exsicatas com flores ou frutos foram depositadas no *Herbarium Uberlandense* (HUFU).

Análises estatísticas

Para averiguar se plantas com NEFs afetam a fauna de formigas visitantes de uma comunidade de plantas em área de cerrado, bem como averiguar a influência da variação sazonal e fatores fenológicos das plantas em tal efeito, foram construídos Modelos de Efeito Misto Linear Generalizado, conhecidos em Inglês como “Generalised Linear Mixed Effect Models” – GLMM (Zuur et al. 2009). As análises foram realizadas no pacote glmmADMB no âmbito do Software R, versão 2.15.2 (R Development Core Team 2008). O transecto de amostragem foi indicado como variável aleatória, considerando a dependência das coletas em cada transecto entre as duas estações climáticas (Bolker 2008; Zuur et al. 2009). Foram construídos modelos separados para a abundância (total de indivíduos por planta ao longo do dia) e riqueza de formigas, como variáveis-resposta. Em ambos os casos foram incluídos os efeitos da estação de amostragem (chuvosa ou seca) e do tipo de planta (com ou sem NEFs) como variáveis fixas. Para a análise que investigou a influência da variação sazonal e fatores fenológicos das plantas, foram construídos modelos considerando apenas a abundância (total de indivíduos por planta ao longo do dia) como variável-resposta. Neste caso, foram incluídos os efeitos da estação de amostragem (chuvosa ou seca), do tipo de planta (com ou sem NEFs) e estado fenológico da planta (contendo apenas folhas velhas, contendo folhas jovens, contendo flores ou contendo frutos) como variáveis fixas. Estes modelos foram refinados realizando-se remoção passo-a-passo retroativa (“backward step-wise”); os termos de um modelo foram progressivamente removidos, visando aumentar o valor estatístico, quando os testes de probabilidade indicavam que eles não explicavam variação significativa; os testes de probabilidade foram considerados apropriados nestas análises, pois as amostras foram grandes e calcular graus de liberdade residuais para testes Wald é problemático (Bolker et al. 2009). Os termos destes modelos foram considerados sequencialmente, com o impacto de um termo de ordem inferior somente considerado se nenhum termo correspondente de ordem superior se encontrava presente no modelo (Crawley 2007). Este processo foi repetido até se obter um modelo adequado mínimo; cada termo retirado foi então devolvido ao modelo mínimo para se obter um nível de não-significância e garantir que termos significativos não foram erroneamente retirados (Crawley 2007). Todos os modelos foram ajustados usando-se a distribuição binomial negativa e a função *logit* (Zuur et al. 2009) e seus parâmetros foram calculados usando-se Máxima Verossimilhança e Aproximação de Laplace.

Utilizou-se o Software Past para efetuar análises de Escalonamento Multidimensional Não Métrico, conhecido em Inglês como “Non-Metric Multidimensional Scaling” – NMDS (Gotelli e Ellison 2011)”. Adotou-se o índice de Morisita, seguido de uma Análise de Similaridade, em Inglês “Analysis of Similarities (ANOSIM)”, com a finalidade de averiguar se a composição da fauna de formigas visitantes difere entre plantas com e sem NEFs em ambas as estações. Esta análise foi baseada no número de plantas (com e sem NEFs) visitadas por espécie de formiga registrada em cada transecto.

Resultados

Os censos de formigas associadas às plantas revelaram 38 espécies (36 na estação chuvosa e 26 na seca; Tabela 1) em 72 espécies de plantas (Tabela 2), das quais 29% possuem NEFs (= 21 espécies). Foram observados 4.955 indivíduos de formigas (78% destes na estação chuvosa = 3.868 indivíduos) em 762 indivíduos de plantas, dos quais aproximadamente 35% possuem NEFs (= 266 indivíduos).

A subfamília Formicinae foi a mais representativa, com 14 espécies, seguida de Myrmicinae, com 11 espécies. A espécie de formiga com maior número de ocorrências nas plantas foi *Cephalotes pusillus*, seguida de *Camponotus crassus* e *Pseudomyrmex gracilis* (Figuras 3 e 4). Por outro lado, a espécie de formiga mais abundante foi *Azteca* sp.1 (Tabela 1, Figura 4). Os censos noturnos revelaram algumas espécies com atividade estritamente noturna, com destaque para: *Camponotus atriceps*, *C. pallens* cf. e *C. renggeri*.

O número de plantas (< 30) observadas com insetos trofobiontes, por apresentar agregações contendo poucos indivíduos, foi considerado insignificante para comparações com plantas ofertando néctar extrafloral. Entretanto, uma espécie de planta que não contém NEFs, *Diospyros burchelli* (Ebenaceae), destacou-se por ter sido relativamente muito visitada pelas formigas devido a agregações de uma espécie não identificada de Aleyrodidae (Sternorrhyncha) em todos os indivíduos (= 17) na estação chuvosa (na seca, menos indivíduos possuíam os aleirodídios).

Efeitos significativos da interação entre sazonalidade e presença de NEFs nas plantas foram constatados na fauna de formigas associadas às plantas: plantas com NEFs apresentaram maior riqueza e abundância de formigas durante a estação chuvosa, enquanto no período seco a presença de NEFs não afetou a visitação desses insetos (Tabelas 3 e 4; Figura 5). Adicionalmente, efeitos fenológicos de folhas velhas, folhas jovens e flores e da interação entre sazonalidade e presença de folhas velhas e flores foram constatados (Tabela 4): quando as plantas possuem folhas novas apresentam mais formigas em ambas as estações; plantas com folhas velhas e plantas com flores possuem mais formigas somente na estação seca (Figura 6). A composição da fauna de formigas visitantes não diferiu entre plantas com e sem NEFs (Figura 7) tanto na estação chuvosa (índice de Morisita, NMDS stress = 0,19; ANOSIM p = 0,36) quanto na seca (índice de Morisita, NMDS stress = 0,17; ANOSIM p = 0,86).

Tabela 1 – Lista das espécies de formigas observadas nas plantas estudadas em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Os números fora dos parêntesis representam a abundância total por estação. As porcentagens representam quanto do número ao lado foi observado em plantas com NEFs. Média \pm desvio-padrão (número de observações) representam o número médio de formigas por planta quando a espécie foi observada. Período: (M) manhã, (T) tarde, (N) noite.

Subfamília Espécie	Estação Chuvosa Abund total (% em NEF) Média \pm dp (n obs)	Estação Seca Abund total (% em NEF) Média \pm dp (n obs)	Período
Dolichoderinae			
<i>Azteca</i> sp.1	1.623 (61%) 33,8 \pm 39,7 (48 obs)	210 (26%) 8,4 \pm 10,1 (25 obs)	M, T
<i>Azteca</i> sp.2	25 (12%) 3,6 \pm 2,8 (7 obs)	34 (0%) 11,3 \pm 16,2 (3 obs)	M, T
<i>Dolichoderus laminatus</i> cf. Emery, 1894	1 (0%) (1 obs)	-	N
<i>Dolichoderus lutosus</i> (Smith, 1858)	2 (50%) 1,0 \pm 0,0 (2 obs)	-	N
<i>Dorymyrmex</i> sp.	2 (100%) (1 obs)	-	T
Ectatomminae			
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	23 (56%) 1,0 \pm 0,2 (22 obs)	13 (69%) 1,4 \pm 0,9 (9 obs)	M, T, N
Formicinae			
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	49 (47%) 4,1 \pm 5,2 (12 obs)	-	M, T
<i>Brachymyrmex</i> sp.2	143 (82%) 15,9 \pm 32,1 (9 obs)	1 (100%) (1 obs)	M, T
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith, 1858)	16 (37%) 1,3 \pm 0,9 (12 obs)	29 (38%) 2,2 \pm 2,1 (13 obs)	N
<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	407 (54%) 2,1 \pm 2,1 (193 obs)	100 (26%) 2,4 \pm 3,4 (42 obs)	M, T
<i>Camponotus lespesii</i> Forel, 1886	5 (80%) 1,0 \pm 0,0 (5 obs)	7 (14%) 1,4 \pm 0,9 (5 obs)	N
<i>Camponotus pallens</i> cf. (Le Guillou, 1842)	35 (37%) 1,3 \pm 0,8 (27 obs)	37 (46%) 1,4 \pm 0,7 (27 obs)	N
<i>Camponotus renggeri</i> Emery, 1894	27 (26%) 1,2 \pm 0,5 (23 obs)	69 (52%) 1,7 \pm 2,2 (40 obs)	N
<i>Camponotus</i> sp.1	9 (22%) 1,5 \pm 0,8 (6 obs)	-	M
<i>Camponotus</i> sp.2	3 (100%) 1,5 \pm 0,7 (2 obs)	1 (0%) (1 obs)	M, T
<i>Camponotus</i> sp.3	16 (50%) 1,1 \pm 0,2 (15 obs)	39 (28%) 1,3 \pm 0,8 (29 obs)	N
<i>Camponotus</i> sp.4	16 (62%) 1,4 \pm 1,2 (11 obs)	19 (37%) 1,5 \pm 1,2 (13 obs)	N
<i>Camponotus</i> sp.5	3 (100%) (1 obs)	-	T
<i>Camponotus</i> sp.6	3 (100%) (1 obs)	-	T

...continua...

Tabela 1, Cont.

<i>Camponotus</i> sp.7	1 (100%) (1 obs)	-	N
Myrmicinae			
<i>Cephalotes bruchi</i> (Forel, 1912)	3 (100%) (1 obs)	1 (100%) (1 obs)	M, T
<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	645 (56%) $2,9 \pm 4,1$ (225 obs)	269 (27%) $2,4 \pm 3,4$ (269 obs)	M, T
<i>Crematogaster brasiliensis</i> Mayr, 1878	1 (0%) (1 obs)	45 (0%) $22,5 \pm 3,5$ (2 obs)	M, T
<i>Crematogaster</i> sp.1	282 (7%) $18,8 \pm 18,1$ (15 obs)	83 (14%) $11,8 \pm 14,5$ (7 obs)	M, T
<i>Crematogaster</i> sp.2	85 (100%) $21,2 \pm 21,7$ (4 obs)	-	M, T
<i>Crematogaster</i> sp.3	120 (46%) $8,0 \pm 11,6$ (15 obs)	32 (22%) $8,0 \pm 8,1$ (4 obs)	M, T
<i>Nesomyrmex spininodis</i> (Mayr, 1887)	27 (0%) $3,9 \pm 5,0$ (7 obs)	21 (0%) $10,5 \pm 13,4$ (2 obs)	M, T
<i>Ochetomyrmex semipolitus</i> Mayr, 1878	-	25 (0%) $12,5 \pm 3,5$ (2 obs)	T
<i>Pheidole oxyops</i> cf. Forel, 1908	17 (18%) $2,1 \pm 1,6$ (8 obs)	5 (0%) $2,5 \pm 2,1$ (2 obs)	M, T, N
<i>Solenopsis</i> sp.1	65 (100%) $32,5 \pm 24,8$ (2 obs)	-	M, T
<i>Solenopsis</i> sp.2	22 (91%) $7,3 \pm 11,0$ (3 obs)	-	M, T
Ponerinae			
<i>Pachycondyla villosa</i> (Fabricius, 1804)	12 (67%) $1,1 \pm 0,3$ (11 obs)	20 (40%) $1,2 \pm 1,0$ (16 obs)	M, T, N
<i>Pachycondyla</i> sp.	-	4 (25%) $1,0 \pm 0,0$ (4 obs)	N
Pseudomyrmecinae			
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	79 (53%) $1,1 \pm 0,4$ (72 obs)	15 (47%) $1,1 \pm 0,3$ (14 obs)	M, T
<i>Pseudomyrmex unicolor</i> (Smith, 1855)	2 (0%) $1,0 \pm 0,0$ (2 obs)	1 (100%) (1 obs)	M, T
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	61 (51%) $1,2 \pm 1,3$ (49 obs)	4 (25%) $1,0 \pm 0,0$ (4 obs)	M, T
<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	4 (25%) $1,3 \pm 0,6$ (3 obs)	3 (67%) $1,0 \pm 0,0$ (3 obs)	M, T
<i>Pseudomyrmex</i> sp.3	34 (82%) $2,3 \pm 1,9$ (15 obs)	-	M, T
Total	3.868 (55%) 36 espécies	1.087 (26%) 26 espécies	

Tabela 2 – Lista das espécies de plantas estudadas em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Abundância de formigas por planta significa média \pm desvio-padrão do número total observado uma vez nos três períodos (manhã, tarde e noite, ou seja, N = número de indivíduos multiplicado por 3) em cada estação.

Família	Localização do NEF *	Número de indivíduos (ni)	Abundância de formigas por planta (média ± dp)	
Espécie			Chuvosa	Seca
Annonaceae				
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	-	2	0,2 ± 0,4	0
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	-	4	4,1 ± 10,7	3,9 ± 11,7
Apocynaceae				
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	-	1	0	9,3 ± 13,6
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	-	2	0,5 ± 0,5	0
Asteraceae				
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	-	7	0,3 ± 0,5	0,1 ± 0,3
Bignoniaceae				
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	folha	1	0,7 ± 1,1	0
Calophyllaceae				
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	-	1	16,7 ± 28,9	11,0 ± 16,5
<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	-	1	0	0
Caryocaraceae				
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	gema apical ¹ , cálice	23	5,3 ± 14,8	0,4 ± 1,4
Celastraceae				
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	-	3	0,3 ± 0,7	0
Chrysobalanaceae				
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth.	-	7	6,8 ± 21,7	1,6 ± 2,8
<i>Licania humilis</i> Cham. & Schltdl.	folha	13	1,2 ± 3,0	0,6 ± 1,9
Connaraceae				
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	-	15	0,1 ± 0,4	0,2 ± 0,6
Dilleniaceae				
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	-	8	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3
Ebenaceae				
<i>Diospyros burchellii</i> Hiern	-	17	2,4 ± 4,8	1,5 ± 3,8
Erythroxylaceae				
<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	-	23	0,2 ± 0,6	0,1 ± 0,3
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	-	7	0,3 ± 0,7	0,3 ± 0,9
Fabaceae				
<i>Andira paniculata</i> Benth.	-	1	0	0,3 ± 0,6
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	estípulas, pecíolo	10	0,6 ± 0,9	0,3 ± 1,3
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	-	3	0,8 ± 2,3	0,3 ± 0,7
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	folha	8	0,3 ± 0,9	0,2 ± 1,0
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	-	21	0,3 ± 0,8	0,1 ± 0,2
<i>Hymenaea stignocarpa</i> Mart. ex Hayne	folha	6	1,0 ± 1,9	0,4 ± 0,8
<i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel	-	6	0,2 ± 0,4	0,2 ± 0,4
<i>Machaerium opacum</i> Vogel	-	4	0,3 ± 0,8	0,1 ± 0,3
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	caule	21	4,3 ± 18,1	0,0 ± 0,2
<i>Pterodon pubescens</i> (Benth.) Benth.	raque	16	10,6 ± 29,3	0,7 ± 2,3

...continua...

Tabela 2, Cont.

<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	raque	8	0,2 ± 0,4	0,2 ± 0,5
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	raque	13	1,1 ± 4,8	0,1 ± 0,4
<i>Tachigali aurea</i> Tul.	-	1	0	0
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	-	1	0,3 ± 0,6	0
Lythraceae				
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	ponta da folha	1	0,3 ± 0,6	0
Malpighiaceae				
<i>Banisteriopsis laevifolia</i> (A.Juss.) B.Gates	folha ²	14	0,3 ± 0,8	0,3 ± 0,9
<i>Banisteriopsis malifolia</i> (Nees & Mart.) B.Gates	folha	6	0,6 ± 1,6	0,9 ± 3,3
<i>Byrsonima basiloba</i> A.Juss.	-	41	1,7 ± 9,5	0,4 ± 1,6
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	-	7	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,3
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.	-	30	0,3 ± 0,7	0,4 ± 1,3
<i>Heteropterys pteropetala</i> A.Juss.	folha	5	1,9 ± 4,6	0
Malvaceae				
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	folha, pecíolo	15	1,9 ± 3,8	1,0 ± 1,9
Melastomataceae				
<i>Miconia ferruginata</i> DC.	-	1	0	1,3 ± 1,1
<i>Miconia leucocarpa</i> DC.	-	3	0	0
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	-	1	0	0
<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	-	5	7,5 ± 26,0	0,1 ± 0,2
Meliaceae				
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	-	11	1,2 ± 2,2	0,3 ± 0,8
Moraceae				
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	-	3	0,9 ± 2,0	2,2 ± 6,7
Myrtaceae				
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	-	27	0,6 ± 2,5	0,0 ± 0,1
<i>Eugenia aurata</i> O.Berg	-	1	0	0,7 ± 1,1
<i>Eugenia calycina</i> Cambess.	-	4	0,1 ± 0,3	0,2 ± 0,6
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	-	33	0,3 ± 0,8	0,0 ± 0,2
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	-	6	7,5 ± 24,8	0,4 ± 0,9
<i>Myrcia variabilis</i> DC.	-	8	0,2 ± 0,6	0
<i>Myrcia</i> sp. DC.	-	1	5,0 ± 8,7	0
<i>Psidium</i> spp. L.	-	2	0	0
Nyctaginaceae				
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schimdt) Lundell	-	29	2,2 ± 7,2	0,7 ± 3,9
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	-	8	4,9 ± 20,3	2,7 ± 7,3
<i>Neea theifera</i> Oerst.	-	21	0,1 ± 0,4	0,6 ± 3,9
Ochnaceae				
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St.-Hil.) Baill.	estípulas	27	2,3 ± 6,1	0,2 ± 0,7
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	estípulas	26	0,6 ± 2,4	0,1 ± 0,4
Primulaceae				
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	-	4	8,5 ± 20,0	5,4 ± 9,9
Proteaceae				
<i>Roupala montana</i> (Aubl.)	.	30	0,3 ± 1,4	0,3 ± 1,6
Rubiaceae				
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.	folha, cálise	2	1,3 ± 1,0	0
Rutaceae				
<i>Hortia brasiliiana</i> Vand. ex DC.	-	2	2,0 ± 2,2	1,7 ± 2,6

...continua...

Tabela 2, Cont.

Salicaceae				
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	-	8	0,4 ± 0,9	0,1 ± 0,3
Sapindaceae				
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	-	3	0,2 ± 0,4	0,3 ± 0,5
Sapotaceae				
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	-	14	0,7 ± 1,8	1,2 ± 3,4
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	-	13	0,7 ± 1,9	0,8 ± 3,3
Styracaceae				
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	-	36	1,0 ± 3,1	0,4 ± 2,0
Symplocaceae				
<i>Symplocos rhamnifolia</i> A.DC.	-	1	5,3 ± 8,4	0
Vochysiaceae				
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	caule, pecíolo, pedúnculo	7	1,9 ± 3,9	0,2 ± 0,7
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	caule, pecíolo, pedúnculo	38	3,5 ± 11,8	0,5 ± 1,4
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	caule, pecíolo, pedúnculo	6	2,0 ± 3,3	0,1 ± 0,3
<i>Vochysia cinnamomea</i> Pohl	-	8	0,2 ± 0,6	0,2 ± 0,4
Total		762		

*Schoereder et al. (2010); Machado et al. (2008).

¹ no brotamento foliar e floral

² base abaxial

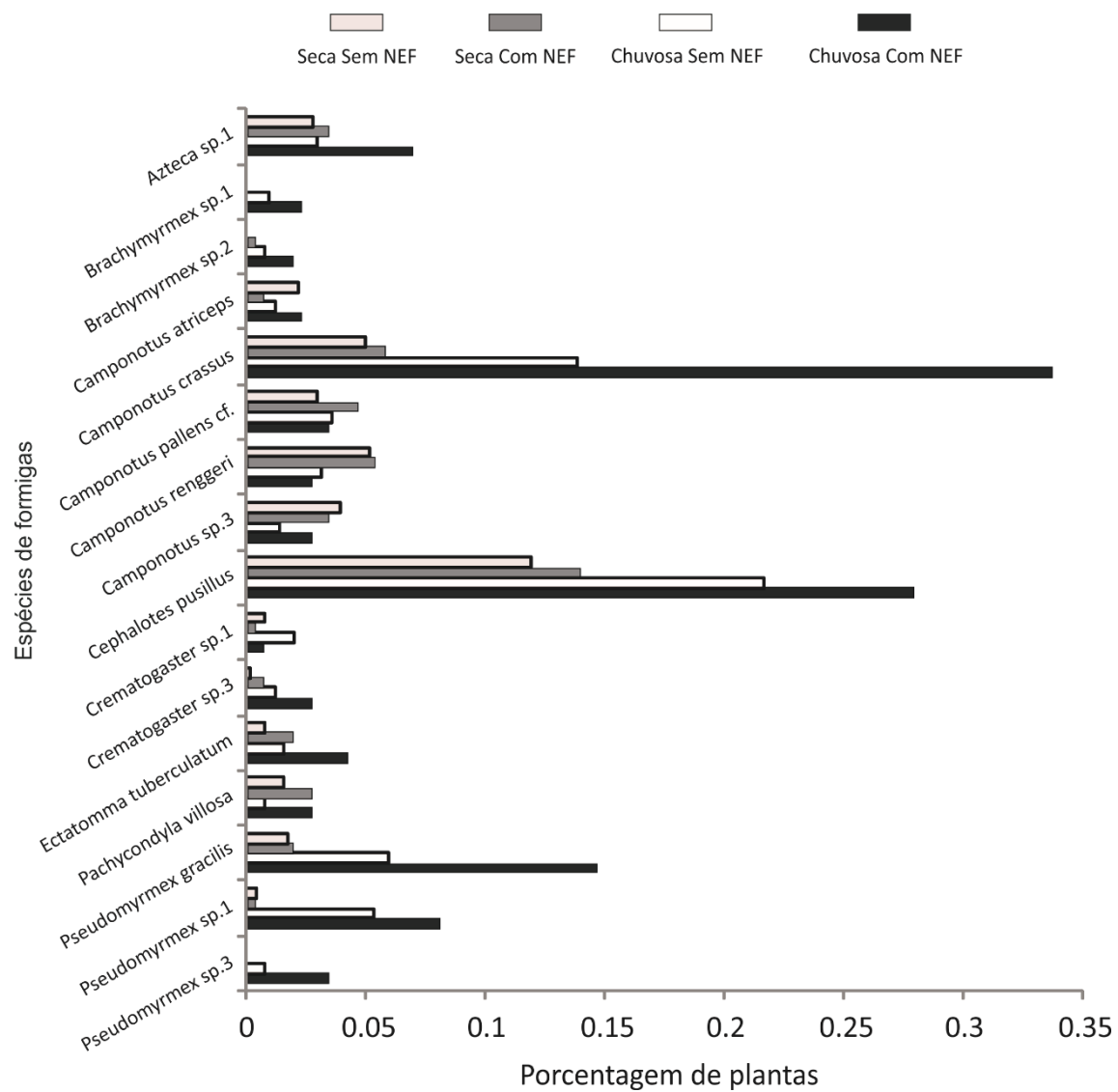


Figura 3 – Porcentagem do número de plantas com (N = 266) e sem (N = 496) NEFs em que as principais espécies de formigas (com 10 ocorrências ou mais) foram encontradas no total de plantas estudadas, nas estações chuvosa e seca, em uma área de Cerrado de Uberlândia/MG, Brasil.

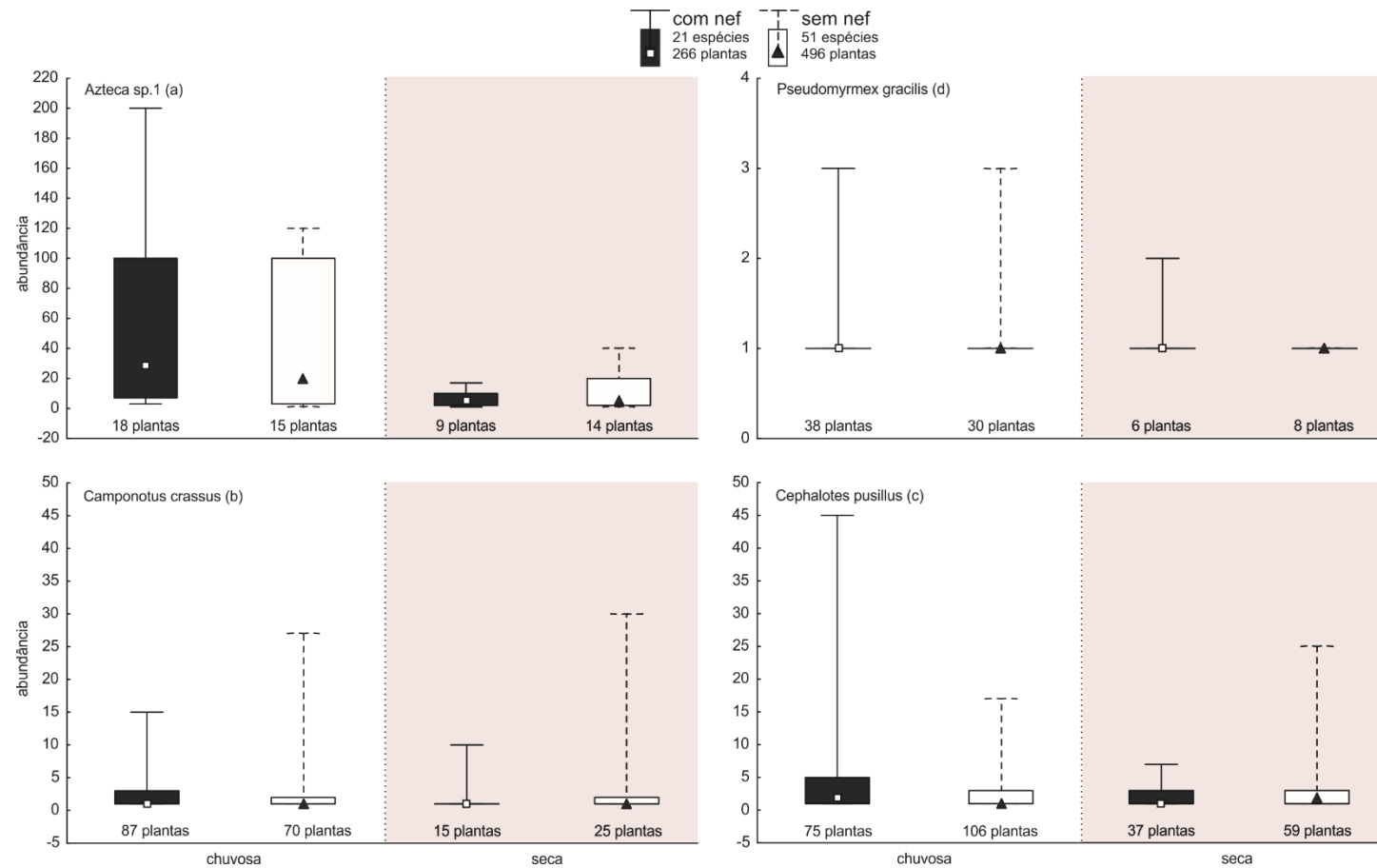


Figura 4 – Abundância das quatro principais espécies de formigas (maiores ocorrências e abundâncias), (a) *Azteca sp.1*, (b) *Camponotus crassus*, (c) *Cephalotes pusillus* e (d) *Pseudomyrmex gracilis*, observadas nas plantas estudadas em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil (Pontos quadrados e triangulares representam as medianas; Colunas representam percentil 25-75%; Barras representam mínimo e máximo). No eixo Y: os valores representam a soma dos registros no período da manhã e tarde. No eixo X: estações chuvosa e seca.

Tabela 3 – Resultados de GLMM mostrando, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil, o efeito de plantas com nectários extraflorais (NEFs) na riqueza e abundância de formigas visitantes ao longo das estações. Análise foi baseada na soma dos valores da manhã, tarde e noite para cada variável. N = 1524 observações. EP = erro-padrão. Por se tratarem de contagens, a distribuição binomial negativa foi mais adequada aos dados. Considerou-se como significativo quando $P < 0,05$.

Efeito aleatório (transectos)							
	EP				EP		
Intercepto	0,149			Intercepto	0,318		
Estação (seca)	0,410			Estação (seca)	0,372		
Efeito fixo							
	Riqueza				Abundância		
	Estimativa ± EP	z	P		Estimativa ± EP	z	P
Intercepto	-0,313 ± 0,073	-4,30	< 0,001	Intercepto	1,164 ± 0,130	8,95	< 0,001
Estação (seca)	- 0,441 ± 0,143	-3,08	< 0,010	Estação (seca)	-0,720 ± 0,173	-4,15	< 0,001
NEF (com)	0,574 ± 0,094	6,07	< 0,001	NEF (com)	0,838 ± 0,171	4,91	< 0,001
Estação (seca) x NEF (com)	-0,571 ± 0,156	-3,65	< 0,001	Estação (seca) x NEF (com)	-1,269 ± 0,249	-5,10	< 0,001

Tabela 4 – Resultados de GLMM investigando, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil, o efeito de plantas com nectários extraflorais (NEFs) e fatores fenológicos das plantas na abundância de formigas visitantes ao longo das estações. Análise foi baseada na soma dos valores da manhã, tarde e noite para cada variável. N = 1524 observações. EP = erro-padrão. FV = folhas velhas; FJ = folhas jovens; FL = flores; FR = frutos. Por se tratarem de contagens, a distribuição binomial negativa foi mais adequada aos dados. Considerou-se como significativo quando $P < 0,05$.

Efeito aleatório (transectos)			
	EP		
Intercepto	0,296		
Estação (seca)	0,387		
Efeito fixo	Abundância		
	Estimativa \pm EP	χ^2	P
Intercepto	1,277 \pm 0,289	-	-
Estação (seca)	0,457 \pm 0,513	53,16	< 0,001
NEF (com)	0,807 \pm 0,172	29,74	< 0,001
FV (sem)	-0,269 \pm 0,240	6,32	< 0,05
FJ (sem)	0,372 \pm 0,183	4,28	< 0,05
FL (sem)	0,006 \pm 0,268	6,32	< 0,05
FR (sem)	-	0,08	> 0,05
Estação (seca) x NEF (com)	-1,290 \pm 0,250	25,96	< 0,001
Estação (seca) x FV (sem)	1,197 \pm 0,457	6,24	< 0,05
Estação (seca) x FJ (sem)	-	0,72	> 0,05
Estação (seca) x FL (sem)	0,952 \pm 0,501	3,8	< 0,05
Estação (seca) x FR (sem)	-	1,3	> 0,05

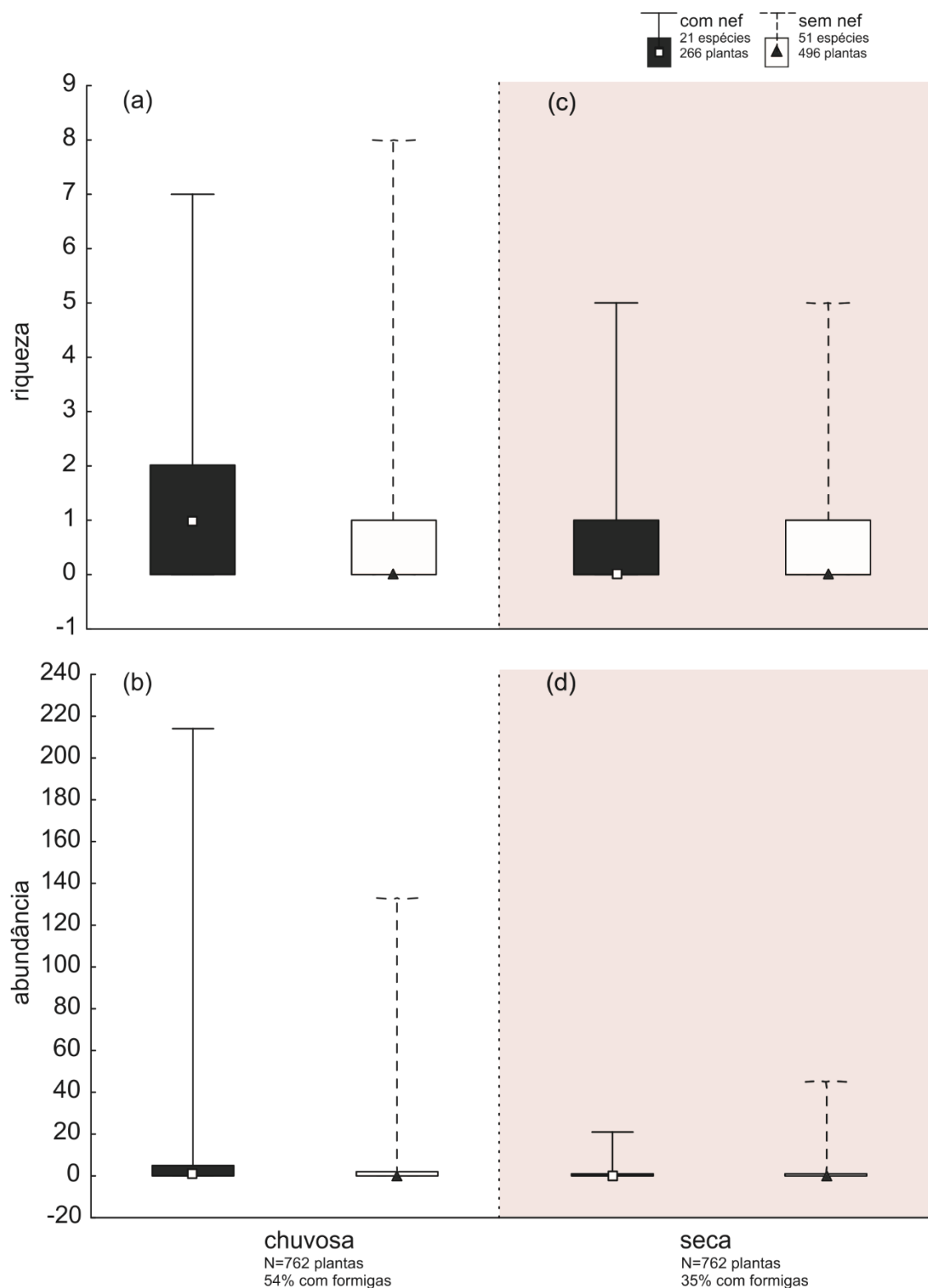


Figura 5 – Riqueza (a, c) e abundância (b, d) de formigas em plantas com e sem NEFs em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil (Pontos quadrados e triangulares representam as medianas; Colunas representam percentil 25-75%; Barras representam mínimo e máximo). No eixo Y: os valores representam a soma dos registros para cada variável no período da manhã, tarde e noite. No eixo X: não foram observadas formigas em 46% e 65% das plantas durante as estações chuvosa e seca, respectivamente.

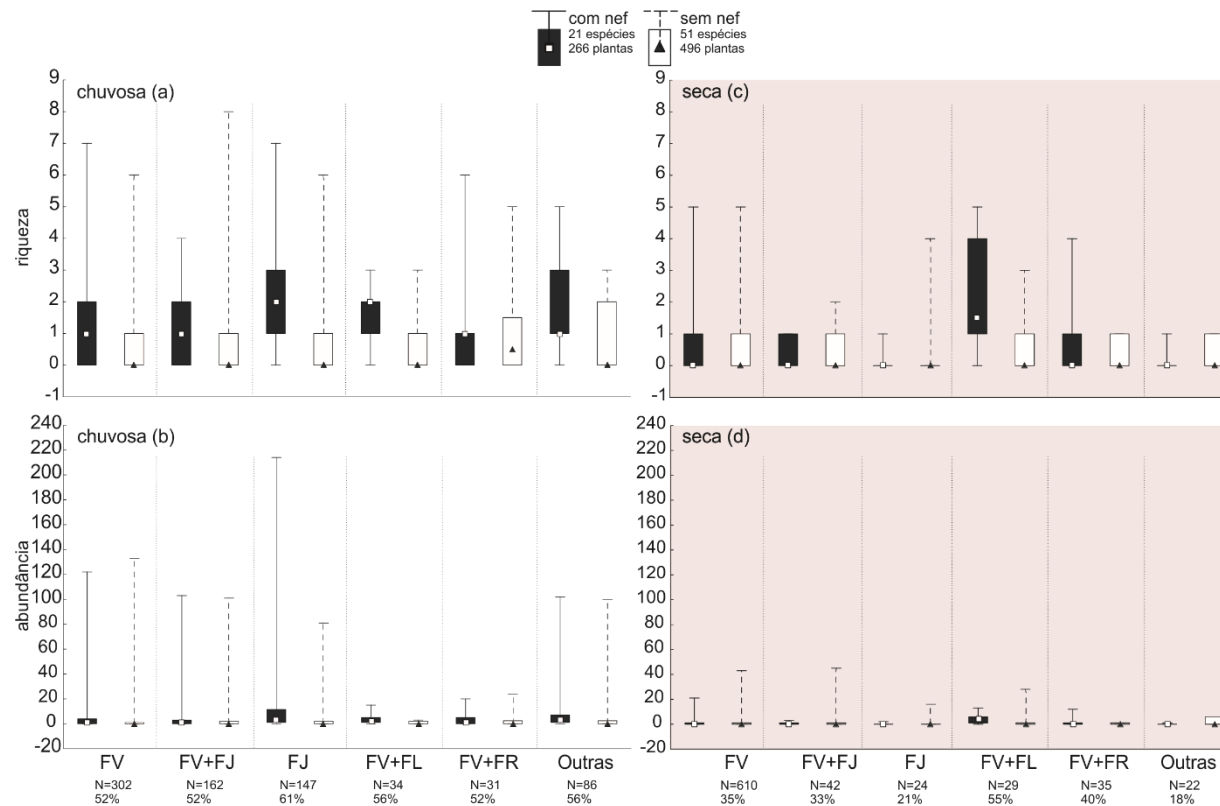


Figura 6 – Riqueza (a, c) e abundância (b, d) de formigas de acordo com o estado fenológico das plantas estudadas (762 indivíduos, ao todo) durante as estações chuvosa e seca, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil (Pontos quadrados e triangulares representam as medianas; Colunas representam percentil 25-75%; Barras representam mínimo e máximo). No eixo Y: os valores representam a soma dos registros para cada variável no período da manhã, tarde e noite. No eixo X: FV = plantas contendo apenas folhas velhas; FV+FJ = plantas contendo folhas velhas e folhas jovens; FJ = plantas contendo apenas folhas jovens; FV+FL = plantas contendo folhas velhas e flores/botões florais; FV+FR = plantas contendo folhas velhas e frutos; Outras = demais combinações possíveis. “N” representa a quantidade de plantas em cada categoria. As porcentagens indicam em quantas plantas de “N” foram observadas formigas.

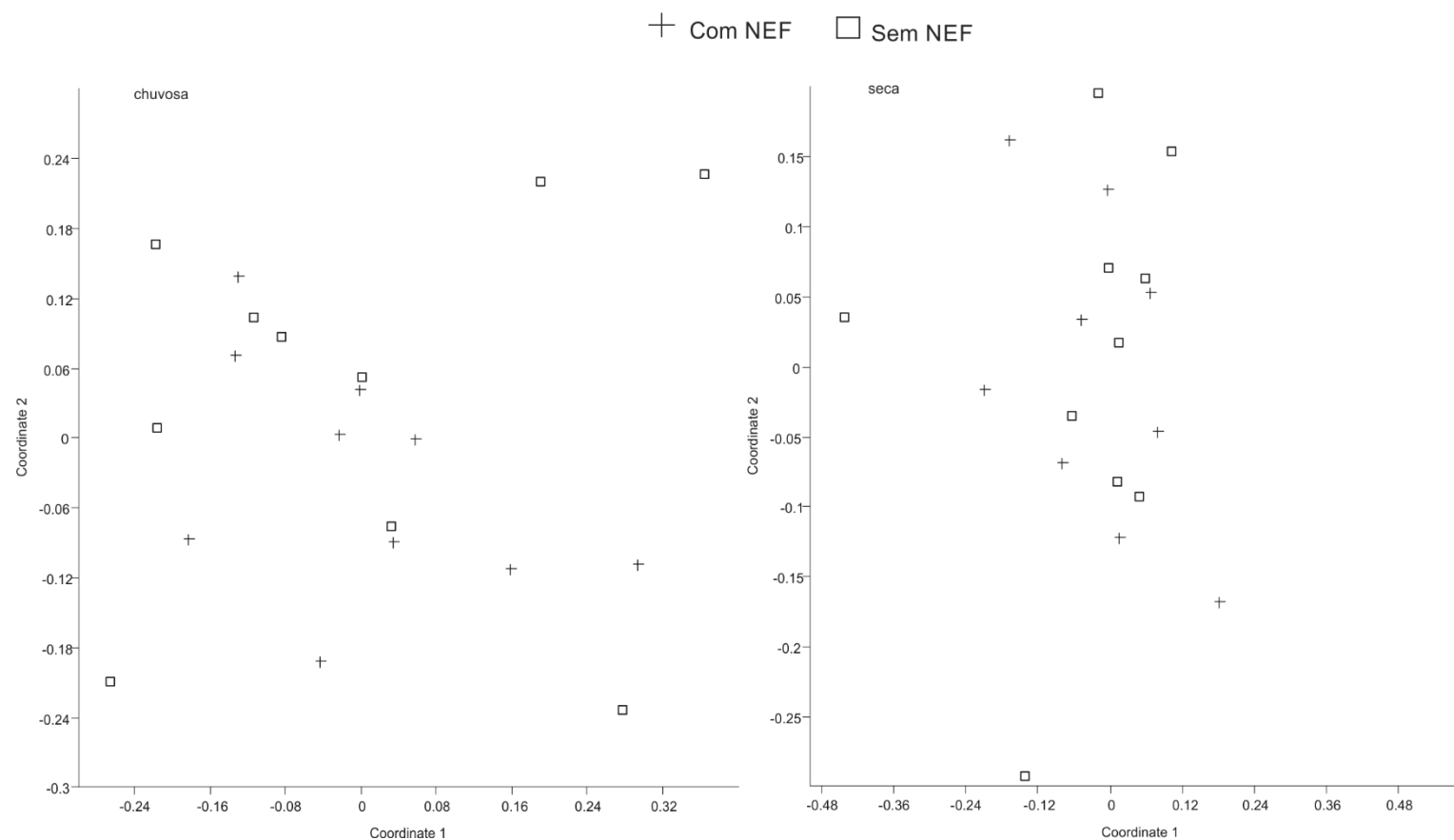


Figura 7 – Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) obtido da composição de espécies de formigas amostradas em plantas com (cruzes) e sem (quadrados) NEFs, localizadas em 10 transectos, durante as estações chuvosa e seca, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG. A composição da fauna de formigas não diferiu ($p > 0,05$) entre os dois grupos de plantas.

Discussão

NEFs, formigas visitantes e variação sazonal

A capacidade das plantas mirmecófilas em atrair formigas varia e depende fortemente da presença e atividade de NEFs, entre outros fatores (Koptur 2005; Rico-Gray e Oliveira 2007; Baker-Méio e Marquis 2012). Os resultados deste estudo evidenciaram que plantas com NEFs possuem maior riqueza e abundância de formigas, em comparação com plantas sem NEFs na estação chuvosa. Nesta estação as folhas jovens são mais abundantes no Cerrado (há mais NEFs ativos), enquanto que na estação seca há menos folhas com NEFs ativos e redução significativa do volume de néctar extrafloral produzido (Lange et al. 2013). O presente estudo permite sugerir a existência de condicionalidade no efeito da presença de NEFs nas interações entre plantas e formigas em função de variações sazonais. Vários estudos indicaram a existência de variação temporal nessas interações (Kersch e Fonseca 2005; Chamberlain e Holland 2008; Diaz-Castelazo et al. 2013; Lange et al. 2013). Em contrapartida, Chamberlain e Holland (2009) afirmam que efeitos dependentes do contexto não são comuns em mutualismos de proteção entre formigas e plantas, ou seja, os efeitos dessas interações não variam dependendo de condições bióticas ou abióticas. Apesar disso, esses autores reconhecem que a extensão da dependência do contexto nos resultados dessas interações será melhor compreendida ao longo de gradientes abióticos e bióticos (e.g. Moreira e Del-Claro 2005).

A identidade das espécies de formigas também é relevante para explicar os efeitos de suas interações com as plantas (Dejean et al. 2000; Del-Claro 2004; Mody e Linsenmair 2004; Byk e Del-Claro 2010). Neste estudo as formigas dos gêneros *Camponotus*, *Cephalotes*, *Pseudomyrmex* e *Azteca* estiveram entre as mais comuns nas plantas, especialmente naquelas com NEFs, assim como verificado por outros estudos em regiões tropicais (Rico-Gray e Oliveira 2007; Nahas et al. 2012; Aguirre et al. 2013). A expressividade de formigas da subfamília Formicinae forrageando nas plantas pode ser explicada pelo fato de se tratar de um grupo muito diversificado no Cerrado, representando a maioria das espécies em algumas áreas (Silva et al. 2004), e também por se tratar de uma subfamília com hábitos alimentares diversificados (Hölldobler e Wilson 1990). As formigas deste grupo podem consumir recursos líquidos, como néctar extrafloral de várias espécies de plantas, exsudações de hemípteros/lepidópteros, e recursos sólidos, como flores, frutos e presas artrópodes (Yamamoto e Del-Claro 2008).

Já a presença marcante de formigas da subfamília Myrmicinae pode estar relacionada à competitividade por recursos alimentares, incluindo néctar, uma vez que são consideradas bastante tolerantes a uma variedade de estresses e distúrbios, como eventos climáticos extremos (Díaz-Castelazo et al. 2013), e também podem atuar como parasitas em mutualismos (Sendoya et al. 2009; Byk e Del-Claro 2010).

Os resultados sugerem uma possível segregação temporal entre espécies de formigas, com ritmos de forrageamento diurno e noturno, nas plantas, sendo que muitas espécies se mostraram diurnas, em especial, *C. crassus* e *Ce. pusillus*, enquanto outras foram estritamente noturnas, em especial, *C. atriceps*, *C. pallens* cf. e *C. renggeri*. Diferenças nos ritmos de atividade das formigas podem ser explicadas por diferenças fisiológicas nas amplitudes de umidade e temperatura que as espécies são capazes de tolerar (Hölldobler e Wilson 1990). Trocas da fauna de formigas, com separação de grupos entre os períodos do dia, atraídas pela oferta de néctar extrafloral ou *honeydew* em plantas do Cerrado também foram observadas por outros estudos (Oliveira e Brandão 1991; Oliveira et al. 1995; Del-Claro e Oliveira 1999).

O encontro de mais plantas com folhas jovens, com maior número de formigas, durante a estação chuvosa é padrão comum em muitos ecossistemas tropicais sazonais (Rico-Gray 1993; Díaz-Castelazo et al. 2004; Rico-Gray e Oliveira 2007; Rico-Gray et al. 2008; Lange et al. 2013). Ao indicar que plantas com NEFs são mais atrativas às formigas, quando o néctar extrafloral é disponibilizado, ou seja, quando há predominância de folhas jovens, os resultados do presente estudo corroboram a “hipótese de proteção contra herbívoros” (*sensu* Bentley 1977) para explicar o papel dos NEFs como defesa biótica das plantas. Durante a fase pré-reprodutiva, as plantas tornam-se mais suscetíveis à visitação de herbívoros por apresentarem folhas jovens (Bixenmann et al. 2011). A secreção de néctar extrafloral poderia estar relacionada à existência de pico na abundância de insetos herbívoros durante o período chuvoso (Nahas et al. 2012). Especificamente no Cerrado, o pico na abundância de insetos durante a época das chuvas já foi observado para Isoptera, Coleoptera e Hemiptera (Pinheiro et al. 2002). O efeito benéfico de uma maior presença de formigas nas plantas, representado pela diminuição nos níveis de herbivoria e/ou aumento no número de flores/frutos, foi demonstrado para várias espécies em Cerrado (Oliveira e Freitas 2004, e referências; Korndörfer e Del-Claro 2006; Nascimento e Del-Claro 2010; Nahas et al. 2012).

Bixenmann e colaboradores (2011) sugerem que, nos trópicos, a produção de néctar extrafloral seja induzida como resposta à presença de formigas e maior luminosidade,

mas não pelos herbívoros. O mesmo raciocínio poderia ser estendido à produção de *honeydew* pelos hemípteros trofobiontes (Oliveira e Del-Claro 2005). Por outro lado, a oferta de néctar extrafloral estaria relacionada à disponibilidade de água no solo, o que explicaria a secreção de maior volume desse néctar durante as chuvas. Estudos sobre mecanismos da produção de néctar e regulação de sua secreção são escassos (Heil 2011), e fazem-se necessários, especialmente no Cerrado, para esclarecer a relação entre disponibilidade de néctar extrafloral, abundância/composição da fauna de artrópodes e sazonalidade. No caso das formigas, por exemplo, Lach e colaboradores (2009) e Byk e Del-Claro (2011) mostraram a importância do néctar extrafloral para a sobrevivência, crescimento e vitalidade das colônias. Por isso, entender os processos fisiológicos vegetais e ecológicos associados à oferta desse recurso alimentar na natureza pode ajudar a explicar o quão afetada é a reprodução das formigas arborícolas na ausência de néctar extrafloral.

Schoereder e colaboradores (2010), ao estudarem outra área de Cerrado, verificaram mais formigas na estação seca comparada com a chuvosa, e, por isso, sugeriram que os NEFs seriam mais importantes para as formigas durante o período seco. Esta suposição foi reforçada pela hipótese de que o néctar produzido na estação seca seria mais concentrado que na estação chuvosa, devido à menor disponibilidade de água no solo, e assim os conteúdos de açúcar e aminoácidos estariam em maior concentração no néctar, tornando-o mais atrativo às formigas forrageadoras (Blüthgen e Fiedler 2004). Por outro lado, a água do néctar extrafloral poderia ser uma importante recompensa para as formigas (e.g. Ruffner e Clark 1986). Algumas colônias em acácias, por exemplo, podem ser desfeitas durante a estação seca pela falta de néctar foliar e corpúsculos Beltianos (Janzen 1967). Provavelmente a água do néctar extrafloral seria tão importante quanto seus nutrientes para formigas arborícolas, com dieta predominantemente constituída por recursos líquidos. Coincidindo com os resultados do presente estudo, Lange e colaboradores (2013) verificaram, na mesma área, maior porcentagem de plantas com NEFs ativos durante a estação chuvosa. Talvez a diferença constatada por Schoereder e colaboradores (2010), quanto à sazonalidade dos padrões de visitação das formigas verificados nas plantas, possa encontrar respaldo na “teoria de mosaicos coevolutivos” (Thompson 1994, 2013), segundo a qual diferentes populações de uma dada espécie experimentam diferentes interações ao longo do espaço e tempo, e isto se estenderia às comunidades. Nesse sentido, poderia existir uma variação espacial no modo como as formigas usam e dependem dos recursos vegetais, mas tal ideia precisa ser investigada.

Outros fatores importantes seriam a variação na composição da flora entre as áreas analisadas, assim como variação na proporção de plantas com folhas jovens e, consequentemente, na disponibilidade de NEFs ativos. Embora Schoereder e colaboradores (2010) não tenham fornecido uma lista detalhada das espécies estudadas na Serra do Cipó/MG, mencionaram que as plantas com NEFs mais frequentes foram *Qualea grandiflora*, *Q. parviflora*, *Stryphnodendron adstringens* e *Lafoensia pacari*, diferentemente do presente estudo, no qual as mais frequentes foram *Q. multiflora*, *Ouratea hexasperma*, *O. spectabilis* e *Caryocar brasiliensis*.

Néctar extrafloral versus outros recursos alimentares

Diferenças na disponibilidade de outros recursos alimentares, como presença de presas artrópodes e/ou exsudações de insetos trofobiontes, poderiam ter contribuído para a divergência entre ambos estudos quanto aos padrões de visitação das formigas. O consumo de *honeydew* pelas formigas, assim como o de néctar extrafloral, tende a ser mais intenso no período das chuvas (e.g. Lopes 1995), mas no Cerrado faltam estudos comparando os efeitos das associações entre insetos trofobiontes e formigas em plantas com e sem NEFs. Um estudo conduzido no México, por Rico-Gray e colaboradores (1998), exemplifica como a heterogeneidade de recursos disponíveis pode estar relacionada às variações entre habitats no número e distribuição sazonal das interações entre plantas e formigas. Embora no presente estudo não tenha sido possível avaliar a disponibilidade de *honeydew*, porque foi baixa a proporção de insetos trofobiontes na vegetação, considera-se importante a influência que eles podem exercer na estruturação da comunidade de formigas (Rico-Gray et al. 1998; Blüthgen et al. 2004). Por isso, assume-se que na estação chuvosa quando o néctar extrafloral é o recurso mais abundante (ou único) na vegetação, seu consumo seria maior por estar em maior disponibilidade neste período. Ao contrário, à medida que ele é produzido em baixa quantidade ou qualidade, seu consumo diminuiria devido à existência de outros recursos na vegetação, por exemplo, o néctar floral (Rico-Gray 1993; Rico-Gray et al. 1998; Blüthgen et al. 2000). Os resultados deste estudo reforçam esta ideia, apesar de a presença das formigas nas flores não ter sido investigada, pois com a diminuição do número de plantas apresentando folhas jovens na estação seca (isto é, redução na oferta de néctar extrafloral), as plantas com flores passaram a receber mais formigas.

Composição da fauna de formigas em plantas com e sem NEFs

Investigações para comparar a quantidade e qualidade do néctar em plantas e sua relação com a sazonalidade também são importantes para elucidar os efeitos na composição da fauna de artrópodes consumidores e relações nas redes tróficas. A composição do néctar determina o espectro de seus potenciais consumidores, uma vez que os animais diferem em suas preferências nutritivas (Heil 2011), e as formigas preferem néctar rico em aminoácidos (Wagner e Kay 2002), podendo exibir preferências por aminoácidos específicos (Kiss 1981; Blüthgen e Fiedler 2004; González-Teuber e Heil 2009). Considerando a existência de recursos adicionais em plantas com NEFs (Byk e Del-Claro 2011), esperava-se neste estudo uma diferença na composição da fauna de formigas visitantes entre plantas com e sem NEFs, uma vez que as preferências por açúcares e aminoácidos entre as formigas devem variar de acordo com suas necessidades nutritivas e tipos de mutualismos (González-Teuber e Heil 2009; Shenoy et al. 2012). Os dados deste estudo, entretanto, indicaram que as espécies de formigas que visitam plantas com e sem NEFs são basicamente as mesmas, assim como o constatado por Schoereder e colaboradores (2010).

Várias possibilidades poderiam explicar a ausência de diferença na composição da fauna de formigas entre plantas com e sem NEFs no cerrado. Primeiramente, o alto grau de conexões que as plantas (com e sem NEFs) podem ter umas com as outras, através da sobreposição de dossel ou encontro de troncos e ramos (situação esta comumente observada no cerrado), promoveria uma fauna de visitantes comuns. Esta ideia encontra suporte no estudo de Powell e colaboradores (2011), realizado em outra área de cerrado na mesma região, onde foi demonstrado que plantas cujas copas possuem mais conexões com outras são mais ricas em espécies de formigas do que plantas com menos conexões. Secundariamente, as formigas nidificariam em plantas sem NEFs, buscando maior proximidade com plantas contendo NEFs (ver também Capítulo III). Evidências indicam que a diferenciação de nicho seria um promotor da coexistência local de formigas no Cerrado (Powell et al. 2011), pois a alta diversidade de recursos disponíveis permitiria abrigar mais espécies especializadas em diferentes recursos (Ribas et al. 2003).

Aguirre e colaboradores (2013), ao estudarem uma área de floresta do México, verificaram rica variedade de espécies de formigas associadas com plantas que possuem NEFs, encontrando baixa sobreposição de nicho entre as espécies de formigas e alta

sobreposição de nicho entre as plantas, sugerindo um efeito taxonômico da atratividade dos nectários (ou efeitos não considerados das condições dos habitats). Embora no presente estudo a presença de NEFs na vegetação não influencie a composição da fauna de formigas visitantes, mas promova maior visitação nas plantas que possuem tais estruturas, especula-se que determinadas espécies de plantas com NEFs sejam preferidas dentre outras (Apple e Feener 2001; ver também Capítulo II). Segundo Díaz-Castelazo e colaboradores (2005), as formigas são conhecidas por exibir preferências por certos tipos de NEFs, visitando certos tipos morfológicos mais frequentemente que outras. Isto poderia afetar taxas reprodutivas vegetais, fazendo com que determinadas plantas com NEFs sejam mais abundantes, por serem mais beneficiadas com os serviços de proteção pelas formigas (Marazzi et al. 2013b).

As espécies *C. brasiliensis* e *Q. multiflora*, que possuem NEFs associados tanto a estruturas vegetativas quanto reprodutivas, estão dentre as mais abundantes na área estudada, assim como em outras áreas de cerrado (Bridgewater et al. 2004). Com base nisso, recomendam-se estudos comparativos para avaliar se tais espécies ofertam néctar extrafloral alternando a fonte secretora ao longo do ano e testar se são as mais visitadas pelas formigas e, por isso, mais beneficiadas que outras espécies com NEFs (Marazzi et al. 2013a). Essa ideia encontra apoio no estudo de Díaz-Castelazo e colaboradores (2004), que verificou, na costa do México, variação sazonal na abundância de plantas com néctar extrafloral e sugeriu que, em ambientes com alta densidade de formigas nectarívoras, determinadas plantas frutificariam mais por disponibilizarem néctar extrafloral de estruturas vegetativas e reprodutivas em períodos distintos.

Conclusão

Segundo Díaz-Castelazo e colaboradores (2013), é a natureza principalmente facultativa das interações entre plantas e formigas, dentre outras características da comunidade, que associadas à variação sazonal, fatores abióticos e distúrbios, providenciam a manutenção da comunidade e biodiversidade. O presente estudo, assim como outros (exemplos em Rico-Gray e Oliveira 2007), indicou que as interações entre plantas e formigas mediadas pela oferta de néctar extrafloral possuem caráter generalizado, mas pela primeira vez foi mostrado que essas interações podem estar condicionadas à mudança sazonal, corroborando as evidências de que fatores abióticos modulam a intensidade das relações entre os parceiros (Kersch e Fonseca 2005; Bixenmann et al. 2011; Rico-Gray et al. 2012; Dáttilo et al. 2013). A baixa fidelidade exibida pelas formigas aos recursos de plantas mirmecófilas, isto é, a natureza facultativa dessas interações, tem sido bastante documentada (Beattie 1985; Blüthgen et al. 2004; Rico-Gray e Oliveira 2007; Rosumek et al. 2009), e a existência de espécies supergeneralistas contribui para a coesão total das redes de interações (Guimarães et al., 2011). O presente estudo mostrou que as relações entre determinadas espécies de formigas e plantas foram mais frequentes e marcadamente influenciadas pela sazonalidade e oferta de néctar extrafloral, o que permite concluir que tais fatores são relevantes para explicar como a diversidade nesta comunidade se mantém no Cerrado.

Referências Bibliográficas

- Aguirre A, Coates R, Cumplido-Barragán G, Campos-Villanueva A, Díaz-Castelazo C (2013) Morphological characterization of extrafloral nectaries and associated ants in tropical vegetation of Los Tuxtlas, Mexico. *Flora* 208:147–156
- Apple JL, Feener DH Jr (2001) Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectar attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia* 127:409–416
- Baker-Méio B, Marquis RJ (2012) Context-dependent benefits from ant-plant mutualisms in three sympatric varieties of *Chamaecrista desvauxii*. *J Ecol* 100:242–252
- Beattie AJ (1985) The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge. 196 pp
- Belchior C, Del-Claro K, Oliveira PS (2012) Seasonal patterns in the foraging ecology of the harvester ant *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae, Myrmicinae) in a Neotropical savanna: daily rhythms, shifts in granivory and carnivory, and home range. *Arthropod-Plant Interact* 6:571–582
- Bentley BL (1977) Extrafloral nectaries and protection by pugnacious body-guards. *Annu Rev Ecol Syst* 8:407–427
- Bixenmann RJ, Coley PD, Kursar TA (2011) Is extrafloral nectar production induced by herbivores or ants in a tropical facultative ant-plant mutualism? *Oecologia* 165: 417–425
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitía W, Jaffé K, Morawetz W, Barthlott W (2000) How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125:229–240
- Blüthgen N, Fiedler K (2004) Preferences for sugars and aminoacids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. *J Anim Ecol* 73:155–166
- Blüthgen N, Stork NE, Fiedler K (2004) Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* 106:344–358
- Bolker BM (2008) Ecological models and data in R. Princeton University Press, New Jersey. 396 pp
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24:127–135
- Bondini A, Giavelli G (1989) The qualitative approach in investigating the role of species interactions on stability of natural communities. *Biosystems* 22:289–299
- Bridgewater S, Ratter JA, Ribeiro JF (2004) Biogeographic patterns, β -diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. *Biodivers Conserv* 13:2295–2318
- Byk J, Del-Claro K (2010) Nectar- and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. *Acta Ethol* 13:33–38
- Byk J, Del-Claro K (2011) Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Popul Ecol* 53:327–332
- Chamberlain SA, Holland JN (2008) Density-mediated and context-dependent consumer-resource interactions between ants and extrafloral nectar plants. *Ecology* 89:1364–1374
- Chamberlain SA, Holland JN (2009) Quantitative synthesis of context dependency in ant-plant protection mutualisms. *Ecology* 90:2384–2392
- Crawley MJ (2007) The R book, John Wiley & Sons, Chichester. 1076 pp.

- Dáttilo W, Guimarães PR Jr, Izzo, TJ (2013) Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos* 122: 1643–1648
- Dejean A, Gibernau M, Durand JL (2000) Pioneer plant protection against herbivory: impact of different ant species (Hymenoptera: Formicidae) on a proliferation of the variegated locust. *Sociobiology* 36:227–236
- Del-Claro K (2004) Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotrop Entomol* 33:665–672
- Del-Claro K, Oliveira PS (1999) Ant-homoptera interactions in a neotropical savanna: the honeydew-producing treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica* 31:135–144
- Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM (2009) Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in neotropical savannas. *Neotrop Entomol* 38:159–164
- Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V, Oliveira PS, Cuautle M (2004) Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: richness, occurrence, seasonality, and ant foraging patterns. *Ecoscience* 11:472–481
- Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V, Ortega F, Angeles G (2005) Morphological and secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of coastal Veracruz, Mexico. *Ann Bot* 96:1175–1189
- Díaz-Castelazo C, Sánchez-Galván IR, Guimarães PR Jr, Raimundo RLG, Rico-Gray V (2013) Long-term temporal variation in the organization of an ant-plant network. *Ann Bot* 111: 1285–1293
- González-Teuber M, Heil M (2009) The role of extrafloral nectar amino acids for the preferences of facultative and obligate ant mutualists. *J Chem Ecol* 35:459–468
- Gotelli NJ, Ellinson AM (2011) Princípios de estatística em ecologia. Artimed Editora, Porto Alegre. 528 pp
- Guimarães PR Jr, Jordano P, Thompson JN (2011) Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecol Lett* 14:877–885
- Heil M (2011) Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends Plant Sci* 16:191–200
- Heil M, Hilpert A, Krüger R, Linsenmair KE (2004) Competition among visitors to extrafloral nectaries as a source of ecological costs of an indirect defence. *J Trop Ecol* 20:201–208
- Heil M, McKey D (2003) Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:425–453
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants. Harvard University Press, Cambridge. 732 pp
- Janzen DH (1967) Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with one of its ant inhabitants (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Univ Kans Sci Bull* 47:315–558
- Kersch MF, Fonseca CR (2005) Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology* 86:2117–2126
- Kiss A (1981) Melezitose, aphids and ants. *Oikos* 37:382
- Koptur S (2005) Nectar as fuel for plant protectors. In: Wackers FL, van Rijn PCJ, Bruin J (eds) *Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications*, Cambridge University Press, Cambridge, pp 75–108
- Korndörfer AP, Del-Claro K (2006) Ant defense versus induced defense in *Lafoensia pacari* (Lythraceae), a myrmecophilous tree of the Brazilian cerrado. *Biotropica* 38:786–788

- Lach L, Hobbs ER, Majer EJD (2009) Herbivory-induced extrafloral nectar increases native and invasive ant worker survival. *Popul Ecol* 51:237–243
- Lange D, Dáttilo W, Del-Claro K (2013) Influence of extrafloral nectary phenology on ant-plant mutualistic networks in a neotropical savanna. *Ecol Entomol* 38:463–469
- Lopes BC (1995) Treehoppers (Homoptera, Membracidae) in southeastern Brazil: use of host plants. *Rev Bras Zool* 12: 595–608
- Machado SR, Morellato LPC, Sajo MG, Oliveira PS (2008) Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian Cerrado. *Plant Biol* 10:660–673
- Marazzi B, Bronstein JL, Koptur S (2013a) The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Ann Bot* 111:1243–1250
- Marazzi B, Conti E, Sanderson MJ, McMahon MM, Bronstein JL (2013b) Diversity and evolution of a trait mediating ant-plant interactions: insights from extrafloral nectaries in *Senna* (Leguminosae). *Ann Bot* 111:1263–1275
- Melo Y, Córdula E, Machado SR, Alves M (2010) Morfologia de nectários em Leguminosae *sensu lato* em áreas de caatinga no Brasil. *Acta Bot Bras* 24:1034–1045
- Mody K, Linsenmair KE (2004) Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. *Ecol Entomol* 29:217–25
- Moreira VSS, Del-Claro K (2005) The outcomes of an ant-treehopper association on *Solanum lycocarpum* St. Hill: increased membracid fecundity and reduced damage by chewing herbivores. *Neotrop Entomol* 34:881–887
- Morellato LPC, Oliveira PS (1991) Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil. *Flora* 185:33–38
- Mougi A, Kondoh M (2012) Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science* 337:349
- Nahas L, Gonzaga MO, Del-Claro (2012) Emergent impacts of ant and spider interactions: herbivory reduction in a tropical savanna tree. *Biotropica* 44:498–505
- Nascimento EA, Del-Claro K (2010) Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. *Flora* 205:754–756
- Oliveira PS, Brandão CRF (1991) The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In: Huxley CR, Cutler DF (eds). *Ant-plant interactions*, Oxford University Press, Oxford, pp 182–212
- Oliveira PS, Del-Claro K (2005) Multitrophic interactions in a neotropical savanna: ant-hemipteran systems, associated insect herbivores and a host plant. In: Burslem DFRP, Pinard MA, Hartley SE (eds) *Biotic interactions in the tropics*, Cambridge University Press, Cambridge, pp 414–438
- Oliveira PS, Freitas AVL (2004) Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557–570
- Oliveira PS, Klitzke C, Vieira E (1995) The ant fauna associated with the extrafloral nectaries of *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) in an area of cerrado vegetation in central Brazil. *Entomol Mo Mag* 131:77–82
- Oliveira PS, Leitão-Filho HF (1987) Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of Cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 19:140–148
- Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D, Bandeira MPS (2002) Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecol* 27:132–136

- Powell S, Costa AN, Lopes CT, Vasconcelos HL (2011) Canopy connectivity and the availability of diverse nesting resources affect species coexistence in arboreal ants. *J Anim Ecol* 80:352–360
- Ribas CR, Schoereder JH, Pic M, Soares SM (2003) Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecol* 28:305–314
- Rico-Gray V (1993) Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowland of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25:301–315
- Rico-Gray V, Díaz-Castelazo C, Ramírez-Hernández A, Guimarães Jr. PR, Holland JN (2012) Abiotic factors shape temporal variation in the structure of an ant-plant network. *Arthropod-Plant Interact* 6:289–295
- Rico-Gray V, García-Franco JG, Palacios-Rios M, Díaz-Castelazo C, Parra-Tabla V, Navarro JA (1998) Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. *Biotropica* 30:190–200
- Rico-Gray V, Oliveira PS (2007) The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press, Chicago. 331 pp
- Rico-Gray V, Oliveira PS, Parra-Tabla V, Cuautle M, Díaz-Castelazo C (2008) Ant-plant interactions: their seasonal variation and effects on plant fitness. In: Martínez ML, Psuty N (eds) *Ecological studies*, 171: Coastal dunes, ecology and conservation, Springer-Verlag, Berlin, pp 221–239
- Rosumek FB, Silveira FAO, Neves FS, Barbosa NPU, Diniz L, Oki Y, Pezzini F, Fernandes GW, Cornelissen T (2009) Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* 160:537–549
- Ruffner GA, Clark WD (1986) Extrafloral nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): composition and its importance to ants. *Am J Bot* 73:185–189
- Schoereder JH, Sobrinho TG, Madureira MS, Ribas CR, Oliveira PS (2010) The arboreal ant community visiting extrafloral nectaries in the Neotropical cerrado savanna. *Terr Arthropod Rev* 3:3–27
- Sendoya SF, Freitas AVL, Oliveira PS (2009) Egg-laying butterflies distinguish predaceous ants by sight. *Amer Nat* 174:134–140
- Shenoy M, Radhika V, Satish S, Borges RM (2012) Composition of extrafloral nectar influences interactions between the myrmecophyte *Humboldtia brunonis* and its ant associates. *J Chem Ecol* 38:88–99
- Silva RR, Brandão CRF, Silvestre R (2004) Similarity between Cerrado localities in Central and Southeastern Brazil based on the dry season bait visitors ant fauna. *Stud Neotrop Fauna E* 39:191–199
- Thébault E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329:853–856
- Thompson JN (1994) The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago. 387 pp
- Thompson JN (2013) Relentless Evolution. University of Chicago Press, Chicago. 499 pp
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2007) Cooperation in the neotropical pseudoscorpion, *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888): feeding and dispersal behavior. *Insect Soc* 54:124–131
- Vasconcelos HL, Pacheco R, Silva RC, Vasconcelos PB, Lopes CT, Costa AN, Bruna EM (2009) Dynamics of the leaf-litter arthropod fauna following fire in a Neotropical woodland savanna. *PLoS ONE* 4:e7762
- Vilela AA, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K (2014) Conditional outcomes in ant-plant-herbivore interactions influenced by sequential flowering. *Flora (no prelo)*.

- Wagner D, Kay A (2002) Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. *Evol Ecol Res* 4:293–305
- Yamamoto M, Del-Claro K (2008) Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Camponotini) in the Brazilian tropical savanna. *Acta Ethol* 11:55–65
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York. 574 pp

CAPÍTULO II – Variação na abundância de plantas e diferenças na localização e nos morfotipos dos nectários extraflorais afetam a visitação de formigas em Cerrado

Resumo: A abundância das espécies tem sido considerada um dos melhores preditores da estrutura de redes mutualísticas. No Cerrado, plantas com nectários extraflorais (NEFs) são relativamente abundantes e se destacam por suas associações mutualísticas com formigas. Evidências indicam que, dependendo das características dos NEFs, determinadas espécies de plantas podem ser mais atrativas às formigas. Neste capítulo, os objetivos foram verificar se existem diferenças em termos de riqueza, abundância e composição da fauna de formigas visitantes, de acordo com a abundância das plantas, os morfotipos e a localização dos NEFs. Em uma área de Cerrado de Uberlândia/MG, ao longo de dez transectos (área total de 3.000 m²), 72 espécies de plantas, abrangendo 762 indivíduos (29% e 35% com NEFs, respectivamente), foram amostradas três vezes (dia, tarde e noite) em busca da presença de formigas, durante a estação chuvosa (outubro-janeiro) de 2010-2011. Efeitos significativos da interação entre presença de NEFs e abundância das plantas foram constatados na fauna de formigas associadas. Dentre as espécies de plantas com NEFs, aquelas muito abundantes foram mais visitadas que as pouco abundantes. O contrário foi observado nas espécies sem NEFs, que, de modo geral, foram menos visitadas que as espécies com NEFs. A localização dos NEFs afetou a riqueza, mas não a abundância de formigas, enquanto o morfotipo dos NEFs influenciou ambas. A composição da fauna de formigas visitantes variou apenas entre as espécies de plantas muito abundantes e de acordo com a localização dos NEFs. Este estudo é inédito ao mostrar (i) como a comunidade de formigas varia de acordo com a abundância das plantas e (ii) que plantas com NEFs simultaneamente em estruturas vegetativas e reprodutivas, ou com NEFs de morfotipo elevado, são mais atrativas a esses insetos.

Introdução

A estrutura de comunidades vegetais e animais é um produto de processos interativos múltiplos, incluindo “efeitos topo-base” *versus* “efeitos “base-topo” (Hunter e Price 1992), ou recrutamento estocástico após regimes de distúrbio *versus* competição e diferenciação de nicho (Tilman 1982; Hubbell et al. 1999). Estruturas não-aleatórias das comunidades em geral (McCann 2000) e de redes mutualísticas em particular (Okuyama e Holland 2008) possuem implicações para a persistência e estabilidade das espécies e comunidade como um todo (Díaz-Castelazo et al. 2013). Embora a compreensão sobre a estrutura de redes mutualísticas tenha aumentado consideravelmente, o conhecimento a respeito das correlações ou mecanismos potenciais que dão suporte à estrutura dessas redes ainda é limitado (Vázquez et al. 2009; Lange et al. 2013). Dentre os fatores que podem contribuir para a estrutura de comunidades ecológicas, encontra-se a abundância relativa das espécies que interagem em uma comunidade (Chamberlain et al. 2010).

A abundância das espécies tem sido mostrada como um fator moldador da estrutura de muitos tipos de redes ecológicas, e foi considerada um dos melhores preditores para a estrutura de redes mutualísticas (Chamberlain et al. 2010). Ou seja, espera-se que espécies abundantes interajam com mais espécies simplesmente devido à maior frequência de encontros. Nesse sentido, destacam-se as interações possibilitadas por meio do encontro de recursos alimentares previsíveis e renováveis pelas formigas na vegetação (Rico-Gray e Oliveira 2007 e referências).

O néctar extrafloral, uma mistura de açúcar, água e aminoácidos, é um dos diversos recursos encontrados nas plantas, sendo considerado previsível e renovável por ser produzido em glândulas, conhecidas como nectários extraflorais (NEFs), cuja atividade está relacionada à fenologia das plantas e concentrada em períodos de crescimento vegetativo (Oliveira e Freitas 2004; Marazzi et al. 2013b). Essas glândulas são estruturas morfológicamente muito diversas, que podem ter diferentes localizações nas plantas (Heil 2011; Marazzi et al. 2013a). No Brasil, são frequentes os registros de NEFs na flora de diversos biomas (Morellato e Oliveira 1991; Machado et al. 2008; Melo et al. 2010; Schoereder et al. 2010), e especialmente no Cerrado, onde a abundância e frequência de plantas com NEFs são relativamente altas (Oliveira e Leitão-Filho 1987; Oliveira e Freitas 2004; Machado et al. 2008).

Em função de seu alto valor nutritivo para as formigas (Byk e Del-Claro 2011), de sua previsibilidade e abundância relativa na vegetação, o néctar extrafloral assume

papel fundamental nos mutualismos de proteção das plantas pelas formigas (Carroll e Janzen 1973; Rico-Gray e Oliveira 2007; Bronstein 2009; Rosumek et al. 2009; Marazzi et al. 2013a). Vários estudos demonstraram que a atração de formigas representa um importante mecanismo de defesa de plantas que possuem NEFs (Del-Claro et al. 1996; Oliveira 1997; Oliveira et al. 1999), entretanto, outros falharam em detectar tal padrão (Rashbrook et al. 1992; Wagner 1997). Há muita variação nos resultados dessas interações, e a magnitude dos efeitos das formigas nas plantas com NEFs depende de uma série de fatores, dentre os quais estão a composição da fauna local de formigas (Horvitz e Schemske 1990) e sua abundância (Bentley 1976; Barton 1986). Além disso, a disponibilidade de outros recursos alimentares na vegetação pode afetar os padrões de forrageamento das formigas e influenciar a atratividade de plantas que oferecem néctar extrafloral no mesmo período (Rico-Gray 1993; Rico-Gray et al. 1998).

É comum que muitas espécies de plantas apresentem NEFs ativos simultaneamente (Oliveira e Freitas 2004; Schoereder et al. 2010; Marazzi et al. 2013b), o que proporciona oportunidade para as formigas exibirem preferências dentre as várias fontes de néctar em um dado território. Registros de determinadas espécies de plantas com NEFs sendo mais visitadas pelas formigas ou apresentando uma fauna de formigas mais rica (Blüthgen et al. 2004; Díaz-Castelazo et al. 2004) levou à sugestão de que diferenças nos atributos das plantas, como aspectos morfológicos e secretórios dos NEFs, poderiam explicar associações diferenciais com as formigas (Apple e Feener 2001; Díaz-Castelazo et al. 2005 – veja ANEXO). Há evidências de que certas características dessas glândulas são mais atrativas para as formigas e, por isso, a frequência desses insetos pode diferir entre as espécies de plantas com NEFs (Apple e Feener 2001; Baker-Meio e Marquis 2012). Isto poderia afetar taxas reprodutivas vegetais, fazendo com que determinadas espécies com NEFs sejam mais abundantes, por serem mais beneficiadas com os serviços de proteção pelas formigas (Schemske 1980; Marazzi et al. 2013b).

Estudos manipulativos que investigaram a importância dos NEFs como defesa biótica das plantas e identificaram a fauna de formigas associadas são comuns, especialmente no Cerrado (Rico-Gray e Oliveira 2007 e referências). Por outro lado, são escassas as análises comparativas abordando como a comunidade de formigas e seus padrões de visitação nas plantas são influenciados por características dos NEFs (Apple e Feener 2001; Baker-Meio e Marquis 2012; Nogueira et al. 2012). Outros aspectos das plantas, como sua abundância e tamanho, também foram pouco investigados e se

mostraram importantes para determinar a simetria nas relações entre plantas e formigas (Chamberlain et al. 2010).

No presente capítulo buscou-se determinar se, além da presença de NEFs, a variação na abundância das plantas, diferenças nos morfotipos dos NEFs e sua localização nas plantas são aspectos importantes para estruturar a comunidade de formigas em uma savana tropical, como é a vegetação do Cerrado. Os objetivos foram verificar se existem diferenças em termos de riqueza, abundância e composição da fauna de formigas visitantes, de acordo com a abundância das plantas, os morfotipos e a localização dos NEFs. Adicionalmente, foi investigado se o tamanho das plantas varia com base nesses três aspectos e pode explicar os padrões de visitação por formigas. Foram testadas as seguintes hipóteses: i) a abundância das espécies de plantas e (ii) a localização de seus NEFs influenciam a comunidade de formigas visitantes; iii) plantas com NEFs do tipo elevado são mais visitadas, porque a capacidade de atrair esses insetos varia dependendo do morfotipo dos NEFs.

Material e Métodos

Período de estudo

As atividades de campo referentes à coleta dos dados deste capítulo foram conduzidas de agosto de 2010 a abril de 2012, totalizando 76 dias e 486 horas de esforço amostral em campo.

Delineamento amostral e coleta de dados

A abundância das plantas no local foi amostrada de duas formas: I) contando-se plantas, com mais de 1 m de altura e distantes entre si 1 m, em oito transectos de 50 x 4 m, o que resultou em 1.235 indivíduos em 76 espécies (numa área de 1.600 m², com transectos separados entre si por no mínimo 50 m – veja Figuras 1 e 2; págs. 8 e 9); II) selecionando-se plantas para o registro da fauna de formigas visitantes. Para isto, foram definidos cinco transectos de 50 x 4 m, nos quais em cada um foram selecionadas entre 50 e 52 plantas, e cinco transectos de 100 x 4 m, nos quais em cada um foram selecionadas entre 100 e 104 plantas, o que totalizou 762 indivíduos em 72 espécies (numa área de 3.000 m², com transectos distantes entre si de no mínimo 50 m – veja Figuras 1 e 2; págs. 8 e 9).

Para verificar se existem diferenças em termos de riqueza, abundância e composição da fauna de formigas visitantes, dependendo da abundância relativa das plantas, foram definidas duas categorias: ‘espécies de plantas muito abundantes’ e ‘espécies de plantas pouco abundantes’. Para serem distribuídas entre as duas categorias, as espécies de plantas foram classificadas em ordem decrescente de abundância, separadamente, de acordo com a forma de amostragem e de acordo com a presença/ausência de NEFs; ou seja, foram obtidas quatro listas em ordem decrescente do número de plantas por espécie. As medianas das abundâncias totais de cada lista serviram de referência para orientar a definição dos limites entre as categorias – *para maiores detalhes, veja Tabela 5, pág. 58, nos Resultados*: a) espécies de plantas sem NEFs contendo 23 ou mais indivíduos, em quaisquer das duas amostragens, foram consideradas ‘muito abundantes’, enquanto as demais espécies, contendo menos que 23 indivíduos, foram consideradas ‘pouco abundantes’ (*amostragem I*: $687 \div 2 = 343,5$ – *ponto de corte* ≥ 24 / *amostragem II*: $496 \div 2 = 248$ – ***ponto de corte abundância ≥ 23***); b) espécies de

plantas com NEFs contendo 21 ou mais indivíduos, em quaisquer das duas amostragens, foram consideradas ‘muito abundantes’, enquanto as demais espécies, contendo menos que 21 indivíduos, foram consideradas ‘pouco abundantes’ (*amostragem I*: $548 \div 2 = 274$ – *ponto de corte* ≥ 78 / *amostragem II*: $266 \div 2 = 133$ – ***ponto de corte abundância ≥ 21***).

Para verificar se existem diferenças em termos de riqueza, abundância e composição da fauna de formigas visitantes de acordo com a localização dos NEFs e seus morfotipos, foram determinadas categorias que se basearam nas informações disponibilizadas por Machado e colaboradores (2008). As plantas foram distribuídas com base na localização dos NEFs entre as categorias (i) ‘nas folhas’, (ii) ‘no caule’ e (iii) ‘em estruturas vegetativas/reprodutivas’. Com base nos morfotipos dos NEFs, as plantas foram distribuídas entre (i) ‘tipo elevado’ e (ii) ‘outros tipos’ (e.g. plano, tricomas, côncavo, encravado).

Para investigações que incluíram o tamanho da planta, foi estimada a área de superfície total da planta. Para isso, as plantas selecionadas para o registro da fauna de formigas visitantes tiveram as seguintes variáveis mensuradas: perímetro do caule a 30 cm do solo, altura do caule não envolvido pela copa, altura da copa, diâmetro máximo e mínimo da copa (Figura 8). A partir dos valores dessas variáveis foram calculadas as áreas superficiais do caule não envolvido pela copa e da copa. Os valores dessas áreas foram somados para a obtenção da estimativa da área de superfície de uma planta. Reconhece-se que o cálculo feito desta forma é muito simples e não considera o grau de ramificação da planta, número e tamanho das folhas como fatores influenciadores da área disponível para atividade das formigas.

O registro da fauna de formigas visitantes ocorreu durante a estação chuvosa (outubro/2010 a janeiro/2011). Foram feitos censos nos períodos matutino, das 7h30 às 10h30, e vespertino, das 13h30 às 16h30, realizando-se observações diretas (um observador, amostragem curta). Em ambos os períodos, cada planta foi observada uma vez, em intervalo de tempo que variou de 3 a 5 minutos, dependendo do tamanho da planta. No período noturno, armadilhas aderentes, constituídas por folha de transparência contendo cera depilatória fria à base de mel (Depil Bella®) foram fixadas, com alfinetes niquelados (de nº 29) a 30 cm do solo circundando os caules, a partir das 17h00, sendo recolhidas antes das 7h00 do dia seguinte. Plantas com até 10 cm de perímetro do caule, medido a 30 cm do solo, receberam armadilhas de 10 x 7 cm (menor comprimento), enquanto as plantas com perímetro do caule entre 10 e 20 cm receberam armadilhas de 20 x 7 cm (maior comprimento), e para plantas com perímetro do caule maior que 20 cm

houve junções dessas armadilhas para adequação do comprimento. Ao todo foram utilizadas 490 armadilhas de 10 x 7 cm e 425 armadilhas de 20 x 7 cm.

As formigas foram coletadas manualmente, obtendo-se pelo menos um indivíduo de cada espécie observada por planta. Deixou-se de fazer a coleta de formigas à medida que as espécies foram se tornando repetidas nas observações. Todos os indivíduos coletados passaram por triagem, e no mínimo três de cada morfotipo foram montados em alfinete entomológico para a identificação das espécies. Os espécimes-testemunho das espécies de formigas foram depositados no Museu de Biodiversidade do Cerrado (MBC), após serem identificados das seguintes formas: (i) por comparação com espécimes identificados no *Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo* (MZUSP - coleção de Hymenoptera) e/ou (ii) com o auxílio de especialistas (Denise Lange; Renata P. Nascimento; Sebastian F. Sendoya). A maioria das plantas estudadas foi identificada em estado vegetativo no campo (com o auxílio de Pedro B. Vasconcelos). Exsicatas foram preparadas para indivíduos cuja identificação gerou dúvidas (estes foram identificados com o auxílio de Glein M. Araújo) e para aqueles em estado reprodutivo. Somente as exsicatas com flores ou frutos foram depositadas no *Herbarium Uberlandense* (HUFU).

Análises estatísticas

Para verificar se a riqueza e abundância de formigas e o tamanho das plantas diferem de acordo com a abundância das plantas (muito e pouco abundantes) e presença de NEFs (com e sem NEFs), foram realizadas Análises de Variância (ANOVA) para dois fatores. Para verificar se riqueza e abundância de formigas e o tamanho das plantas diferem de acordo com a localização (nas folhas, no caule e em estruturas reprodutivas/vegetativas) e com os morfotipos de NEFs (do tipo ‘elevado’ e ‘outros tipos’), foram realizadas Análises de Variância (ANOVA) para um fator. Análises de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (em Inglês, NMDS) foram efetuadas, por meio do Software Past, para averiguar se a composição da fauna de formigas visitantes difere de acordo com a abundância das plantas e presença de NEFs, localização e morfotipos de NEFs.

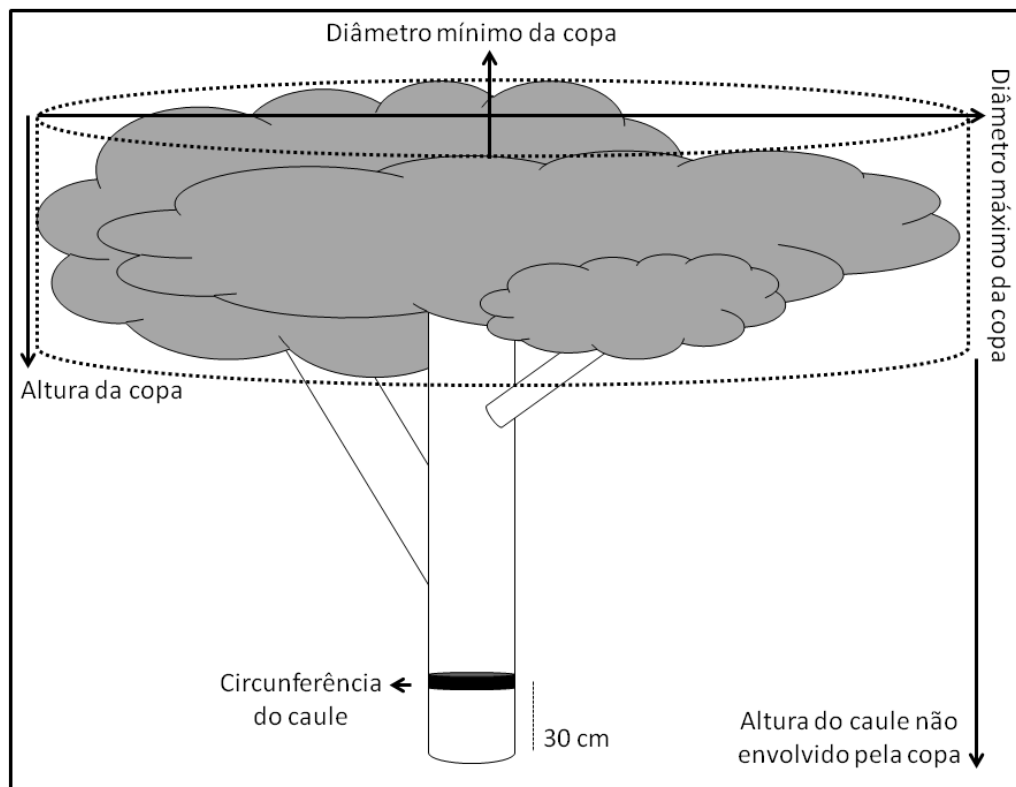


Figura 8 – Variáveis mensuradas para estimar o tamanho das plantas: perímetro do caule a 30 cm do solo, altura do caule não envolvido pela copa, altura da copa, diâmetro máximo e mínimo da copa.

Resultados

No total, foram amostradas 58 espécies de plantas sem NEFs e 22 espécies com NEFs, das quais 51 e 21, respectivamente, por terem sido representadas nas plantas selecionadas para o registro da fauna de formigas, foram consideradas nas análises de riqueza, abundância e composição da comunidade de formigas (Tabela 5). As plantas com NEFs representaram 25% das espécies (= 19) e 44% dos indivíduos (= 548), na primeira amostragem da abundância das plantas, e 29% das espécies (= 21) e 35% dos indivíduos (= 266), na segunda amostragem (plantas em que a fauna de formigas visitantes foi registrada). Foram consideradas ‘muito abundantes’ 22% das espécies sem NEFs (= 13) e 32% das espécies com NEFs (= 7). Em relação à localização dos NEFs, 73% das espécies (= 16) foram agrupadas na categoria ‘folhas’, 4% (= 1) na categoria ‘caule’ e 23% (= 5) na categoria ‘estruturas reprodutivas e vegetativas’. Em relação ao morfotipo dos NEFs, 64% das espécies (= 14) foram agrupadas na categoria ‘tipo elevado’ e 36% das espécies (= 8) na categoria ‘outros tipos’ (ver Tabela 5).

Constatou-se interação entre os efeitos da presença de NEFs e da abundância das plantas tanto na riqueza quanto na abundância de formigas visitantes (Tabela 6). De modo geral, as plantas com NEFs foram mais visitadas que as plantas sem NEFs (Figura 9). Dentre as espécies com NEFs, as plantas muito abundantes foram mais ricas em formigas que as pouco abundantes, mas dentre as espécies sem NEFs, as plantas pouco abundantes foram mais ricas em formigas que as muito abundantes (Figura 9). Por outro lado, a abundância de formigas foi maior somente nas espécies de plantas muito abundantes com NEFs. As espécies pouco abundantes sem NEFs foram mais visitadas que as espécies muito abundantes sem NEFs e que as pouco abundantes com NEFs (Figura 9). Também verificou-se que as espécies de plantas com NEFs e muito abundantes apresentaram os maiores tamanhos, mas as espécies pouco abundantes com NEFs foram menores que as espécies muito abundantes sem NEFs e tiveram tamanhos semelhantes aos das espécies pouco abundantes sem NEFs (Tabela 6, Figura 9).

A composição da fauna de formigas visitantes diferiu apenas entre as plantas muito abundantes (índice de Morisita, NMDS stress = 0,18; ANOSIM $p = 0,02$; Figura 10; Tabela 7): naquelas com NEFs se destacaram *Camponotus crassus* (32%), *Cephalotes pusillus* (30%), *Pseudomyrmex gracilis* (17%) e *Azteca* sp.1 (11%), enquanto naquelas sem NEFs se destacaram apenas *C. pusillus* (23%) e *C. crassus* (10%) – Tabela 8. Dentre as 30 espécies de formigas observadas nas plantas muito abundantes, sete estiveram

exclusivamente em plantas com NEF e quatro em plantas sem NEFs. Já dentre as 31 espécies de formigas encontradas nas plantas pouco abundantes, cinco foram exclusivamente em plantas com NEF e cinco em plantas sem NEFs (Tabela 8).

A localização dos NEFs afetou a riqueza ($F = 6,25$; $p < 0,01$), mas não a abundância ($F = 1,75$; $p = 0,17$) de formigas. Plantas com NEFs em estruturas reprodutivas e vegetativas apresentaram mais espécies de formigas do que plantas com NEFs apenas nas folhas (teste de Tukey, $p < 0,01$), e plantas com NEFs no caule apresentaram riqueza intermediária (Figura 11). Não foi constatada diferença nos tamanhos das plantas de acordo com a localização dos NEFs ($F = 0,03$; $p = 0,97$ – Figura 11). A composição da fauna de formigas observadas nas plantas com NEFs nos caules diferiu da composição encontrada nas plantas com NEFs localizados tanto em estruturas reprodutivas/vegetativas quanto em folhas (Figura 12). Nas plantas com NEFs localizados nos caules se destacaram *C. crassus* (38%), *C. pusillus* (24%), *Ectatomma tuberculatum* (14%), *P. gracilis* (14%), *Brachymyrmex* sp.2 (10%) e *Camponotus renggeri* (10%). Já nas demais se destacaram *C. crassus* (43% em ‘Rep/Veg’, 27% em ‘folhas’), *C. pusillus* (38% em ‘Rep/Veg’, 24% em ‘folhas’), *P. gracilis* (24% em ‘Rep/Veg’, 10% em ‘folhas’), *Azteca* sp.1 (12% em ‘Rep/Veg’) e *Pseudomyrmex* sp.1 (10% em ‘folhas’) – Tabela 8. Dentre as 32 espécies de formigas observadas nas plantas com NEFs, nove estiveram exclusivamente em plantas com NEFs nas folhas e quatro em plantas com NEFs nas estruturas reprodutivas/vegetativas; oito espécies de formigas foram comuns a dois grupos e onze comuns aos três grupos (Tabela 8).

O morfotipo dos NEFs influenciou tanto a riqueza ($F = 4,19$; $p = 0,04$) quanto a abundância ($F = 5,67$; $p = 0,02$) de formigas nas plantas. Plantas com NEFs do tipo elevado apresentaram mais formigas que plantas com NEFs de outros tipos (Figura 13). Não foi constatada diferença nos tamanhos das plantas de acordo com o morfotipo dos NEFs ($F = 1,35$; $p = 0,24$ – Figura 13). A composição da fauna de formigas visitantes não diferiu entre plantas com morfotipos diferentes de NEFs (índice de Morisita, NMDS stress = 0,18; ANOSIM $p = 0,67$; Figura 14).

Tabela 5 – Lista de espécies de plantas amostradas (Am) e analisadas (An) em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Foram apresentadas as estimativas da área média (\pm desvio-padrão) de superfície total para cada espécie de planta analisada. A abundância média (\pm desvio-padrão) de formigas por planta foi obtida durante a estação chuvosa (outubro-janeiro). As categorias de localização dos NEFs foram indicadas por: “¹” nas folhas, “²” no caule, “³” em estruturas reprodutivas e vegetativas. As categorias de morfotipos de NEFs foram indicadas por: “El” para ‘elevado’ e “O” para ‘outros morfotipos’.

Categorias	Nº de plantas (Am)	Nº de plantas (An)	Área de superfície (m ²)	Abundância de formigas por planta
ESPÉCIES SEM NEF				média \pm dp
Muito abundantes				
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	18	27	10,0 \pm 6,6	0,6 \pm 2,5
<i>Byrsonima basiloba</i> A.Juss.	29	41	17,2 \pm 10,3	1,7 \pm 9,5
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.	32	30	5,5 \pm 2,8	0,3 \pm 0,7
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	44	21	6,7 \pm 4,8	0,3 \pm 0,8
<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	32	23	5,1 \pm 5,0	0,2 \pm 0,6
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	13	33	6,1 \pm 3,7	0,3 \pm 0,8
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart.ex Schmidt) Lundell	19	29	7,4 \pm 3,8	2,2 \pm 7,2
<i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel	24	6	4,0 \pm 1,8	0,2 \pm 0,4
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	48	3	4,4 \pm 0,3	0,2 \pm 0,4
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	50	0		
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	28	13	11,2 \pm 7,8	0,7 \pm 1,9
<i>Roupala montana</i> (Aubl.)	70	30	9,4 \pm 3,9	0,3 \pm 1,4
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	22	36	7,5 \pm 3,6	1,0 \pm 3,1
subtotal	429	292		
Pouco abundantes				
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	15	0		
<i>Andira paniculata</i> Benth.	1	1	4,2	0
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	3	2	4,6 \pm 4,1	0,2 \pm 0,4
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	12	1	6,9	0
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	5	3	4,4 \pm 3,2	0,8 \pm 2,3
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	3	3	7,6 \pm 2,5	0,9 \pm 2,0
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	9	7	5,2 \pm 3,5	0,2 \pm 0,4
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	12	11	6,9 \pm 4,4	1,2 \pm 2,2
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	15	8	6,4 \pm 3,5	0,4 \pm 0,9
<i>Cassia</i> (Senna) sp. L.	1	0		
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	20	15	2,9 \pm 1,0	0,1 \pm 0,4
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth	5	7	7,8 \pm 6,2	6,8 \pm 21,7
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	5	8	6,4 \pm 2,4	0,1 \pm 0,3
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	6	0		
<i>Diospyros burchellii</i> Hiern	2	17	3,5 \pm 1,5	2,4 \pm 4,8
<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	2	0		
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	17	7	5,9 \pm 2,8	0,3 \pm 0,7
<i>Eugenia aurata</i> O.Berg	0	1	2,8	0
<i>Eugenia calycina</i> Cambess.	3	4	1,9 \pm 1,0	0,1 \pm 0,3
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	5	8	5,9 \pm 3,2	4,9 \pm 20,3
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	1	2	14,4 \pm 2,7	0,5 \pm 0,5
<i>Hortia brasiliana</i> Vand. ex DC.	10	2	20,8 \pm 7,5	2,0 \pm 2,2
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	2	1	8,6	16,7 \pm 28,9
<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	1	1	1,9	0

...continua...

Tabela 5, Cont.

<i>Machaerium opacum</i> Vogel	3	4	4,7 ± 2,6	0,3 ± 0,8	
<i>Miconia fallax</i> DC.	5	0			
<i>Miconia ferruginata</i> DC.	1	1	11,3	0	
<i>Miconia leucocarpa</i> DC.	3	3	11,9 ± 4,3	0	
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	1	1	4,5	0	
<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	13	5	20,1 ± 7,8	7,5 ± 26,0	
<i>Myrcia</i> sp. DC.	1	1	2,6	5,0 ± 8,7	
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	3	6	4,5 ± 1,9	7,5 ± 24,8	
<i>Myrcia variabilis</i> DC.	5	8	3,7 ± 1,7	0,2 ± 0,6	
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	7	4	4,0 ± 2,9	8,5 ± 20,0	
<i>Neea theifera</i> Oerst.	10	21	4,5 ± 2,4	0,1 ± 0,4	
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	2	7	12,5 ± 9,0	0,3 ± 0,5	
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	1	3	6,7 ± 1,9	0,3 ± 0,7	
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	15	14	8,0 ± 3,3	0,7 ± 1,8	
<i>Psidium</i> spp. L.	1	2	5,7 ± 4,7	0	
<i>Schefflera (Didymopanax) macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin	13	0			
<i>Symplocos rhamnifolia</i> A.DC.	1	1	27,2	5,3 ± 8,4	
<i>Tachigali aurea</i> Tul.	2	1	19,9	0	
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	1	1	10,3	0,3 ± 0,6	
<i>Vochysia cinnamomea</i> Pohl	11	8	6,4 ± 3,1	0,2 ± 0,6	
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	4	4	14,6 ± 7,9	4,1 ± 10,7	
subtotal	258	204			
TOTAL SEM NEF	687	496			
ESPÉCIES COM NEF	Localização dos NEF				
Muito abundantes					
<i>Caryocar brasiliensis</i> Cambess. ^{3 Ei}	gema apical, cálice	40	23	11,1 ± 8,4	5,3 ± 14,8
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St.-Hil.) Baill. ^{1 O}	estípulas	100	27	8,0 ± 3,2	2,3 ± 6,1
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl. ^{1 O}	estípulas	78	26	13,4 ± 6,2	0,6 ± 2,4
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth. ^{2 Ei}	caule	38	21	8,9 ± 3,8	4,3 ± 18,1
<i>Pterodon pubescens</i> (Benth.) Benth. ^{1 Ei}	raque	44	16	16,0 ± 11,7	10,6 ± 29,3
<i>Qualea grandiflora</i> Mart. ^{3 Ei}	caule, pecíolo, pedúnculo	30	7	7,8 ± 3,0	1,9 ± 3,9
<i>Qualea multiflora</i> Mart. ^{3 Ei}	caule, pecíolo, pedúnculo	113	38	8,3 ± 4,7	3,5 ± 11,8
subtotal		443	158		
Pouco abundantes					
<i>Bahuinia rufa</i> (Bong.) Steud. ^{1 O}	estípulas, pecíolo	5	10	2,8 ± 1,2	0,6 ± 0,9
<i>Banisteriopsis laevifolia</i> (A.Juss.) B.Gates ^{1 Ei}	folha	19	14	4,0 ± 1,8	0,3 ± 0,8
<i>Banisteriopsis malifolia</i> (Nees & Mart.) B.Gates ^{1 Ei}	folha	10	6	6,1 ± 2,9	0,6 ± 1,6
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. ^{1 O}	folha	13	8	12,7 ± 5,9	0,3 ± 0,9
<i>Enterolobium gummiferum</i> (Mart.) J.F.Macbr. ^{1 Ei}	raque	4	0		
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns ^{1 O}	folha, pecíolo	9	15	9,6 ± 4,8	1,9 ± 3,8
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos ^{1 O}	folha	2	1	2,4	0,7 ± 1,1
<i>Heteropterys pteropetala</i> A.Juss. ^{1 Ei}	folha	13	5	8,6 ± 4,8	1,9 ± 4,6
<i>Hymenaea stignocarpa</i> Mart. Ex Hayne ^{1 O}	folha	1	6	6,9 ± 4,7	1,0 ± 1,9
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil. ^{1 Ei}	folha	0	1	11,4	0,3 ± 0,6

...continua...

Tabela 5, Cont.

<i>Licania humilis</i> Cham. & Schltdl. ^{1 O}	folha	5	13	9,7 ± 9,7	1,2 ± 3,0
<i>Qualea parviflora</i> Mart. ^{3 EI}	caule, pecíolo, pedúnculo	15	6	6,6 ± 4,4	2,0 ± 3,3
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville ^{1 EI}	raque	0	8	5,3 ± 2,4	0,2 ± 0,4
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart. ^{1 EI}	raque	9	13	5,5 ± 2,3	1,1 ± 4,8
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum. ^{3 EI}	folha, cálice	0	2	3,4 ± 4,2	1,3 ± 1,0
subtotal		105	108		
TOTAL COM NEF		548	266		

Fontes: Schoereder et al. (2010); para detalhes sobre a morfologia dos NEFs, ver Machado et al. (2008).

Tabela 6 – Resultados de ANOVA para dois fatores mostrando, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil, os efeitos de nectários extraflorais (NEFs) e da abundância de plantas na riqueza e abundância de formigas e no tamanho das plantas. A riqueza e abundância de formigas foram obtidas durante a estação chuvosa. N = 762 plantas (496 sem NEFs e 266 com NEFs). Considerou-se como significativo quando $P < 0,05$.

Variáveis	F	P
Riqueza de formigas		
NEFs (com e sem)	37,69	$< 0,001$
Abundância de plantas (muito e pouco)	0,21	$> 0,05$
NEFs x Abundância de plantas	9,20	$< 0,01$
Abundância de formigas		
NEFs (com e sem)	7,09	$< 0,01$
Abundância de plantas (muito e pouco)	4,87	$< 0,05$
NEFs x Abundância de plantas	17,30	$< 0,001$
Tamanho das plantas		
NEFs (com e sem)	7,00	$< 0,01$
Abundância de plantas (muito e pouco)	27,90	$< 0,001$
NEFs x Abundância de plantas	3,62	$< 0,05$

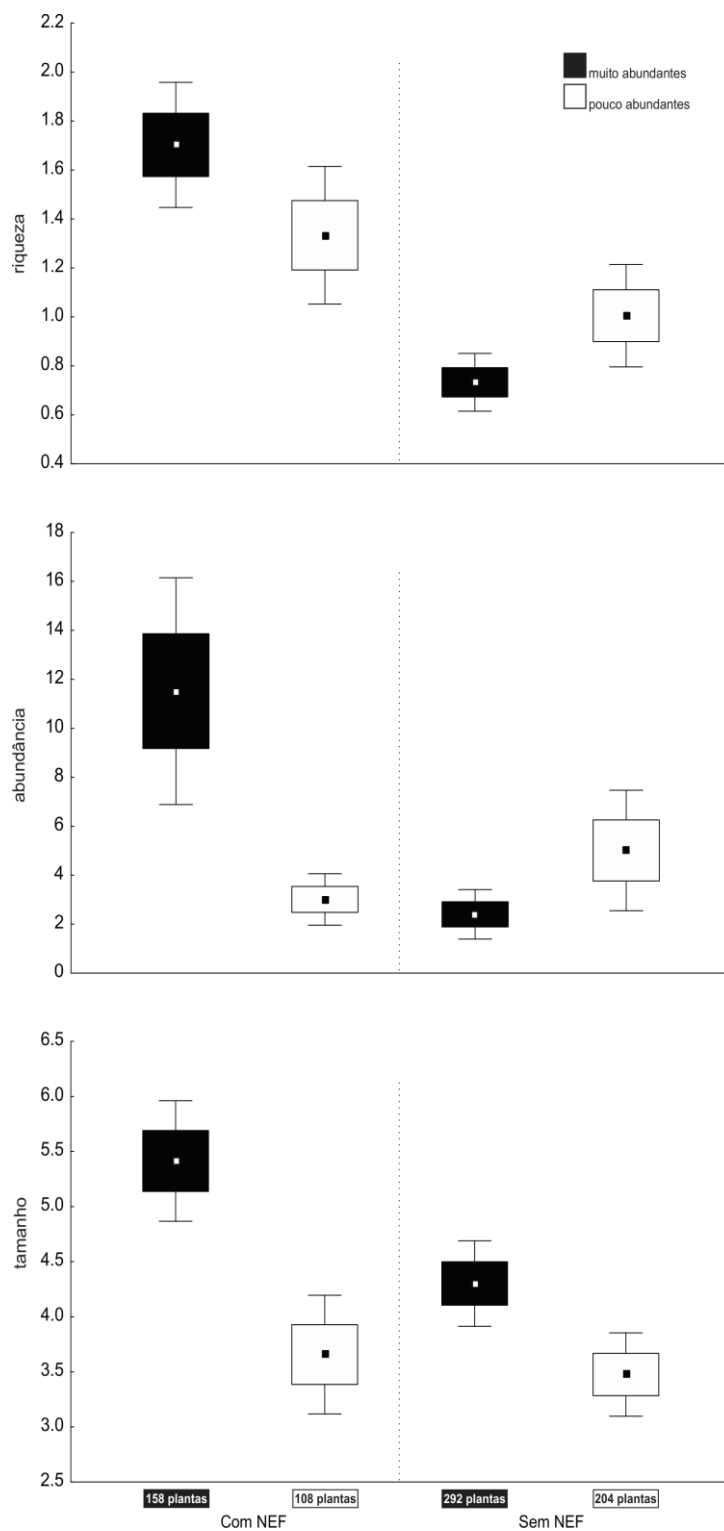


Figura 9 – Riqueza e abundância de formigas e tamanhos de plantas com e sem NEFs, divididas em muito (colunas pretas) e pouco abundantes (colunas brancas), em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: os valores representam, exceto para tamanho, a soma dos registros para cada variável no período da manhã, tarde e noite, durante a estação chuvosa.

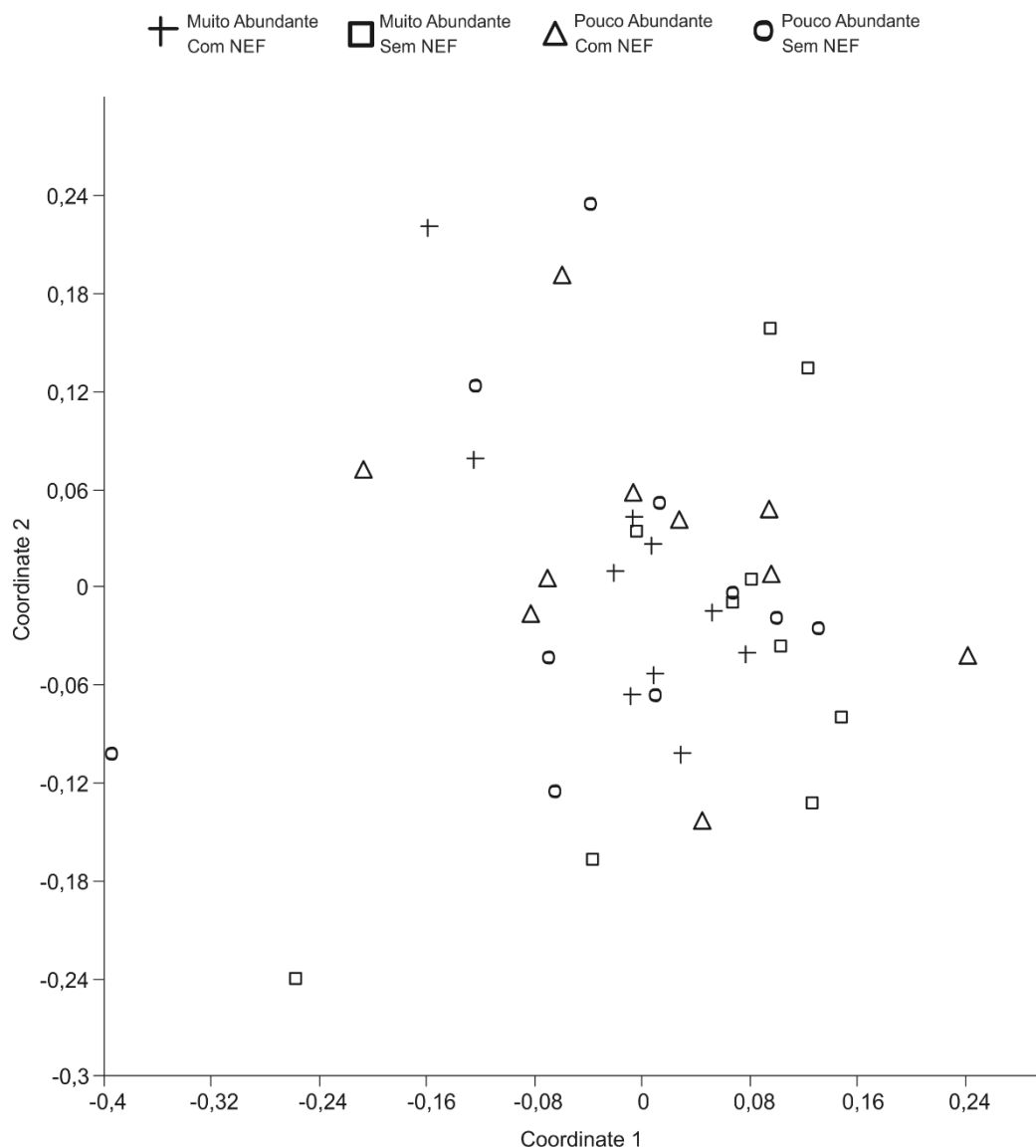


Figura 10 – Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) obtido da composição de espécies de formigas amostradas em plantas muito abundantes e com NEFs (cruzes), muito abundantes e sem NEFs (quadrados), pouco abundantes e com NEFs (triângulos), e pouco abundantes e sem NEFs (círculos), localizadas em 10 transectos, durante a estação chuvosa, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. A composição da fauna diferiu ($p < 0,05$) apenas entre as espécies muito abundantes (cruzes e quadrados).

Tabela 7 – Matrizes de comparação dos resultados (valores de P) de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) obtido da composição de espécies de formigas amostradas em: i) plantas muito abundantes e com NEFs, muito abundantes e sem NEFs, pouco abundantes e com NEFs, pouco abundantes e sem NEFs; e ii) plantas com NEFs localizados nas folhas, no caule e em estruturas reprodutivas/vegetativas. Considerou-se como significativo quando $P < 0,05$.

Matriz de comparação		Muito abundantes		Pouco abundantes			Folha	Caule	Rep/Veg
		Com NEF	Sem NEF	Com NEF	Sem NEF				
Muito abundantes	Com NEF	-	0,02	0,18	0,47	Folha	-	0,00	0,40
	Sem NEF	0,02	-	0,22	0,48	Caule	0,00	-	0,00
Pouco abundantes	Com NEF	0,18	0,22	-	0,93	Rep/Veg	0,40	0,00	-
	Sem NEF	0,47	0,48	0,93	-				

Tabela 8 – Lista das espécies de formigas observadas nas plantas estudadas em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Os valores fora dos parênteses representam a porcentagem do número de plantas em que a espécie foi observada. Os valores dentro dos parênteses representam a média de formigas por planta quando a espécie foi observada pelo menos duas vezes. Os valores após a barra representam a abundância de formigas quando a espécie foi observada apenas uma vez. N = 158 plantas muito abundantes e com NEF; N = 292 plantas muito abundantes e sem NEF; N = 108 plantas pouco abundantes e com NEF; N = 204 plantas pouco abundantes e sem NEF; N = 169 plantas com NEFs localizados nas folhas; N = 21 plantas com NEFs localizados no caule; N = 76 plantas com NEFs localizados em estruturas reprodutivas e vegetativas (Rep/Veg); N = 160 plantas com NEFs do tipo elevado; N = 106 plantas com outros tipos de NEFs.

Subfamília Espécie	Muito abundantes		Pouco abundantes		Folha	Caule	Rep/Veg	NEF do tipo elevado	Outros tipos de NEF
Dolichoderinae	Com NEF	Sem NEF	Com NEF	Sem NEF					
<i>Azteca</i> sp.1	0,11 (33,8)	0,03 (20,5)	0,01 / 3,0	0,03 (50,4)	0,05 (37,9)	0,05 / 100,0	0,12 (24,4)	0,09 (39,1)	0,04 (7,5)
<i>Azteca</i> sp.2	0,01 / 1,0	0 / 7,0	0,01 (1,0)	0,01 (5,0)	0,01 / 1,0	0	0,01 (1,0)	0,01 (1,0)	0,01 / 1,0
<i>Dolichoderus laminatus</i> cf. Emery, 1894	0	0 / 1,0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dolichoderus lutosus</i> (Smith, 1858)	0	0	0,01 / 1,0	0 / 1,0	0,01 / 1,0	0	0	0	0,01 / 1,0
<i>Dorymyrmex</i> sp.	0	0	0,01 / 2,0	0	0,01 / 2,0	0	0	0	0 / 2,0
Ectatomminae									
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	0,05 (1,0)	0	0,03 (1,0)	0,04 (1,1)	0,02 (1,0)	0,14 (1,0)	0,05 (1,0)	0,06 (1,0)	0,02 (1,0)
Formicinae									
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	0,03 (1,7)	0 (1,5)	0,02 (8,0)	0,02 (5,7)	0,02 (4,7)	0,05 / 3,0	0,01 / 1,0	0,02 (6,3)	0,03 (1,3)
<i>Brachymyrmex</i> sp.2	0,02 (35,3)	0 / 2,0	0,02 (5,5)	0,01 (8,0)	0,01 (1,0)	0,10 (52,5)	0,01 / 10,0	0,02 (38,3)	0,01 (1,0)
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith, 1858)	0,02 (1,0)	0,01 (1,5)	0,03 (1,0)	0,02 (1,7)	0,02 (1,0)	0	0,03 / 1,0	0,03 (1,0)	0,02 (1,0)

...continua...

Tabela 8, Cont.

<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	0,32 (2,2)	0,10 (2,2)	0,33 (1,7)	0,20 (2,2)	0,27 (1,5)	0,38 (3,0)	0,43 (2,4)	0,34 (2,3)	0,25 (1,6)
<i>Camponotus lespesii</i> Forel, 1886	0,02 (1,0)	0 / 1,0	0,01 / 1,0	0	0,01 (1,0)	0	0,03 (1,0)	0,01 (1,0)	0,02 (1,0)
<i>Camponotus pallens</i> cf. (Le Guillou, 1842)	0,03 (1,8)	0,03 (1,2)	0,04 (1,0)	0,04 (1,2)	0,05 (1,4)	0	0	0,01 / 1,0	0,08 (1,5)
<i>Camponotus renggeri</i> Emery, 1894	0,03 (1,0)	0,04 (1,1)	0,02 (1,0)	0,02 (1,7)	0,02 (1,0)	0,10 (1,0)	0,03 (1,0)	0,04 (1,0)	0,01 / 1,0
<i>Camponotus</i> sp.1	0,01 (1,0)	0,01 (2,0)	0	0 / 1,0	0	0,05 / 1,0	0,01 / 1,0	0,01 (1,0)	0
<i>Camponotus</i> sp.2	0,01 / 1,0	0	0,01 / 2,0	0	0,01 / 2,0	0	0,01 / 1,0	0,01 / 1,0	0,01 / 2,0
<i>Camponotus</i> sp.3	0,03 (1,0)	0,01 (1,0)	0,03 (1,3)	0,02 (1,0)	0,03 (1,2)	0,05 / 1,0	0,01 / 1,0	0,03 (1,0)	0,03 (1,3)
<i>Camponotus</i> sp.4	0,01 (1,0)	0,02 (1,0)	0,03 (2,7)	0 / 1,0	0,01 (3,5)	0,05 / 1,0	0,03 (1,0)	0,03 (1,2)	0,01 / 5,0
<i>Camponotus</i> sp.5	0	0	0,01 / 3,0	0	0,01 / 3,0	0	0	0	0,01 / 3,0
<i>Camponotus</i> sp.6	0,01 / 3,0	0	0	0	0,01 / 3,0	0	0	0,01 / 3,0	0
<i>Camponotus</i> sp.7	0	0	0,01 / 1,0	0	0,01 / 1,0	0	0	0,01 / 1,0	0
Myrmicinae									
<i>Cephalotes bruchi</i> (Forel, 1912)	0,01 / 3,0	0	0	0	0	0	0,01 / 3,0	0,01 / 3,0	0
<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	0,30 (4,2)	0,23 (2,2)	0,25 (2,5)	0,19 (2,3)	0,24 (4,3)	0,24 (2,3)	0,38 (2,9)	0,31 (2,7)	0,21 (5,5)
<i>Crematogaster brasiliensis</i> Mayr, 1878	0	0	0	0 / 1,0	0	0	0	0	0
<i>Crematogaster</i> sp.1	0	0,02 (17,3)	0,02 (9,5)	0,02 (23,7)	0,01 (9,5)	0	0	0	0,02 (9,5)

...continua...

Tabela 8, Cont.

<i>Crematogaster</i> sp.2	0,01 (21,2)	0	0	0	0	0	0,03 (21,2)	0,01 (21,2)	0
<i>Crematogaster</i> sp.3	0,04 (3,6)	0,02 (4,2)	0,01 / 30,0	0 / 40,0	0,02 (8,5)	0	0,04 (5,2)	0,03 (8,7)	0,02 (1,5)
<i>Nesomyrmex spininodis</i> (Mayr, 1887)	0	0,01 (9,0)	0	0,01 (1,8)	0	0	0	0	0
<i>Pheidole oxyops</i> cf. Forel, 1908	0,01 (1,0)	0 / 1,0	0,01 / 1,0	0,01 (3,2)	0	0	0,04 (1,0)	0,02 (1,0)	0
<i>Solenopsis</i> sp.1	0,01 (32,5)	0	0	0	0	0	0,01 (32,5)	0,01 (32,5)	0
<i>Solenopsis</i> sp.2	0,01 / 20,0	0	0	0 (1,0)	0,01 / 20,0	0	0	0	0,01 / 20,0
Ponerinae									
<i>Pachycondyla villosa</i> (Fabricius, 1804)	0,03 (1,2)	0 (1,0)	0,02 (1,0)	0,01 (1,0)	0,04 (1,2)	0	0,01 / 1,0	0,02 (1,3)	0,04 (1,0)
Pseudomyrmecinae									
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	0,17 (1,0)	0,06 (1,2)	0,10 (1,2)	0,06 (1,0)	0,10 (1,1)	0,14 (1,0)	0,24 (1,0)	0,18 (1,0)	0,08 (1,2)
<i>Pseudomyrmex unicolor</i> (Smith, 1855)	0	0	0	0,01 (1,0)	0	0	0	0	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	0,07 (1,1)	0,04 (1,1)	0,09 (1,9)	0,07 (1,1)	0,10 (1,6)	0	0,05 (1,0)	0,08 (1,1)	0,08 (2,0)
<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	0	0 / 1,0	0,01 / 1,0	0 / 2,0	0,01 / 1,0	0	0	0	0,01 / 1,0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.3	0,05 (2,7)	0 / 3,0	0,01 / 1,0	0,01 (1,0)	0,03 (1,7)	0,05 / 2,0	0,04 (4,0)	0,04 (2,7)	0,03 (2,0)

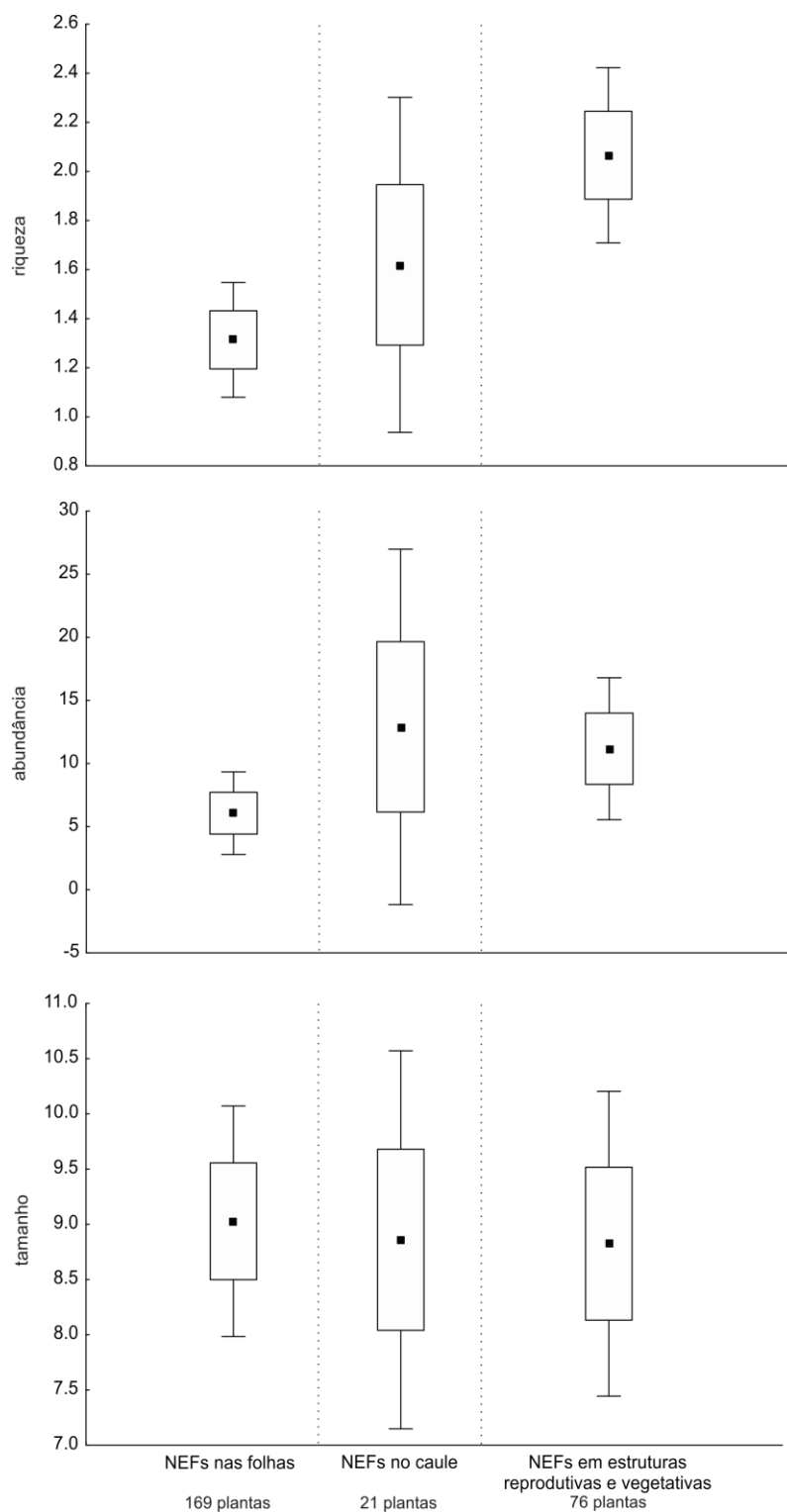


Figura 11 – Riqueza e abundância de formigas e tamanho de plantas com NEFs localizados nas folhas, no caule e em estruturas reprodutivas/vegetativas, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: os valores representam, exceto para tamanho, a soma dos registros para cada variável no período da manhã, tarde e noite, durante a estação chuvosa.

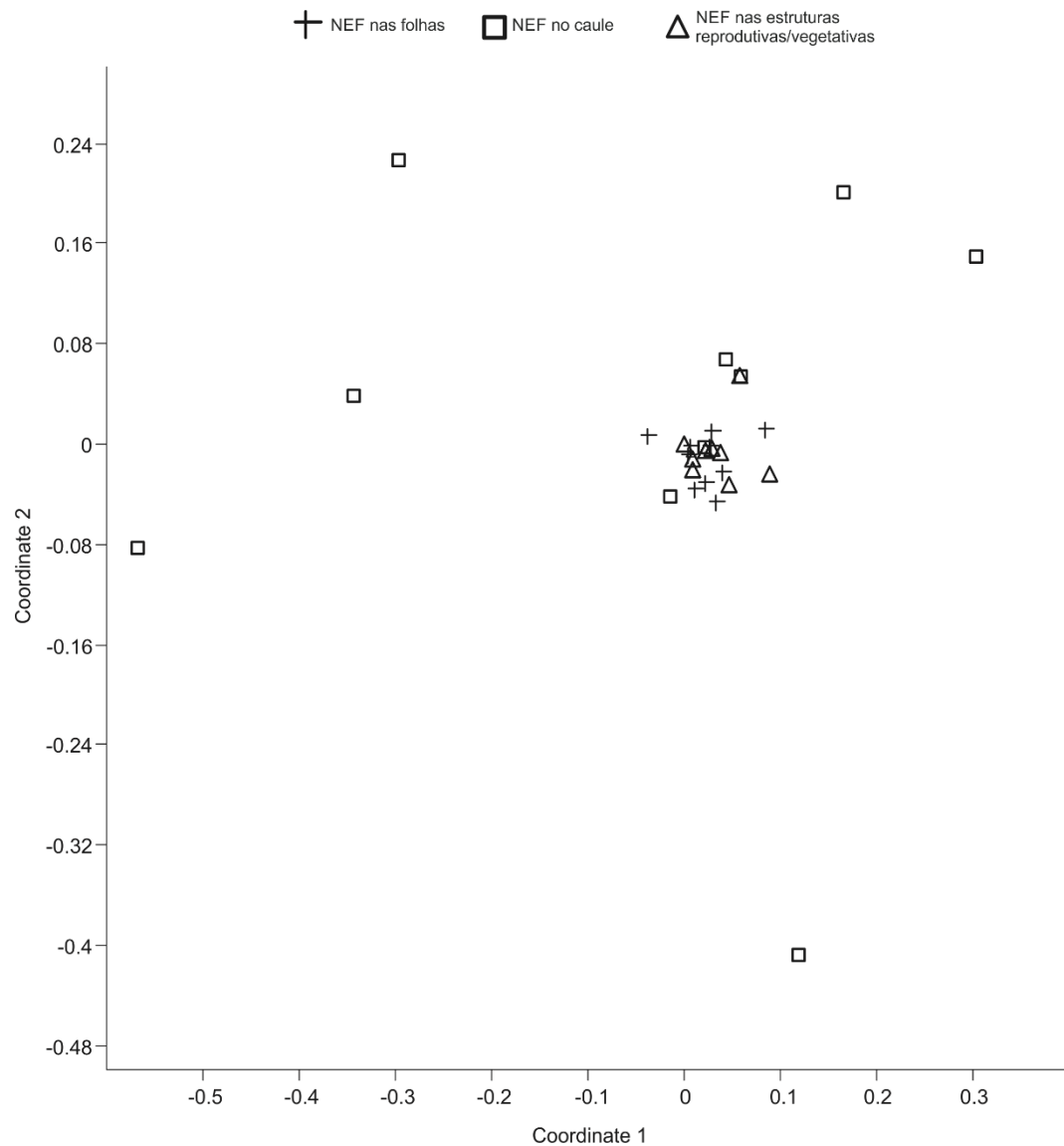


Figura 12 – Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) obtido da composição de espécies de formigas amostradas em plantas com NEFs localizados nas folhas (cruzes), no caule (quadrados) e em estruturas reprodutivas/vegetativas (triângulos), localizadas em 10 transectos, durante a estação chuvosa, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. A composição da fauna amostrada nas plantas com NEFs no caule (quadrados) foi diferente ($p < 0,05$) da amostrada nos demais grupos de plantas (cruzes e triângulos).

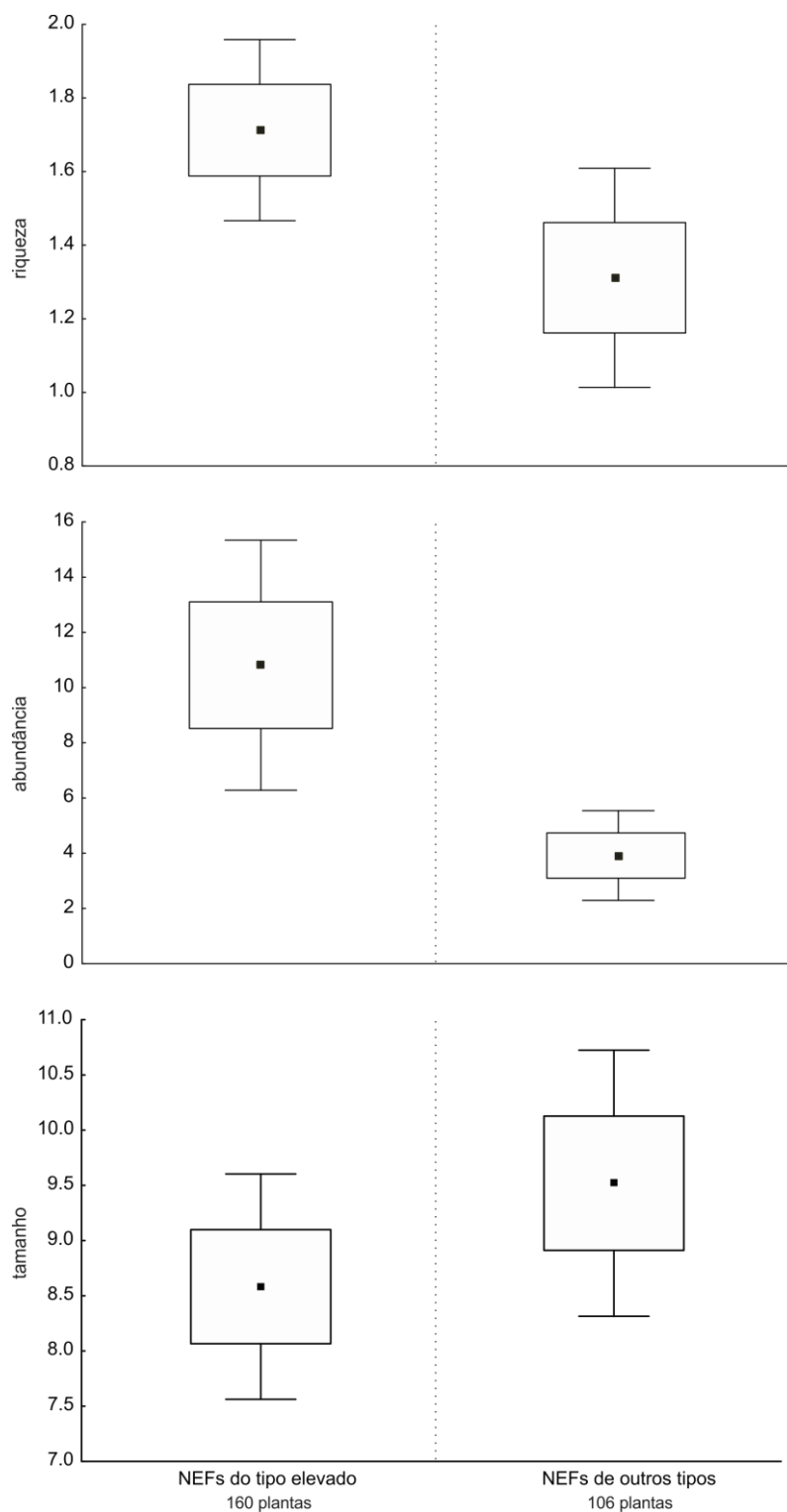


Figura 13 – Riqueza e abundância de formigas e tamanho de plantas com NEFs do tipo elevado e de outros tipos, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: os valores representam, exceto para tamanho, a soma dos registros para cada variável no período da manhã, tarde e noite, durante a estação chuvosa.

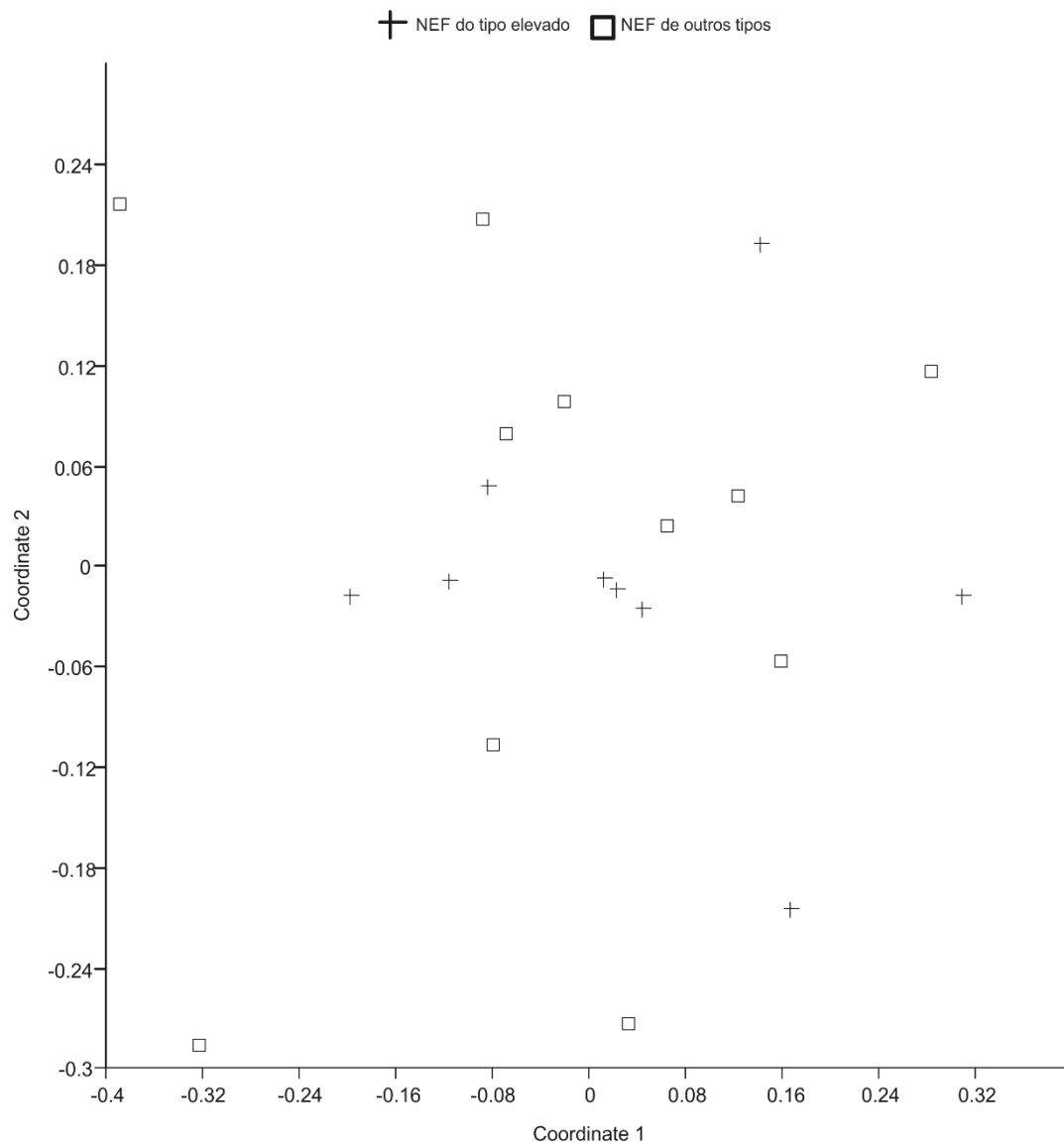


Figura 14 – Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) obtido da composição de espécies de formigas amostradas em plantas com NEFs do tipo elevado (cruzes) e de outros tipos (quadrados), localizadas em 10 transectos, durante a estação chuvosa, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. A composição da fauna não diferiu ($p > 0,05$) entre os dois grupos de plantas.

Discussão

Abundância das plantas, seus tamanhos e a presença de NEFs afetam a comunidade de formigas visitantes

Embora seja mais provável que as espécies mais abundantes tenham maior número de interações que as espécies menos abundantes (Vázquez et al. 2007), este estudo mostrou que o contrário pode acontecer nas interações entre plantas e formigas. Como os custos de forrageamento para esses insetos provavelmente aumentam quanto maior o tamanho da planta (Chamberlain et al. 2010), a ausência de néctar extrafloral em plantas de tamanhos grandes deve explicar porque essas espécies foram pouco frequentadas, mesmo sendo muito abundantes. Por outro lado, é compreensível que as espécies muito abundantes ofertando néctar extrafloral, apesar de maiores, apresentem maior riqueza e abundância de formigas visitantes. Para esses insetos, forragear em plantas de tamanhos grandes contendo NEFs pode ser muito vantajoso, uma vez que encontram quantidade de recursos num mesmo lugar (Chamberlain et al. 2010). Nesse sentido, plantas pequenas seriam menos atraentes, o que explicaria porque plantas sem NEFs, ou mesmo plantas pouco abundantes com NEFs, foram menos abundantes em formigas. Ao demonstrarem a importância dos NEFs como defesa biótica vegetal, muitos estudos descreveram a comunidade de formigas associadas (Rico-Gray e Oliveira 2007; Byk e Del-Claro 2010; Nascimento e Del-Claro 2010; Nahas et al. 2012), mas nenhum mostrou como esta varia de acordo com a abundância das plantas, algo que foi apresentado ineditamente no presente estudo. Em suma, mostrou-se que plantas compartilhando o mesmo habitat e acessíveis aos mesmos membros da comunidade de formigas podem ser visitadas diferentemente por esses insetos, resultado este também verificado em outros estudos (Apple e Feener 2001; Baker-Meio e Marquis 2012).

O tamanho das plantas pode ser influenciado pela visitação por formigas

Considerando a existência de uma relação positiva entre a quantidade de formigas atraídas e a efetividade de defesa vegetal contra herbívoros (Heil et al. 2001), é possível que uma maior presença de formigas nas plantas com NEFs possa ter contribuído para estas alcançarem maiores tamanhos. Um estudo registrou que plantas com NEFs impedidas de serem visitadas por formigas cresceram menos em altura que as plantas com

acesso livre às formigas (De La Fuente e Marquis 1999). Outro estudo comparou o crescimento de duas espécies de *Vicia* (Leguminosae) e registrou que a espécie possuidora de NEFs cresceu mais rapidamente, atribuindo essa *performance* à visitação por formigas (Katayama e Suzuki 2011). Adicionalmente, a explicação para maiores tamanhos de plantas com NEFs pode encontrar respaldo na “hipótese de nutrição” (*sensu* Wagner 1997). Atraídas pelo néctar extrafloral, as formigas nidificariam próximo aos tecidos vegetais de absorção das plantas com NEFs, e com isso seu acesso aos nutrientes minerais no solo torna-se maior (Wagner e Kay 2002; Wagner e Nicklen 2010; e referências), favorecendo o crescimento vegetal.

Muitos estudos demonstraram que os herbívoros podem provocar efeitos deletérios no crescimento, na reprodução e sobrevivência das plantas, influenciando a composição de espécies da comunidade vegetal (Maron e Crone 2006 e referências). Mas se a oferta de néctar extrafloral, por meio da atração de formigas protetoras, garante menores níveis de herbivoria e/ou aumento no número de flores e frutos (Rico-Gray e Oliveira 2007; Nahas et al. 2012), então, a presença de NEFs nas plantas também pode contribuir na determinação da estrutura e composição da vegetação (Muehleisen 2013). Considerando que o benefício dos NEFs para as plantas aumenta à medida que a proteção recebida pelas formigas é maior, em termos de quantidade e qualidade (e.g. Ness et al. 2006), é provável que essas interações estejam sendo mais benéficas para as espécies com NEFs que foram consideradas muito abundantes e apresentaram maiores tamanhos. Neste estudo, as espécies com NEFs consideradas muito abundantes, em ordem decrescente de tamanho, foram *Pterodon pubescens*, *Ouratea spectabilis*, *Caryocar brasiliense*, *Plathymenia reticulata*, *O. hexasperma*, *Qualea grandiflora* e *Q. multiflora*. Todas estas espécies e outras, como *Copaifera langsdorffii*, *Eriotheca gracilipes* e *Licania humilis*, consideradas pouco abundantes neste estudo, estão entre as 121 espécies dominantes da flora do Cerrado indicadas por Bridgewater e colaboradores (2004).

Como explicar a frequência e abundância das espécies de plantas com NEFs?

Segundo Weiner (1988) e Bonser e Aarssen (2009), as plantas grandes tendem a possuir rendimento reprodutivo maior que as plantas menores. Sendo assim, esperar-se-ia que plantas com NEFs, por receberem proteção contra herbívoros e serem maiores, se reproduziriam mais e seriam muito abundantes ou frequentes. Entretanto, os registros da flora de diversas regiões revelam que plantas com NEFs representam, na maioria das

vezes, menos de 50% tanto das espécies como dos indivíduos (Bridgewater et al. 2004; revisão em Rico-Gray e Oliveira 2007; Aguirre et al. 2013; Muehleisen 2013). Tais dados levam à seguinte pergunta: quais fatores explicariam por que as espécies sem NEFs, de modo geral, são mais frequentes e abundantes?

É sabido que os NEFs apareceram e desapareceram várias vezes na evolução das espécies de plantas vasculares (Weber e Keeler 2013). Nesse sentido, restrições filogenéticas e o *pool* regional de espécies disponíveis podem explicar a frequência de espécies com NEFs no espaço, mas o conhecimento sobre os fatores que conduzem a evolução dessas glândulas nas plantas ainda é incipiente (Nogueira et al. 2012; Marazzi et al. 2013a; Weber e Keeler 2013). No nível individual, pode-se afirmar que a posse de NEFs está associada a um alto custo ecológico para as plantas (Rudgers 2004; Rudgers e Gardener 2004). Embora poucos estudos tenham explicitamente examinado os custos dos NEFs para o *fitness* vegetal (Rutter e Rausher 2004; Rudgers e Strauss 2004), evidências empíricas apoiam a ideia de que as defesas das plantas representam um custo que poderia ser alocado para seu crescimento ou reprodução (Holland et al. 2009). Um estudo, que comparou o crescimento, a mortalidade e abundância entre espécies com e sem NEFs, verificou que as plantas contendo essas glândulas apresentaram maiores taxas de crescimento e mortalidade (Muehleisen 2013). Então, de modo geral, pode-se especular que, mesmo sendo maiores e se reproduzindo mais, a abundância de plantas com NEFs permaneceria menor que a de plantas sem NEFs devido à morte de muitos indivíduos.

Hipoteticamente, outros fatores também poderiam explicar a presença ou ausência de plantas com NEFs num dado local. A disponibilidade de água no solo influenciaria a secreção de néctar extrafloral (Schoereder et al. 2010) ou a distribuição das formigas (Ruffner e Clark 1986; Hood e Tschinkel 1990). Como a presença desses insetos nas plantas varia de acordo com a disponibilidade desse néctar (Kost e Heil 2005), a secreção abundante de néctar extrafloral, favorecida pela disponibilidade de água no solo, garantiria a visitação por formigas em níveis adequados para garantir a proteção vegetal. Entretanto, em caso de menores quantidades de néctar extrafloral, e consequentemente menor presença de formigas, haveria perdas no valor adaptativo vegetal (Heil et al. 2004; Kost e Heil 2005). Adicionalmente, os benefícios advindos de tal recurso podem ser afetados pela composição da assembleia de herbívoros (Mody e Linsenmair 2004), e somente são garantidos quando há uma fauna de protetores atuando efetivamente contra a herbivoria (Barton 1986; Rutter e Rausher 2004; Rudgers e Strauss 2004; Byk e Del-Claro 2010). Então, dependendo das condições bióticas e abióticas de determinadas

manchas de vegetação, o desempenho das plantas com NEFs pode não ser bom o suficiente para garantir a sua sobrevivência (Kersch e Fonseca 2005).

A localização dos NEFs nas plantas influencia a visitação por formigas

A teoria da defesa ótima prediz que a distribuição dos NEFs entre as partes de uma planta deve ser proporcional aos seus valores e à probabilidade de sofrerem ataques (McKey 1979; Rhoades 1979). No presente estudo, embora a abundância de formigas não tenha diferido entre as plantas de acordo com a localização dos NEFs, a riqueza de formigas foi maior naquelas com NEFs em estruturas reprodutivas/vegetativas, o que permite sugerir que suas estruturas reprodutivas sejam mais vulneráveis ao ataque de herbívoros que as de plantas com NEFs nas folhas e no caule. Diferentes espécies de formigas são efetivas contra diferentes tipos de herbívoros (Miller 2007) e, portanto, a identidade das espécies visitantes tem relevância na defesa das plantas (Ness et al. 2006; Agarwal e Rastogi 2008), considerando que vantagem numérica e capacidade competitiva são aspectos determinantes nos resultados das interações envolvendo formigas (Tanner 2006). Formigas do gênero *Azteca*, conhecidas pelos comportamentos de recrutamento em massa e territorialidade, são capazes de defender territórios arbóreos (Adams 1994). Essas formigas estiveram dentre as principais visitantes de plantas com NEFs em estruturas reprodutivas (*Azteca* sp.1 em 12% dos indivíduos), mas não se destacaram nas plantas com NEFs nas folhas e no caule. Isso permite inferir que a presença de NEFs tanto em estruturas vegetativas (Agarwal e Rastogi 2008) quanto em estruturas reprodutivas (Del-Claro et al. 2013; Assunção et al. 2014) favorece uma proteção vegetal mais efetiva.

A composição diferenciada da fauna de formigas que se destacaram nas plantas com NEFs no caule (*Plathymenia reticulata*) permite sugerir que tal localização, possivelmente por ser muito acessível, aumenta as chances de outras espécies potencialmente protetoras se tornarem visitantes frequentes. Isso pode explicar porque espécies como *Ectatomma tuberculatum*, *Brachymyrmex* sp.2 e *Camponotus renggeri*, pouco frequentes em plantas com NEFs nas folhas e em estruturas reprodutivas/vegetativas, estiveram dentre as principais formigas visitantes de *P. reticulata*. Vários estudos consideraram *E. tuberculatum*, *Brachymyrmex* spp. e *C. renggeri* como protetoras efetivas em muitos sistemas envolvendo formigas, plantas e herbívoros (Valenzuela-González et al. 1995; Rico-Gray e Oliveira 2007; Byk e Del-Claro 2010; Nascimento e Del-Claro 2010; Nahas et al. 2012).

O morfotipo dos NEFs influencia a visitação das plantas

Taxas secretórias e morfologia das glândulas dos NEFs são aspectos que influenciam a atratividade das plantas às formigas (Apple e Feener 2001; Hossaert-Mckey et al. 2001), e padrões de secreção de néctar podem diferir entre NEFs que ocorrem em órgãos reprodutivos e vegetativos de uma mesma planta (Wackers e Bonifay 2004). Como a morfologia dos NEFs e a secreção de néctar são itens altamente correlacionados (Díaz-Castelazo et al. 2005), pode-se esperar que plantas com NEFs que secretam néctar em maior volume e/ou mais concentrado sejam mais atrativas às formigas, e por isso mais visitadas. No presente estudo, plantas com NEFs do tipo elevado apresentaram maior riqueza e abundância de formigas, e isto possivelmente se deve à capacidade que este morfotipo tem de secretar muito néctar concentrado.

Díaz-Castelazo e colaboradores (2005) realizaram um estudo, que caracterizou a morfologia e atividade secretória de NEFs de várias plantas do México, mostrando que aquelas com glândulas do tipo elevado apresentaram uma das maiores médias de volume de néctar e concentração de açúcar. Embora os padrões morfológicos dos NEFs de várias plantas do Cerrado sejam conhecidos (Machado et al. 2008), dados como os desse estudo realizado no México ainda não estão disponíveis para as plantas do Cerrado. Vale ressaltar que mais da metade das espécies com NEFs amostradas neste estudo apresentam o morfotipo elevado, e sua importância na vegetação fica evidente pelo efeito registrado na comunidade de formigas associadas.

Considerando as variações na capacidade de plantas mirmecófilas atraírem formigas (Apple e Feener 2001; Baker-Meio e Marquis 2012) e demonstrações de preferências desses insetos por açúcares e aminoácidos (Kiss 1981; Blüthgen e Fiedler 2004; González-Teuber e Heil 2009; Shenoy et al. 2012), esperava-se que a composição da fauna de formigas visitantes de NEFs do tipo elevado diferisse da encontrada nas plantas contendo os demais tipos. Talvez a diferença seja perceptível quando a comparação for realizada de modo pormenorizado, com amostragens representativas de todos os morfotipos existentes, as quais não foram possíveis neste estudo.

Conclusão

O presente estudo indicou que, além da presença de plantas com NEFs na vegetação de Cerrado, fatores como abundância vegetal e variações nos NEFs contribuem para estruturar a fauna de formigas associadas. Assim como verificado por outros (Apple e Feener 2001; Baker-Meio e Marquis 2012), plantas compartilhando o mesmo habitat e acessíveis aos mesmos membros da comunidade de formigas podem ter diferentes padrões de visitação por esses insetos. As diferenças de riqueza e abundância de formigas entre espécies vegetais com e sem NEFs, variando conforme a abundância das plantas, possivelmente explicam as diferenças de tamanho entre esses grupos vegetais. Provavelmente, as diferenças de visitação por esses insetos afetam o desempenho das plantas e, consequentemente, sua abundância (Schemske 1980; Marazzi et al. 2013b). Os resultados deste estudo permitem afirmar que NEFs em espécies de plantas muito abundantes promovem maior presença de formigas. Adicionalmente, plantas com NEFs tanto em estruturas vegetativas quanto reprodutivas, ou apresentando o morfotipo elevado, são mais atrativas a esses insetos. A combinação dessas características poderia favorecer a existência de sistemas planta-formiga cujas relações ecológicas sejam mais benéficas aos parceiros. Tal ideia carece de investigação, assim como faltam análises a respeito da influência da atividade secretória dos NEFs e da composição do néctar extrafloral nos resultados das interações entre plantas e formigas no Cerrado. Recomendam-se experimentos para esclarecer as relações, no nível de comunidade, entre a oferta desse recurso, a atratividade de formigas, o crescimento das plantas, sua reprodução e abundância.

Referências Bibliográficas

- Adams ES (1994) Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia* 97:202–208
- Agarwal VM, Rastogi N (2008) Deterrent effect of a guild of extrafloral nectary-visiting ant species on *Raphidopalpa foveicollis*, a major insect pest of sponge gourd, *Luffa cylindrica*. *Entomol Exp Appl* 128:303–311
- Aguirre A, Coates R, Cumplido-Barragán G, Campos-Villanueva A, Díaz-Castelazo C (2013) Morphological characterization of extrafloral nectaries and associated ants in tropical vegetation of Los Tuxtlas, Mexico. *Flora* 208:147–156
- Apple JL, Feener DH Jr (2001) Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectar attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia* 127:409–416
- Assunção MA, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K (2014) Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause an indirect cost of mutualism? *Flora* 209:244–249
- Baker-Méio B, Marquis RJ (2012) Context-dependent benefits from ant-plant mutualisms in three sympatric varieties of *Chamaecrista desvauxii*. *J Ecol* 100:242–252
- Barton AM (1986) Spatial variation in the effect of ants on extrafloral nectary plant. *Ecology* 495–504
- Bentley BL (1976) Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57:815–820
- Blüthgen N, Fiedler K (2004) Preferences for sugars and aminoacids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. *J Anim Ecol* 73:155–166
- Blüthgen N, Stork NE, Fiedler K (2004) Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* 106:344–358
- Bonser SP, Aarssen LW (2009) Interpreting reproductive allometry: individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations. *Perspect Plant Ecol* 11:31–40
- Bridgewater S, Ratter JA, Ribeiro JF (2004) Biogeographic patterns, β -diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. *Biodivers Conserv* 13:2295–2318
- Bronstein JL (2009) The evolution of facilitation and mutualism. *J Ecol* 97:1160–1170
- Byk J, Del-Claro K (2010) Nectar- and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. *Acta Ethol* 13:33–38
- Byk J, Del-Claro K (2011) Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Popul Ecol* 53:327–332
- Carroll CR, Janzen DH (1973) Ecology and foraging by ants. *Annu Rev Ecol Syst* 4:231–257
- Chamberlain SA, Kilpatrick JR, Holland JN (2010) Do extrafloral nectar resources, species abundances, and body sizes contribute to the structure of ant-plant mutualistic networks? *Oecologia* 164:741–750
- De la Fuente MAS, Marquis RJ (1999) The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118:192–202
- Del-Claro K, Berto V, Reu W (1996) Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *J Trop Ecol* 12:887–892

- Del-Claro K, Guillermo-Ferreira R, Almeida EM, Zardini H, Torezan-Silingardi HM (2013) Ants visiting the post-floral secretions of pericarpial nectaries in *Palicourea rigida* (Rubiaceae) provide protection against leaf herbivores but not against seed parasites. *Sociobiology* 60:217–221
- Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V, Oliveira PS, Cuautle M (2004) Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: richness, occurrence, seasonality, and ant foraging patterns. *Ecoscience* 11:472–481
- Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V, Ortega F, Ángeles G (2005) Morphological and secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of coastal Veracruz, Mexico. *Ann Bot* 96:1175–1189
- Díaz-Castelazo C, Sánchez-Galván IR, Guimarães PR Jr, Raimundo RLG, Rico-Gray V (2013) Long-term temporal variation in the organization of an ant-plant network. *Ann Bot* 111: 1285–1293
- González-Teuber M, Heil M (2009) The role of extrafloral nectar amino acids for the preferences of facultative and obligate ant mutualists. *J Chem Ecol* 35:459–468
- Heil M (2011) Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends Plant Sci* 16:191–200
- Heil M, Hilpert A, Krüger R, Linsenmair KE (2004) Competition among visitors to extrafloral nectaries as a source of ecological costs of an indirect defence. *J Trop Ecol* 20:201–208
- Heil M, Koch T, Hilpert A, Fiala B, Boland W, Linsenmair KE (2001) Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:1083–1088
- Holland JN, Chamberlain AS, Horn KC (2009) Optimal defense theory predicts investment in extrafloral nectar resources in an ant-plant mutualism. *J Ecol* 97:89–96
- Hood WG, Tschinkel WR (1990) Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiol Entomol* 15:23–35
- Horvitz CC, Schemske DW (1990) Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* 71:1085–1097
- Hossaert-Mckey M, Orivel J, Labeyrie E, Pascal L, Delabie JHC, Dejean A (2001) Differential associations with ants of three co-occurring extrafloral nectary-bearing plants. *Écoscience* 8:325–333
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, Loo-de-Lao S (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554–557
- Hunter MD, Price PW (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724–732
- Katayama N, Suzuki N (2011) Anti-herbivory defense of two *Vicia* species with and without extrafloral nectaries. *Plant Ecol* 212:743–752
- Kersch MF, Fonseca CR (2005) Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology* 86:2117–2126
- Kiss A (1981) Melezitose, aphids and ants. *Oikos* 37:382
- Kost C, Heil M (2005) Increased availability of extrafloral nectar reduces herbivory in Lima bean plants (*Phaseolus lunatus*, Fabaceae). *Basic Appl Ecol* 6:237–248
- Lange D, Dáttilo W, Del-Claro K (2013) Influence of extrafloral nectary phenology on ant-plant mutualistic networks in a neotropical savanna. *Ecol Entomol* 38:463–469

- Machado SR, Morellato LPC, Sajo MG, Oliveira PS (2008) Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian Cerrado. *Plant Biol* 10:660–673
- Marazzi B, Bronstein JL, Koptur S (2013a) The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Ann Bot* 111:1243–1250
- Marazzi B, Conti E, Sanderson MJ, McMahon MM, Bronstein JL (2013b) Diversity and evolution of a trait mediating ant–plant interactions: insights from extrafloral nectaries in *Senna* (Leguminosae). *Ann Bot* 111:1263–1275
- Maron JL, Crone E (2006) Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proc R Soc B* 273:2575–2584
- McCann KS (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405:228–233
- McKey D (1979) The distribution of secondary compounds within plants. *In*: Rosenthal GA, Janzen DH (eds) *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*, Academic Press, Orlando, pp 56–134
- Melo Y, Córdula E, Machado SR, Alves M (2010) Morfologia de nectários em Leguminosae *sensu lato* em áreas de caatinga no Brasil. *Acta Bot Bras* 24:1034–1045
- Miller TEX (2007) Does having multiple partners weaken the benefits of facultative mutualism? A test with cacti and cactus-tending ants. *Oikos* 116:500–512
- Mody K, Linsenmair KE (2004) Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. *Ecol Entomol* 29:217–25
- Morellato LPC, Oliveira PS (1991) Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil. *Flora* 185:33–38
- Muehleisen A (2013) Incidence of extrafloral nectaries and their effect on the growth and survival of lowland tropical rainforest trees. Undergraduate thesis, Department of Evolution, Ecology and Organismal Biology, The Ohio State University, Columbus, Ohio, USA.
- Nahas L, Gonzaga MO, Del-Claro (2012) Emergent impacts of ant and spider interactions: herbivory reduction in a tropical savanna tree. *Biotropica* 44:498–505
- Nascimento EA, Del-Claro K (2010) Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. *Flora* 205:754–756
- Ness JH, Morris WF, Bronstein JL (2006) Integrating quality and quantity of mutualistic service to contrast ant species protecting *Ferocactus wislizeni*. *Ecology* 87:912–921
- Nogueira A, Rey PJ, Lohmann LG (2012) Evolution of extrafloral nectaries: adaptive process and selective regime changes from forest to savanna. *J Evol Biol* 25:2325–2340
- Okuyama T, Holland JN (2008) Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecol Lett* 11:208–216
- Oliveira PS (1997) The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Funct Ecol* 11:323–330
- Oliveira PS, Freitas AVL (2004) Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557–570
- Oliveira PS, Leitão-Filho HF (1987) Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of Cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 19:140–148
- Oliveira PS, Rico-Gray V, Díaz-Castelazo C, Castillo-Guevara C (1999) Interaction between ants, extrafloral nectaries, and insect herbivores in Neotropical coastal

- sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Funct Ecol* 13:623–631
- Rashbrook VK, Compton SG, Lawton JH (1992) Ant-herbivore interaction: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology* 73:2167–2174
- Rhoades DF (1979) Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: Rosenthal GA, Janzen DH (eds) *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*, Academic Press, Orlando, pp 4–55
- Rico-Gray V (1993) Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowland of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25:301–315
- Rico-Gray V, García-Franco JG, Palacios-Rios M, Díaz-Castelazo C, Parra-Tabla V, Navarro JA (1998) Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. *Biotropica* 30:190–200
- Rico-Gray V, Oliveira PS (2007) *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. University of Chicago Press, Chicago. 331 pp
- Rosumek FB, Silveira FAO, Neves FS, Barbosa NPU, Diniz L, Oki Y, Pezzini F, Fernandes GW, Cornelissen T (2009) Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* 160:537–549
- Rudgers JA (2004) Enemies of herbivores can shape plant traits: selection in a facultative ant-plant mutualism. *Ecology* 85:192–205
- Rudgers JA, Gardener MC (2004) Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. *Ecology* 85:1495–1502
- Rudgers JA, Strauss SY (2004) A selection mosaic in the facultative mutualism between ants and wild cotton. *Proc R Soc Lond B* 271:2481–2488
- Ruffner GA, Clark WD (1986) Extrafloral nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): composition and its importance to ants. *Am J Bot* 73:185–189
- Rutter MT, Rausher MD (2004) Natural selection on extrafloral nectar production in *Chamaecrista fasciculata*: the costs and benefits of a mutualism trait. *Evolution* 58:2657–2668
- Schemske DW (1980) The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *J Ecol* 68:959–967
- Schoereder JH, Sobrinho TG, Madureira MS, Ribas CR, Oliveira PS (2010) The arboreal ant community visiting extrafloral nectaries in the Neotropical cerrado savanna. *Terr Arthropod Rev* 3:3–27
- Shenoy M, Radhika V, Satish S, Borges RM (2012) Composition of extrafloral nectar influences interactions between the myrmecophyte *Humboldtia brunonis* and its ant associates. *J Chem Ecol* 38:88–99
- Tanner CJ (2006) Numerical assessment affects aggression and competitive ability: a team-fighting strategy for the ant *Formica xerophila*. *Proc R Soc B* 273:2737–2742
- Tilman D (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, New Jersey. 296 pp
- Valenzuela-González J, López-Méndez A, Lachaud JP (1995) Activity patterns and foraging activity in nests of *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in cacao plantations. *Southwest Entomol* 20:507–515
- Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP (2009) Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Ann Bot* 103:1445–1457
- Vázquez DP, Melian CJ, Williams NM, Blüthgen N, Krasnov BR, Poulin R (2007) Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116:1120–1127

- Wackers FL, Bonifay C (2004) How to be sweet? Extrafloral nectar allocation by *Gossypium hirsutum* fits optimal defense theory predictions. *Ecology* 85:1512–1518
- Wagner D (1997) The influence of ant nests on *Acacia* seed production, soil chemistry, and herbivory. *J Ecol* 85:83–94
- Wagner D, Kay A (2002) Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. *Evol Ecol Res* 4:293–305
- Wagner D, Nicklen EF (2010) Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition? *J Ecol* 98:614–624
- Weber MG, Keeler KH (2013) Highlight on ecology and evolution of extrafloral nectaries: the phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Ann Bot* 111:1251–1261
- Weiner J (1988) The influence of competition on plant reproduction. In: Lovett-Doust J, Lovett-Doust L (eds) *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*, Oxford University Press, New York, pp 228–245

CAPÍTULO III – Variações na distribuição no habitat de plantas com e sem nectários extraflorais influenciam a presença de formigas visitantes

Resumo: Considerando que a localização de fontes alimentares no ambiente pode afetar tanto onde as formigas forrageiam quanto onde constroem seus ninhos, sugeriu-se que a presença de néctar extrafloral influenciaria a distribuição das relações plantas-formigas no espaço. No Cerrado, plantas com nectários extraflorais (NEFs) são relativamente abundantes, e hipotetizou-se que, de acordo com sua presença/ausência na vegetação, a riqueza e abundância de formigas associadas seriam variáveis. Neste capítulo, os objetivos foram verificar se existem diferenças em termos de quantidade de ninhos, assim como de riqueza/abundância da fauna de formigas visitantes, entre manchas de vegetação com variação na presença de plantas com NEFs. Em uma área de Cerrado de Uberlândia/MG, ao longo de oito transectos (área total de 1.600 m²), 76 espécies de plantas, abrangendo 1.235 indivíduos (25% e 44% com NEFs, respectivamente), receberam iscas (sardinha e mel) e foram observadas durante 15 minutos, no período diurno, para o registro da fauna de formigas visitantes/residentes. Os censos realizados na estação chuvosa (outubro/2011-março/2012) revelaram, ao todo, 39 espécies de formigas e 6.502 indivíduos, além de 231 ninhos. Plantas com NEFs apresentaram maior associação com ninhos e riqueza/abundância de formigas do que plantas sem NEFs. As manchas de vegetação sem NEFs (N = 566) apresentaram menos ninhos de formigas, assim como menor riqueza e abundância de formigas visitantes por m² que as manchas contendo apenas plantas com NEFs (N = 362 manchas) ou plantas com e sem NEFs misturadas (N = 345 manchas) – cada mancha possui 1 m². Este estudo é inédito ao mostrar que, no Cerrado, a mistura dos dois tipos de plantas é importante para proporcionar maior riqueza na comunidade de formigas, e sugere que as hipóteses “de nutrição” e “de proteção contra herbívoros” sobre o benefício dos NEFs para as plantas não são mutuamente exclusivas.

Introdução

A variação nas condições do habitat afeta a distribuição das espécies e suas interações (Torres 1984; Dupré e Ehrlén 2002; Ledo et al. 2012). Semelhantemente, a disponibilidade de recursos e sua distribuição espacial influenciam as interações interespecíficas (Chase 1996; Borer et al. 2005). Estas interações são consideradas um dos processos mais importantes que determinam padrões de adaptação e variação das espécies (Thompson 2013) e padrões de organização e estabilidade da comunidade (Thébault e Fontaine 2010; Mougi e Kondoh 2012). Sistemas compostos pelas interações insetos-plantas apresentam muita variação na identidade das espécies envolvidas, constituindo excelentes modelos para estudo das relações entre a disponibilidade de recursos e a estruturação da comunidade (exemplos em Rico-Gray e Olivera 2007).

O encontro de recursos alimentares previsíveis e renováveis pelas formigas na vegetação favorece seu uso como substrato para forrageamento, pois são várias espécies de plantas fornecendo direta e indiretamente alimentos e sítios de nidificação (Davidson e McKey 1993; Davidson et al. 2003; Davidson et al. 2007; Rico-Gray e Oliveira 2007). Dentre a diversidade de recursos encontrados nas plantas, estão os nectários extraflorais (NEFs), glândulas secretoras de açúcar, água e aminoácidos (Heil 2011; Marazzi et al. 2013), que compõem uma mistura de alto valor nutritivo para as formigas (Byk e Del-Claro 2011). No Brasil, são frequentes os registros de NEFs na flora de diversos biomas (Morellato e Oliveira 1991; Machado et al. 2008; Melo et al. 2010; Schoereder et al. 2010), e especialmente no Cerrado, onde a abundância e frequência de plantas com NEFs são relativamente altas (Oliveira e Leitão-Filho 1987; Oliveira e Freitas 2004; Machado et al. 2008). Geralmente, as formigas são os principais visitantes de NEFs, dentre uma variedade de artrópodes, como vespas, moscas, aranhas, abelhas, besouros e ácaros (Heil et al. 2004; Nahas et al. 2012).

Há indícios de que a localização de fontes alimentares no ambiente possa afetar tanto onde as formigas forrageiam quanto onde constroem seus ninhos (Wagner e Nicklen 2010 e referências). Nesse sentido, a presença de recursos líquidos altamente energéticos na vegetação, como é o caso do néctar extrafloral, influenciaria a distribuição da comunidade de formigas associadas. Segundo a “hipótese de nutrição” (*sensu* Wagner 1997), os recursos alimentares derivados das plantas incentivam as formigas a nidificarem próximo aos tecidos vegetais de absorção e com isso aumenta-se o acesso das plantas aos nutrientes minerais (Wagner e Kay 2002; Wagner e Nicklen 2010; e referências). Além

disso, vários estudos demonstraram que a atração de formigas representa um importante mecanismo de defesa de plantas que possuem NEFs (Del-Claro et al. 1996; Oliveira 1997; Oliveira et al. 1999; Del-Claro et al. 2013), respaldando a “hipótese de proteção contra herbívoros” (*sensu* Bentley 1977). Então, baseando-se nesta hipótese é de se esperar que o forrageamento das formigas seja afetado pela oferta de néctar extrafloral, ao passo que baseando-se na “hipótese de nutrição” é de se esperar que a distribuição dos ninhos de formigas seja afetada pela distribuição de NEFs no espaço. Sendo assim, ambas as hipóteses poderiam atuar conjuntamente para determinar a dependência espacial entre a distribuição das formigas e a presença de NEFs.

Estudos realizados no Cerrado mostraram, em escala local, que a riqueza de formigas pode estar positivamente relacionada à riqueza de espécies vegetais e à sua densidade (Ribas et al. 2003), assim como ao grau de conexões entre as plantas com dossel sobreposto (Powell et al. 2011). Levantamentos da flora em diferentes áreas de Cerrado revelaram que os NEFs podem ser encontrados em 15 a 25% das espécies vegetais lenhosas e em sete a 31% dos indivíduos arbustivos (veja Oliveira e Freitas 2004; Rico-Gray e Oliveira 2007), mas não foram disponibilizadas informações sobre a distribuição espacial das plantas com NEFs. Adicionalmente, no Capítulo I mostrou-se que a riqueza e abundância de formigas variam sazonalmente, diferindo entre plantas com e sem NEFs. No Capítulo II mostrou-se também que a presença de formigas difere entre esses dois grupos de plantas, variando de acordo com a abundância das espécies. Essas constatações deram suporte à ideia de que a riqueza e abundância de formigas seriam variáveis no espaço, de acordo com a presença/ausência de NEFs nas manchas de vegetação.

No presente capítulo, buscou-se determinar se a distribuição espacial das plantas com NEFs na vegetação influencia a estrutura da comunidade de formigas associadas. Os objetivos foram verificar se existem diferenças espaciais em termos de quantidade de ninhos, assim como de riqueza e abundância da fauna de formigas visitantes, entre manchas de vegetação com variação na presença de plantas com NEFs. Foram adotadas as seguintes hipóteses: i) manchas contendo plantas com NEFs apresentam mais ninhos de formigas que manchas contendo apenas plantas sem NEFs, porque nidificar próximo às fontes de néctar extrafloral pode facilitar um consumo mais frequente desse recurso; ii) manchas contendo plantas com NEFs apresentam maior riqueza/abundância de formigas, porque tais plantas são mais visitadas que as plantas sem NEFs.

Material e Métodos

Período de estudo

As atividades de campo referentes à coleta dos dados deste capítulo foram conduzidas de setembro de 2011 a abril de 2012, totalizando 80 dias e 405 horas de esforço amostral em campo.

Delineamento amostral e coleta de dados

Foram definidos oito transectos de 50 x 4 m, separados entre si por no mínimo 50 m, totalizando uma área de amostragem com 1.600 m² (veja Figuras 1 e 2, págs. 8 e 9). Cada transecto foi subdividido em parcelas de 1 m², o que resultou em 200 parcelas e 255 pontos equidistantes por transecto (veja Figura 15). Nas parcelas foram registrados todos os indivíduos de plantas com mais de 1 m de altura, assim como a posição relativa de cada uma delas. As plantas de posição coincidente com os pontos equidistantes (delimitadores das parcelas de 1 m²) foram marcadas, e nelas, posteriormente, foram colocadas iscas compostas de sardinha e mel. Cada planta teve uma porção de isca, de aproximadamente 25 g, colocada na principal bifurcação do tronco durante 15 minutos. Neste intervalo de tempo ocorreu o registro da riqueza e abundância de formigas visitantes de NEFs (um observador, amostragem curta). Além disso, muitas formigas foram atraídas pelas iscas durante esse intervalo, sendo possível o encontro da abertura de ninhos presentes nos troncos das plantas, no solo próximo às bases desses troncos ou nos troncos em decomposição vizinhos (até 1 m distantes). Os registros da fauna de formigas ocorreram na estação chuvosa, de outubro de 2011 a março de 2012, e cada planta foi observada uma vez, no período entre 8h00 e 18h00. As formigas foram coletadas manualmente, obtendo-se pelo menos um indivíduo de cada espécie observada por planta. Deixou-se de fazer a coleta de formigas à medida que as espécies foram se tornando repetidas nas observações. Todos os indivíduos coletados passaram por triagem, e no mínimo três de cada morfotipo foram montados em alfinete entomológico para a identificação das espécies. Os espécimes-testemunho das espécies de formigas foram depositados no Museu de Biodiversidade do Cerrado (MBC), após serem identificados das seguintes formas: (i) por comparação com espécimes identificados no *Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo* (MZUSP - coleção de Hymenoptera) e/ou (ii)

com o auxílio de especialistas (Denise Lange; Renata P. Nascimento; Sebastian F. Sendoya).

A identificação das espécies vegetais registradas nas parcelas (de 1 m²) de cada transecto permitiu classificá-las em manchas de vegetação contendo: i) apenas plantas com NEFs, denominadas “manchas com NEFs”; ii) apenas plantas sem NEFs, denominadas “manchas sem NEFs”; iii) plantas com e sem NEFs, denominadas “manchas mistas”; iv) plantas com menos de 1 m de altura ou ausentes – veja Figura 15. Neste último tipo de mancha, as plantas não receberam iscas, pois não foram consideradas, portanto, não foram amostradas quanto à riqueza/abundância de formigas visitantes, mas ninhos no solo/troncos em decomposição foram registrados quando suas formigas foram atraídas pelas iscas de plantas vizinhas. Com base nessa classificação, foi possível estimar a área ocupada pelos quatro tipos de manchas de vegetação nos transectos e investigar se existem diferenças em termos de número e densidade de plantas, de número de ninhos, riqueza e abundância de formigas visitantes das plantas encontradas nas parcelas. A maioria das plantas estudadas foi identificada em estado vegetativo no campo (com o auxílio de Pedro B. Vasconcelos). Exsicatas foram preparadas para indivíduos cuja identificação gerou dúvidas (estes foram identificados com o auxílio de Glein M. Araújo) e para aqueles em estado reprodutivo. Somente as exsicatas com flores ou frutos foram depositadas no *Herbarium Uberlandense* (HUFU).

Análises estatísticas

Foram realizadas Análises de Variância (ANOVA) para um fator com a finalidade de verificar (i) se a riqueza e abundância de formigas diferem entre plantas com e sem NEFs e (ii) se as manchas de vegetação diferem entre si quanto à área ocupada, ao número e densidade de plantas registradas, número de ninhos de formigas encontrados e quanto à riqueza e abundância de formigas em plantas amostradas. Na análise referente às manchas, o número de ninhos, a riqueza e abundância de formigas visitantes representam para cada variável a soma dos valores registrados em todas as plantas de uma parcela (= mancha). O teste de Tukey foi utilizado quando a ANOVA revelou diferenças entre as manchas de vegetação.

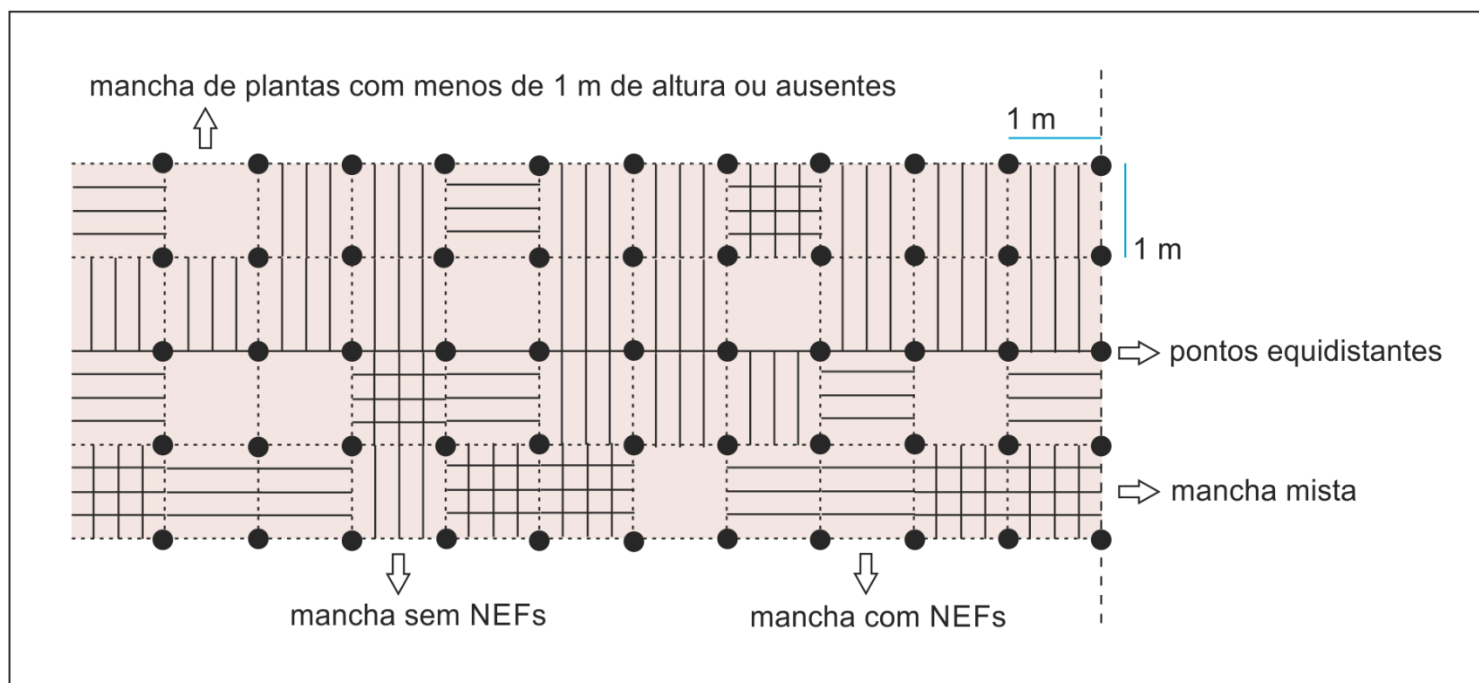


Figura 15 – Parte de um transecto subdividido em parcelas de 1 m². Plantas com 1 m de altura ou mais, situadas nos pontos equidistantes, delimitadores das parcelas, receberam as iscas compostas de sardinha e mel para auxiliar no registro da fauna de formigas visitantes e residentes. Cada parcela foi classificada com base na identidade das plantas dentro de seus limites.

Resultados

O levantamento da flora revelou 85 espécies de plantas, totalizando 2.167 indivíduos, dos quais 25% (= 21 espécies) e 40% (= 874 indivíduos), respectivamente, possuem NEFs (Tabela 9). Desse total, 76 espécies (25% com NEFs = 19), distribuídas em 1.235 indivíduos (44% com NEFs = 548), constituíram o grupo de plantas em que a riqueza e a abundância de formigas foram amostradas por meio do uso de isca. Os censos revelaram 39 espécies de formigas, totalizando 6.502 indivíduos (Tabela 10). Também foram encontrados, ao todo, 231 ninhos de formigas (216 associados às plantas – Tabela 9), sendo 86% (= 199) em tronco de árvores, 2% (= 5) em troncos em decomposição e 12% (= 27) no solo (Tabela 10). Plantas com NEFs (N = 550) estiveram mais associadas aos ninhos de formigas ($F = 7,03$; $p < 0,01$ – Figura 16) do que plantas sem NEFs (N = 688). Mesmo com o uso de iscas, as plantas sem NEFs apresentaram menor riqueza ($F = 25,39$; $p < 0,01$) e abundância de formigas visitantes por indivíduo ($F = 3,73$; $p = 0,05$) que as plantas com NEFs (Figura 16).

As manchas de vegetação apresentaram diferenças quanto à área ocupada ($F = 22,50$; $p < 0,001$; N = 8 transectos – Tabela 11), quanto ao número de plantas registradas ($F = 14,33$; $p < 0,001$; N = 8 transectos – Tabela 12) e quanto à densidade de plantas ($F = 469,4$; $p < 0,0001$; N = 1.273 manchas analisadas – Tabela 12). A área média total preenchida pelas manchas sem NEFs (70,75 m²) foi maior quando comparada às áreas das demais manchas (Tukey: $p < 0,01$), que não diferiram entre si (*manchas com NEFs*: 45,25 m²; *manchas mistas*: 43,12 m²; *manchas de plantas com menos de 1 m ou ausentes*: 40,87 m² – Figura 17). As manchas sem NEFs, ao todo, semelhantemente às manchas mistas, abrangeram mais plantas (médias de 99 e 115 indivíduos, respectivamente) que as manchas com NEFs (média de 56 indivíduos; Tukey: $p < 0,01$ – Figura 17). A densidade média de plantas foi alta nas manchas mistas (2,67 por m²) e baixa nas manchas com (1,25 por m²) e sem (1,40 por m²) NEFs (*todas as manchas diferiram entre si*; Tukey: $p < 0,01$ – Figura 17). O número de ninhos de formigas encontrados também diferiu entre as categorias de manchas ($F = 8,90$; $p < 0,001$; N = 1.273 manchas analisadas), assim como a riqueza ($F = 22,42$; $p < 0,001$; N = 1.273 manchas analisadas) e a abundância de formigas ($F = 5,95$; $p < 0,01$; N = 1.273 manchas analisadas) em plantas amostradas. As manchas sem NEFs apresentaram menos ninhos de formigas (Tukey: $p < 0,01$ – Figura

18), assim como menor riqueza e abundância de formigas visitantes por m^2 (Tukey: $p < 0,01$ – Figura 18) que as demais manchas, mistas ou com NEFs.

Tabela 9 – Lista das espécies de plantas estudadas em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. A coluna “Sem censo de formigas” refere-se ao número de plantas registradas no levantamento da flora, mas não averiguadas quanto à presença de formigas, porque não estavam localizadas nos pontos de amostragem (distantes entre si de 1 m). O número de ninhos de formigas indicado refere-se ao total, por espécie de planta, encontrado no próprio tronco ou no solo, próximo à base do tronco.

Família	NEF local*	Número de plantas		Abundância de formigas por planta (média ± dp)	Núm. de ninhos de formigas
Espécie		Sem censo de formigas	Com censo de formigas		
Annonaceae					
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	-	4	3	2,7 ± 1,5	1
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	-	3	4	2,5 ± 1,3	0
Apocynaceae					
<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart.	-	3	0	-	0
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	-	13	12	13,8 ± 16,9	5
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	-	0	1	0	0
Araliaceae					
<i>Schefflera (Didymopanax) macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin		3	13	1,1 ± 1,6	2
Asteraceae					
<i>Eremanthus glomeratus</i> Less.	-	1	0	-	0
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	-	0	2	0	0
Bignoniaceae					
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	folha	1	2	17,5 ± 10,6	2
Calophyllaceae					
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	-	1	2	53,5 ± 54,4	2
<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess.	-	1	1	1	0
Caryocaraceae					
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	gema apical, cálice	12	40	11,6 ± 19,8	19
Celastraceae					
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	-	1	1	2	0
Chrysobalanaceae					
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth.	-	4	5	9,4 ± 15,0	2
<i>Licania humilis</i> Cham. & Schltdl.	folha	0	5	21,6 ± 19,0	4
Connaraceae					
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	-	21	20	1,0 ± 2,5	2
<i>Rourea induta</i> Planch.	-	4	0	-	0
Dilleniaceae					
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	-	11	5	1,0 ± 1,2	0
Ebenaceae					
<i>Diospyros burchellii</i> Hiern	-	1	2	17,0 ± 17,0	2
Erythroxylaceae					
<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	-	31	32	6,6 ± 12,1	8
<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	-	0	2	22,5 ± 31,8	1
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	-	23	17	3,3 ± 7,4	3
Fabaceae					
<i>Andira paniculata</i> Benth.	-	1	1	60	1
<i>Bahuinia rufa</i> (Bong.) Steud.	estípulas, pecíolo	10	5	5,2 ± 6,7	1
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	-	1	5	9,0 ± 13,1	1

...continua...

Tabela 9, Cont.

<i>Cassia (Senna) rugosa</i> G.Don	-	3	0	-	0
<i>Cassia (Senna)</i> sp. L.	-	0	1	2	0
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	folha	10	13	0,9 ± 1,3	1
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	-	54	44	2,5 ± 6,8	6
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	-	6	6	8,0 ± 10,2	2
<i>Enterolobium gummiiferum</i> (Mart.) J.F.Macbr.	raque	0	4	16,2 ± 29,8	1
<i>Hymenaea stignocarpa</i> Mart. ex Hayne	folha	1	1	0	0
<i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel	-	19	24	5,4 ± 12,7	4
<i>Machaerium opacum</i> Vogel	-	0	3	0	0
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	caule	15	38	4,6 ± 6,8	9
<i>Pterodon pubescens</i> (Benth.) Benth.	raque	24	44	12,5 ± 16,1	18
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	raque	1	0	-	0
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	raque	9	9	6,3 ± 10,7	2
<i>Tachigali aurea</i> Tul.	-	0	2	3,0 ± 4,2	0
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	-	1	1	6	1
Lythraceae					
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	ponta da folha	1	0	-	0
Malpighiaceae					
<i>Banisteriopsis laevifolia</i> (A.Juss.) B.Gates	folha	27	19	1,1 ± 1,8	1
<i>Banisteriopsis malifolia</i> (Nees & Mart.) B.Gates	folha	15	10	1,0 ± 2,2	1
<i>Byrsonima basiloba</i> A.Juss.	-	8	29	7,1 ± 23,1	4
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	-	14	9	0,9 ± 0,9	0
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.	-	27	32	2,7 ± 4,8	2
<i>Heteropterys pteropetala</i> A.Juss.	folha	19	13	11,2 ± 18,5	3
Malvaceae					
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	folha, peciolo	4	9	3,5 ± 6,1	2
Melastomataceae					
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	-	68	50	1,6 ± 4,4	2
<i>Miconia fallax</i> DC.	-	20	5	1,4 ± 2,1	1
<i>Miconia ferruginata</i> DC.	-	0	1	0	0
<i>Miconia leucocarpa</i> DC.	-	1	3	2,7 ± 3,8	1
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	-	0	1	0	0
<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	-	1	13	6,1 ± 12,4	1
Meliaceae					
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	-	13	12	2,2 ± 2,3	1
Moraceae					
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	-	5	3	4,0 ± 5,6	1
Myrtaceae					
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	-	3	18	3,0 ± 4,7	1
<i>Campomanesia</i> sp. Ruiz & Pav.	-	1	0	-	0
<i>Eugenia aurata</i> O.Berg	-	1	0	-	0
<i>Eugenia calycina</i> Cambess.	-	3	3	0	0
<i>Eugenia punicifolia</i> (Kunth) DC.	-	7	13	1,8 ± 2,2	1
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	-	6	3	0	0
<i>Myrcia variabilis</i> DC.	-	1	5	10,0 ± 13,7	0
<i>Myrcia</i> spp. DC.	-	1	1	0	0
<i>Psidium</i> spp. L.	-	1	1	0	0
Nyctaginaceae					
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schmidt) Lundell	-	14	19	5,7 ± 12,7	4
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	-	2	5	14,8 ± 14,3	3
<i>Neea theifera</i> Oerst.	-	13	10	0,2 ± 0,4	0
Ochnaceae					
<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St.-Hil.) Baill.	estípulas	65	100	5,9 ± 14,7	18
<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.	estípulas	29	78	4,0 ± 10,3	11

...continua...

Tabela 9, Cont.

Opiliaceae					
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	-	9	15	15,0 ± 32,3	5
Primulaceae					
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	-	13	7	3,1 ± 4,2	1
Proteaceae					
<i>Roupala montana</i> (Aubl.)	-	48	70	1,5 ± 4,7	2
Rubiaceae					
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	-	1	0	-	0
Rutaceae					
<i>Hortia brasiliana</i> Vand. ex DC.	-	0	10	0,3 ± 0,5	0
Salicaceae					
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	-	10	15	3,8 ± 10,8	4
Sapindaceae					
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	-	89	48	1,7 ± 3,8	4
Sapotaceae					
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	-	5	15	6,0 ± 17,8	2
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	-	6	28	15,1 ± 37,6	9
Styracaceae					
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	-	3	22	2,1 ± 5,4	4
Symplocaceae					
<i>Symplocos rhamnifolia</i> A.DC.	-	0	1	31	1
Vochysiaceae					
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	caule, pecíolo, pedúnculo	13	30	10,2 ± 16,2	9
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	caule, pecíolo, pedúnculo	67	113	3,1 ± 6,6	9
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	caule, pecíolo, pedúnculo	3	15	5,2 ± 9,8	3
<i>Vochysia cinnamomea</i> Pohl	-	2	11	10,6 ± 15,9	5
TOTAL		932	1235		216

* Schoederer et al. (2010); Machado et al. (2008)

Tabela 10 – Lista das espécies de formigas observadas nas plantas estudadas em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. A abundância total de cada espécie de formiga e o número total de ninhos encontrados nas plantas foram indicados fora dos parêntesis. As porcentagens representam quanto do número ao lado esteve associado às plantas/manchas com NEFs. Nomes em negrito indicam espécies com ninhos em troncos em decomposição e/ou no solo. Média \pm desvio-padrão (número de observações) representam o número médio de formigas por planta quando a espécie foi observada.

Subfamília <i>Espécie</i>	Abundância total (% em NEF)	Indivíduos por planta (núm. obs.)	Núm. ninhos (% em NEF)
Dolichoderinae			
<i>Azteca</i> sp.1	2.021 (45%)	24,0 \pm 29,8 (84 obs)	47 (55%)
<i>Azteca</i> sp.2	39 (46%)	6,5 \pm 4,1 (6 obs)	2 (100%)
<i>Linepithema humile</i> (Mayr, 1868)	20 (25%)	5,0 \pm 2,2 (4 obs)	1 (0%)
Ectatomminae			
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	100 (65%)	1,2 \pm 0,5 (83 obs)	.
Formicinae			
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	32 (84%)	2,7 \pm 4,1 (12 obs)	2 (100%)
<i>Brachymyrmex</i> sp.2	69 (88%)	8,6 \pm 8,7 (8 obs)	4 (100%)
<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	385 (60%)	2,1 \pm 2,0 (180 obs)	22 [#] (50%)
<i>Camponotus</i> sp.1	3 (0%)	(1 obs)	.
<i>Camponotus</i> sp.2	26 (38%)	2,9 \pm 1,5 (9 obs)	.
<i>Camponotus</i> sp.6	7 (100%)	(1 obs)	.
<i>Camponotus</i> sp.8	1 (100%)	(1 obs)	.
<i>Camponotus</i> sp.9	5 (100%)	(1 obs)	.
<i>Camponotus</i> sp.10	1 (100%)	(1 obs)	.
Myrmicinae			
<i>Cephalotes bruchi</i> (Forel, 1912)	2 (50%)	1,0 \pm 0,0 (2 obs)	.
<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	697 (58%)	4,6 \pm 7,9 (151 obs)	25 ⁺ (36%)
<i>Crematogaster brasiliensis</i> Mayr, 1878	50 (100%)	25,0 \pm 21,2 (2 obs)	1 (100%)
<i>Crematogaster</i> sp.1	742 (45%)	28,5 \pm 23,1 (26 obs)	18 (44%)
<i>Crematogaster</i> sp.2	314 (47%)	14,3 \pm 14,0 (22 obs)	10 (50%)
<i>Crematogaster</i> sp.3	349 (48%)	16,6 \pm 20,3 (21 obs)	14 (50%)
<i>Nesomyrmex spininodis</i> (Mayr, 1887)	108 (61%)	5,7 \pm 4,6 (19 obs)	11 (64%)
<i>Ochetomyrmex semipolitus</i> Mayr, 1878	131 (30%)	8,7 \pm 11,9 (15 obs)	11 (36%)
<i>Ochetomyrmex</i> sp.	27 (92%)	13,5 \pm 16,3 (2 obs)	1 (100%)
<i>Pheidole oxyops</i> cf. Forel, 1908	210 (66%)	16,1 \pm 27,3 (13 obs)	6* (67%)
<i>Pheidole</i> sp.1	20 (100%)	(1 obs)	1* (100%)
<i>Pheidole</i> sp.2	1 (0%)	(1 obs)	.
<i>Pheidole</i> sp.3	51 (100%)	(2 obs)	2* (50%)
<i>Pheidole</i> sp.4	1 (0%)	(1 obs)	.
<i>Solenopsis</i> sp.1	55 (60%)	9,2 \pm 9,0 (6 obs)	3 (33%)
<i>Solenopsis</i> sp.2	593 (45%)	17,4 \pm 13,0 (34 obs)	28 (46%)
<i>Solenopsis</i> sp.3	34 (23%)	11,3 \pm 12,3 (3 obs)	2 (50%)
Ponerinae			
<i>Pachycondyla villosa</i> (Fabricius, 1804)	68 (54%)	1,2 \pm 0,5 (56 obs)	3* (33%)

...continua...

Tabela 10, Cont.

Pseudomyrmecinae			
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	103 (47%)	1,1 ± 0,3 (96 obs)	2 (0%)
<i>Pseudomyrmex unicolor</i> (Smith, 1855)	5 (60%)	1,0 ± 0,0 (5 obs)	.
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	114 (43%)	1,4 ± 0,9 (82 obs)	4 (25%)
<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	1 (0%)	(1 obs)	.
<i>Pseudomyrmex</i> sp.3	90 (88%)	3,9 ± 3,4 (23 obs)	10 (90%)
<i>Pseudomyrmex</i> sp.4	1 (0%)	(1 obs)	.
Não identificada 1	7 (100%)	2,3 ± 1,5 (3 obs)	1 (0%)
Não identificada 2	19 (5%)	9,5 ± 12,02 (2 obs)	.
Total	6.502 (51%)		231 (51%)
	39 espécies		

[#] 6 ninhos no tronco de árvores, 1 ninho em tronco em decomposição, 15 ninhos no solo

⁺ 21 ninhos no tronco de árvores, 4 ninhos em troco em decomposição

* ninhos no solo

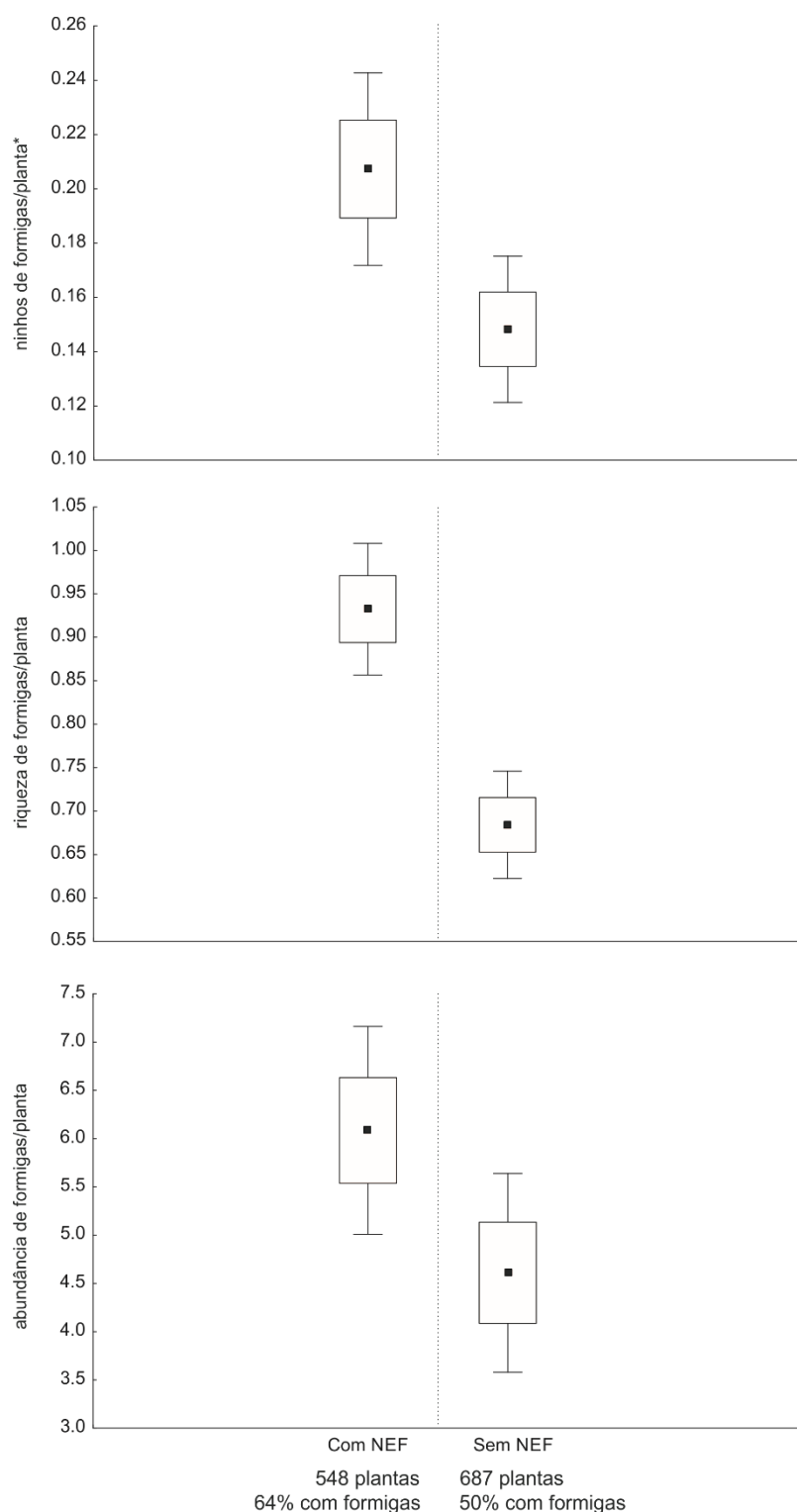


Figura 16 – Ninhos, riqueza e abundância de formigas em plantas com e sem NEFs, em uma área de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil. Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: valores registrados durante a estação chuvosa. *Os dados de ninhos de formigas foram obtidos da amostragem de 550 plantas com NEFs e 688 plantas sem NEFs. Plantas com e sem NEFs diferiram entre si quanto às três variáveis consideradas ($p \leq 0,05$). Das 1.235 plantas amostradas, em 44% não foram observadas formigas (199 com NEFs + 343 sem NEFs).

Tabela 11 – Área total (em m²) das manchas de vegetação estudadas por transecto em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Cada transecto representa uma área de 200 m², totalizando 1.600 m² de amostragem neste estudo.

Transecto\Manchas	Sem NEFs	Com NEFs	Mistas	De plantas com menos de 1 m ou ausentes
Transecto 1	69	40	51	40
Transecto 2	71	36	58	35
Transecto 3	73	35	54	38
Transecto 4	66	47	34	53
Transecto 5	77	52	33	38
Transecto 6	57	58	50	35
Transecto 7	81	44	31	44
Transecto 8	72	50	34	44
Total da área	566	362	345	327
Média ± dp	70,7 ± 7,2	45,2 ± 8,0	43,1 ± 11,1	40,9 ± 6,0

Tabela 12 – Número total de plantas nas manchas de vegetação estudadas por transecto em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. A densidade de plantas por m² (média ± desvio-padrão/mínimo-máximo de indivíduos) foi indicada entre parênteses.

Transecto\Manchas	Sem NEFs	Com NEFs	Mistas
Transecto 1	124 (1,80 ± 0,98/1-5)	53 (1,32 ± 0,47/1-2)	153 (3,00 ± 0,98/2-5)
Transecto 2	103 (1,45 ± 0,65/1-3)	42 (1,17 ± 0,38/1-2)	166 (2,86 ± 0,96/2-5)
Transecto 3	107 (1,46 ± 0,71/1-4)	41 (1,17 ± 0,38/1-2)	132 (2,44 ± 0,66/2-4)
Transecto 4	89 (1,35 ± 0,64/1-4)	63 (1,34 ± 0,60/1-2)	99 (2,91 ± 1,14/2-6)
Transecto 5	101 (1,31 ± 0,57/1-3)	68 (1,31 ± 0,51/1-2)	81 (2,45 ± 0,56/2-4)
Transecto 6	80 (1,40 ± 0,59/1-3)	74 (1,27 ± 0,55/1-3)	131 (2,62 ± 0,70/2-4)
Transecto 7	95 (1,17 ± 0,41/1-3)	52 (1,18 ± 0,39/1-2)	73 (2,35 ± 0,80/2-5)
Transecto 8	95 (1,32 ± 0,58/1-4)	59 (1,18 ± 0,48/1-3)	86 (2,53 ± 0,89/2-6)
Total de plantas	794	452	921
Média ± dp	99,2 ± 13,1	56,5 ± 11,8	115,1 ± 35,1
(Média ± dp)	(1,40 ± 0,67/1-5)	(1,25 ± 0,49/1-3)	(2,67 ± 0,88/2-6)

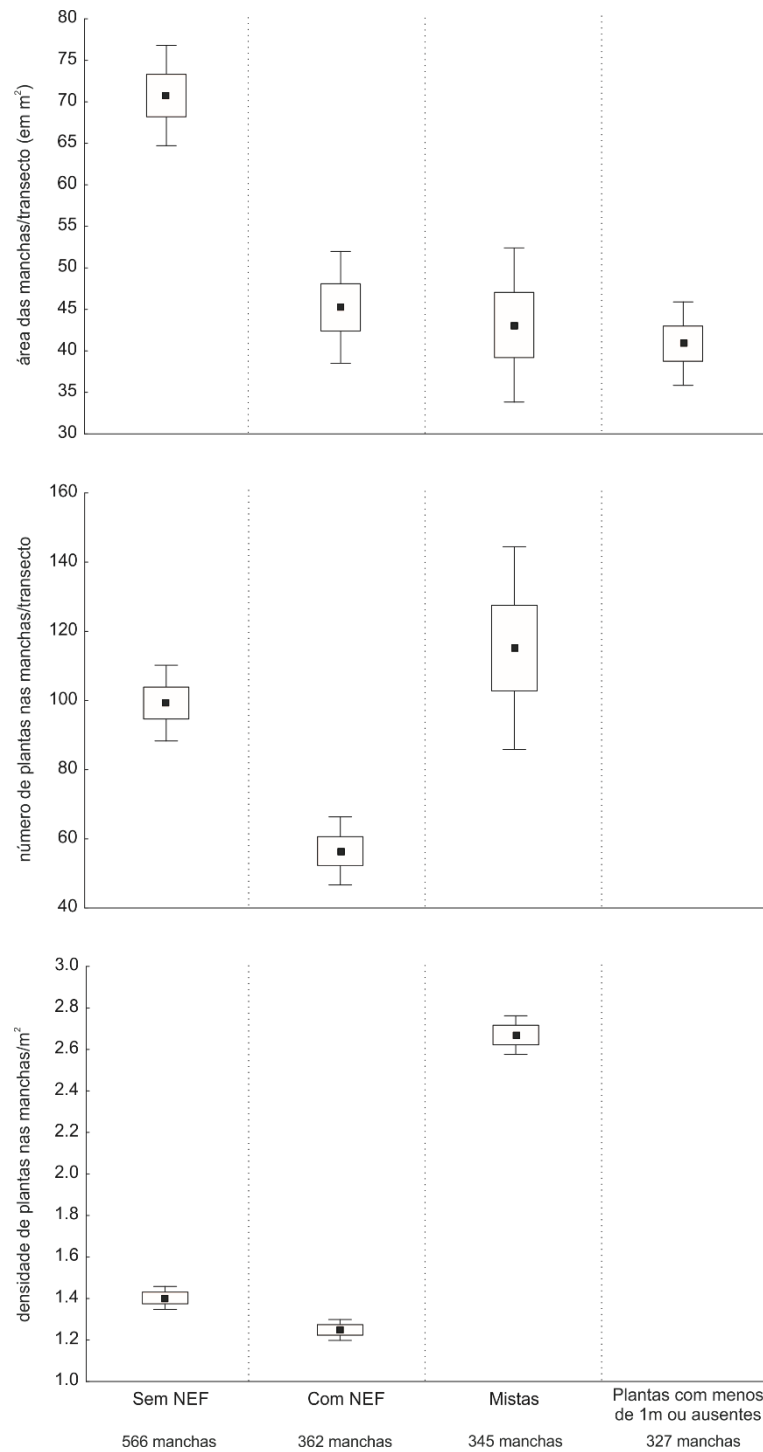


Figura 17 – Área, número e densidade de plantas em manchas contendo apenas plantas sem NEFs, apenas plantas com NEFs e plantas com e sem NEFs (mistas), em uma área de cerrado sentido restrito de Uberlândia/MG, Brasil. Nas manchas contendo plantas com menos de 1 m ou ausentes a amostragem foi apenas da área ocupada. Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: valores registrados durante a estação chuvosa. Manchas com NEFs, manchas mistas e manchas contendo plantas com menos de 1 m de altura ou ausentes apresentaram áreas semelhantes ($p \geq 0,01$). Manchas sem NEFs e manchas mistas apresentaram números semelhantes de plantas ($p \geq 0,01$). A densidade de plantas diferiu entre as três manchas ($p < 0,01$).

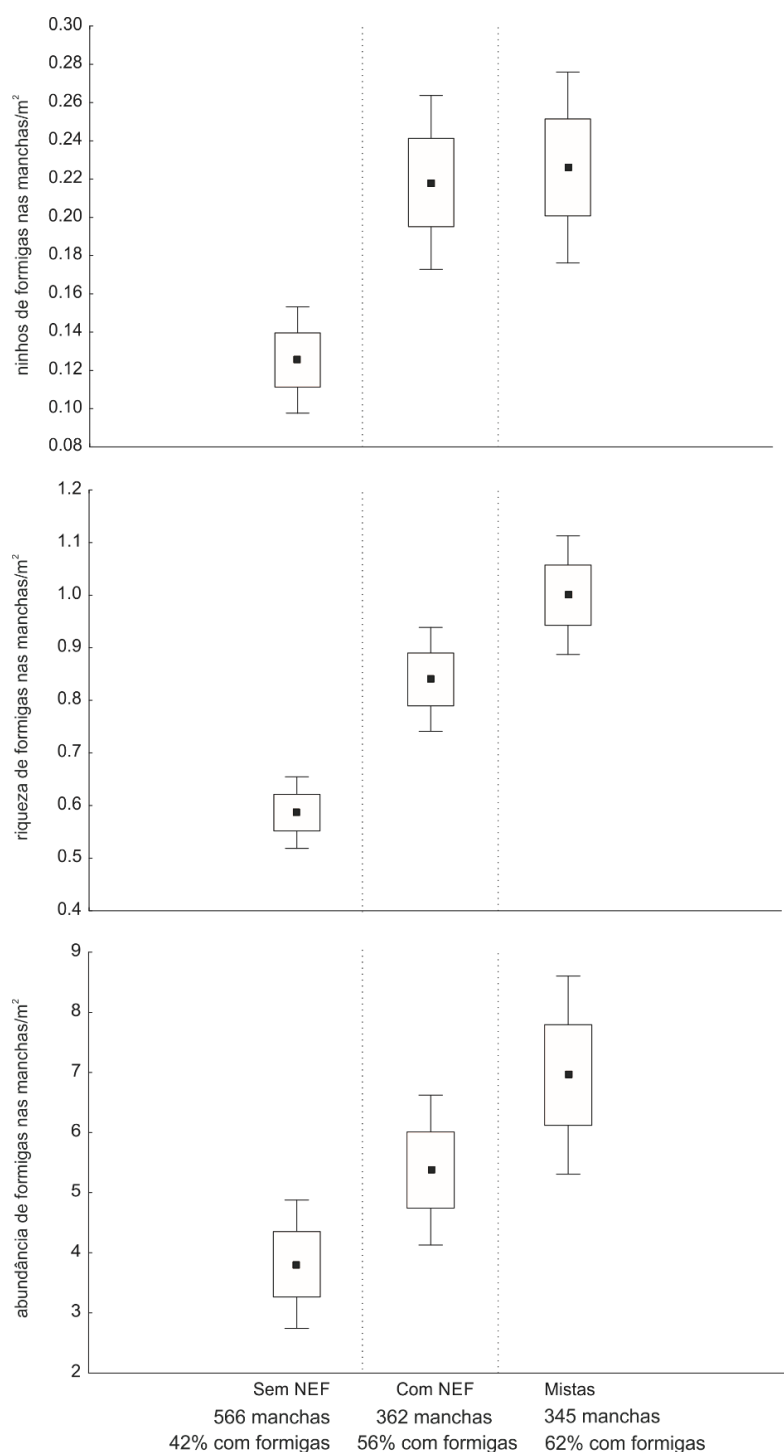


Figura 18 – Ninhos, riqueza e abundância de formigas em manchas de vegetação de cerrado de Uberlândia/MG, Brasil, contendo: apenas plantas sem NEFs; apenas plantas com NEFs; e plantas com e sem NEFs (mistas). Pontos quadrados representam as médias; Colunas representam erro-padrão; Barras representam intervalo de confiança de 95%. No eixo Y: os valores representam a soma dos registros de todas as plantas em 1 m², durante a estação chuvosa. Manchas com NEFs e manchas mistas apresentaram tanto o número de ninhos quanto a riqueza de formigas semelhantes ($p \geq 0,01$). Manchas sem NEFs e manchas mistas diferiram entre si quanto à abundância de formigas ($p < 0,01$); manchas com NEFs apresentaram condição intermediária. Das 1.273 manchas amostradas, em 49% não foram observadas formigas (331 sem NEFs + 158 com NEFs + 131 mistas).

Discussão

O presente estudo, ao observar mais ninhos, além de maior riqueza e abundância de formigas, em plantas/manchas de vegetação com NEFs, comparadas às plantas/manchas de vegetação sem NEFs, apoiou evidências existentes de que o uso de néctar extrafloral traz benefícios para as colônias de formigas. Um estudo com a formiga *Cephalotes pusillus*, por exemplo, mostrou que uma dieta rica em néctar extrafloral, com a ingestão de pelo menos 30 calorias por dia, resultou em cinco vezes mais indivíduos por colônia, com maiores massas corpóreas e mais ovos (Byk e Del-Claro 2011). Então, o impacto positivo significativo na sobrevivência, no crescimento e na reprodução das formigas, proporcionado pelo uso de tal recurso alimentar (Lach et al. 2009), explicaria o benefício de residirem próximo aos NEFs, pois assim podem ser visitados frequentemente. Adicionalmente, tais estruturas vegetais representam a oferta de um recurso previsível no tempo/espço (Rico-Gray e Oliveira 2007; ver também Capítulo I) e uma fonte confiável de água, açúcar e aminoácidos (Rudgers e Gardener 2004; González-Teuber e Heil 2009).

Vários fatores, como condições microclimáticas (Perfecto e Vandermeer 1996), interações intra/interespecíficas (Fonseca 1999) e disponibilidade de recursos (Blüthgen e Feldhaar 2010), influenciam a distribuição dos ninhos das formigas e suas áreas de forrageamento. Os resultados deste estudo, semelhantemente a outros (Retana et al. 2004; Wagner e Nicklen 2010), mostraram que a localização de fontes alimentares no ambiente afeta tanto onde as formigas forrageiam quanto onde nidificam. De acordo com a “hipótese de nutrição” (*sensu* Wagner 1997), as plantas também seriam beneficiadas com a existência de ninhos de formigas próximos, atraídos pela secreção de néctar extrafloral. Ao revelar mais ninhos de formigas em manchas contendo NEFs do que em manchas sem NEFs, os resultados do presente estudo demonstram que uma das condições para que esta hipótese seja verdadeira, de fato, acontece. Simultaneamente, a “hipótese de proteção contra herbívoros” (*sensu* Bentley 1977) também não foi excluída, pois mostrou-se que o forrageamento das formigas foi afetado pela oferta de néctar extrafloral. Complementarmente, no Capítulo II mostrou-se que o tamanho das plantas diferiu entre espécies com e sem NEFs, e sugeriu-se que as plantas com NEFs eram maiores por serem mais visitadas pelas formigas.

Este estudo mostrou, ineditamente, que mesmo manchas de vegetação contendo uma mistura de plantas com e sem NEFs apresentam níveis altos de presença de formigas. O registro de muitos ninhos e alta riqueza/abundância de formigas em manchas mistas

encontra respaldo nos estudos que verificaram que a riqueza de formigas está positivamente correlacionada com a riqueza/densidade de espécies vegetais (Ribas et al. 2003) e com o grau de sobreposição do dossel (Powell et al. 2011). Em contrapartida, as manchas contendo apenas plantas com NEFs apresentaram a menor densidade de plantas, mas se assemelharam às manchas mistas em relação à presença das formigas. Possivelmente, esse padrão será melhor compreendido com o auxílio de estudos sobre a influência das características do solo nas relações plantas-formigas (e.g. Dáttilo et al. 2013).

Estudos mostraram que plantas situadas em meios com solo possuindo pH próximo ao neutro tendem a produzir néctar com elevadas concentrações de açúcares e aminoácidos (Gardener e Gillman 2001; Burkle e Irwin 2009). Nesse sentido, embora a densidade de plantas tenha diferido entre manchas contendo apenas plantas com NEFs e manchas mistas, hipotetiza-se que o pH do solo e os níveis de solutos atrativos às formigas no néctar extrafloral produzido não variem entre os dois tipos de manchas. Por isso, seriam semelhantes quanto à presença de formigas. Adicionalmente, plantas com NEFs de morfotipo elevado podem apresentar médias de volume de néctar e concentração de açúcar maiores que as de plantas com outros tipos de NEFs (Díaz-Castelazo et al. 2005). Estas últimas, de acordo com os resultados do Capítulo II, apresentaram menos formigas que as plantas com NEFs do tipo elevado. Então, sugere-se que suas respectivas porcentagens na vegetação sejam importantes para influenciar a presença desses insetos. Este detalhe, ao ser investigado futuramente, poderá esclarecer a semelhança entre as manchas quanto ao número de ninhos e riqueza de formigas. Por outro lado, a maior abundância destes insetos em manchas mistas pode ser explicada pela possibilidade de plantas com NEFs serem mais acessíveis, ao possuírem grande sobreposição de dossel, quando misturadas às sem NEFs.

A fim de esclarecer porque a presença das formigas foi semelhante entre manchas com NEFs e manchas mistas, mas diferiu em manchas sem NEFs, investigações adicionais serão realizadas para verificar se a composição, abundância e o tamanho das espécies de plantas explicam o padrão encontrado. Provavelmente: (i) as manchas contendo apenas plantas com NEFs teriam grande presença de formigas, porque abrangem espécies de plantas muito abundantes, com maiores tamanhos, a exemplo de *Pterodon pubescens*, *Caryocar brasiliense* e *Qualea grandiflora*; (ii) as manchas mistas também teriam níveis similares de presença de formigas, porque abrangem espécies de plantas pouco abundantes, com menores tamanhos, como *Diospyros burchellii*, *Guapira*

noxia e *Vochysia cinnamomea*, dentre as plantas sem NEFs, e *Stryphnodendron polyphyllum*, *Bauhinia rufa* e *Q. parviflora*, dentre as plantas com NEFs; (iii) as manchas contendo apenas plantas sem NEFs teriam menos formigas e ninhos, porque abrangem espécies de plantas muito abundantes, com tamanhos intermediários, a exemplo de *Roupala montana*, *Styrax ferrugineus* e *Blepharocalyx salicifolius* – ver também os resultados do Capítulo II.

Outros aspectos contribuem para explicar a maior presença das formigas em manchas de vegetação com NEFs, comparadas às manchas sem NEFs. As plantas aos serem atacadas por herbívoros podem aumentar a produção de néctar extrafloral e se tornarem mais atrativas às formigas (Pulice e Packer 2008; Lach et al. 2009; veja também Korndörfer e Del-Claro 2006). Uma produção contínua de néctar extrafloral pode ser induzida pelas formigas, ao impedirem a acumulação do néctar nos NEFs (Heil et al. 2000). Esses insetos também são atraídos pela presença de outros recursos alimentares na vegetação, como presas artrópodes e/ou exsudações de insetos trofobiontes (Yamamoto e Del-Claro 2008; Kaminski et al. 2010). O consumo de *honeydew* (exsudação de hemípteros), em especial, assim como o de néctar extrafloral, tende a ser mais intenso no período chuvoso (Lopes 1995; ver também Capítulo I). Entretanto, os estudos comparativos sobre a associação de formigas e plantas mediada pela oferta desses dois recursos são escassos (Rico-Gay et al. 1998; Blüthgen et al. 2000; Blüthgen et al. 2004), e no Cerrado faltam registros quantitativos das interações entre formigas e insetos trofobiontes em plantas com e sem NEFs. Embora no presente estudo não foram possíveis tais registros, pois o encontro de insetos trofobiontes foi insuficiente na área e no período de amostragem, considera-se que tal avaliação complementar a interpretação dos padrões observados quanto à presença de formigas nos três tipos de manchas de vegetação.

Conclusão

O presente estudo exemplifica como as relações interespecíficas estabelecidas por meio do consumo de recursos variam de acordo com a disponibilidade destes no espaço. Entretanto, pela primeira vez, abordou-se como o arranjo espacial de plantas com e sem NEFs influencia a fauna de formigas associadas à vegetação. Mostrou-se, de modo inédito, o quanto no Cerrado é importante ter os dois tipos de plantas misturados para proporcionar maior riqueza na comunidade de formigas. Também sugeriu-se que as hipóteses “de nutrição” e “de proteção contra herbívoros” podem não ser mutuamente exclusivas. Algumas perguntas que surgiram com o presente estudo também merecem destaque e constituirão o princípio de investigações complementares: (i) Como a fauna de herbívoros é afetada pela presença diferencial das formigas entre as manchas de vegetação? (ii) Como as interações formigas-plantas-herbívoros variam sazonalmente entre as manchas? Acredita-se que o conhecimento completo desse contexto pode ser relevante para orientar a recuperação de áreas desmatadas no Cerrado, de modo a colaborar para o sucesso dos esforços.

Referências Bibliográficas

- Bentley BL (1977) Extrafloral nectaries and protection by pugnacious body-guards. *Annu Rev Ecol Syst* 8:407–427
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitía W, Jaffé K, Morawetz W, Barthlott W (2000) How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125:229–240
- Blüthgen N, Feldhaar H (2010) Food and shelter: how resources influence ant ecology. In: Lach L, Parr CL, Abbott KL (eds). *Ant ecology*. Oxford University Press, Oxford, pp 115–136
- Blüthgen N, Stork NE, Fiedler K (2004) Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* 106:344–358
- Borer ET, Seabloom EW, Shurin JB, Anderson KE, Blanchette CA, Broitman B, Cooper SD, Halpern BS (2005) What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology* 86:528–537
- Burkle LA, Irwin RE (2009) The effects of nutrient addition on floral characters and pollination in two subalpine plants, *Ipomopsis aggregate* and *Linum lewisii*. *Plant Ecol* 203:83–98
- Byk J, Del-Claro K (2011) Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Popul Ecol* 53:327–332
- Chase JM (1996) Varying resource abundances and competitive dynamics. *Am Nat* 147:649–654
- Dáttilo W, Rico-Gray V, Rodrigues DJ, Izzo TJ (2013) Soil and vegetation features determine the nested pattern of ant-plant networks in a tropical rainforest. *Ecol Entomol* 38:374–380
- Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969–972
- Davidson DW, Lessard J-P, Bernau CR, Cook SC (2007) The tropical ant mosaic in a primary Bornean rain forest. *Biotropica*, 39:468–475
- Davidson DW, McKey D (1993) The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J Hymenoptera Res* 2:13–83
- Del-Claro K, Berto V, Reu W (1996) Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *J Trop Ecol* 12:887–892
- Del-Claro K, Guillermo-Ferreira R, Almeida EM, Zardini H, Torezan-Silingardi HM (2013) Ants visiting the post-floral secretions of pericarpial nectaries in *Palicourea rigida* (Rubiaceae) provide protection against leaf herbivores but not against seed parasites. *Sociobiology* 60:217–221
- Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V, Ortega F, Ángeles G (2005) Morphological and secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of coastal Veracruz, Mexico. *Ann Bot* 96:1175–1189
- Dupré C, Ehrlén J (2002) Habitat configuration, species traits and plant distributions. *J Ecol* 90:796–805
- Fonseca CR (1999) Amazonian ant-plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. *J Trop Ecol* 15:807–825
- Gardener MC, Gillman MP (2001) The effects of soil fertilizer on amino acids in the floral nectar of corncockle, *Agrostemma githago* (Caryophyllaceae). *Oikos* 92:101–106

- González-Teuber M, Heil M (2009) The role of extrafloral nectar amino acids for the preferences of facultative and obligate ant mutualists. *J Chem Ecol* 35:459–468
- Heil M (2011) Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends Plant Sci* 16:191–200
- Heil M, Fiala B, Baumann B, Linsenmair KE (2000) Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Funct Ecol* 14:749–757
- Heil M, Hilpert A, Krüger R, Linsenmair KE (2004) Competition among visitors to extrafloral nectaries as a source of ecological costs of an indirect defence. *J Trop Ecol* 20:201–208
- Kaminski LA, Freitas AVL, Oliveira PS (2010) Interaction between mutualisms: ant-tended butterflies exploit enemy-free space provided by ant-treehopper associations. *Am Nat* 176:322–334
- Korndörfer AP, Del-Claro K (2006) Ant defense versus induced defense in *Lafoensia pacari* (Lythraceae), a myrmecophilous tree of the Brazilian cerrado. *Biotropica* 38:786–788
- Lach L, Hobbs RJ, Majer JD (2009) Herbivory-induced extrafloral nectar increases native and invasive ant worker survival. *Popul Ecol* 51:237–243
- Ledo A, Montes F, Condés S (2012) Different spatial organization strategies of woody plant species in a montane cloud forest. *Acta Oecol* 38:49–57.
- Lopes BC (1995) Treehoppers (Homoptera, Membracidae) in southeastern Brazil: use of host plants. *Rev Bras Zool* 12: 595–608
- Machado SR, Morellato LPC, Sajo MG, Oliveira PS (2008) Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian Cerrado. *Plant Biol* 10:660–673
- Marazzi B, Bronstein JL, Koptur S (2013) The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Ann Bot* 111:1243–1250
- Melo Y, Córdula E, Machado SR, Alves M (2010) Morfologia de nectários em Leguminosae *sensu lato* em áreas de caatinga no Brasil. *Acta Bot Bras* 24:1034–1045
- Morellato LPC, Oliveira PS (1991) Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil. *Flora* 185:33–38
- Mougi A, Kondoh M (2012) Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science* 337:349
- Nahas L, Gonzaga MO, Del-Claro (2012) Emergent impacts of ant and spider interactions: herbivory reduction in a tropical savanna tree. *Biotropica* 44:498–505
- Oliveira PS (1997) The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Funct Ecol* 11:323–330
- Oliveira PS, Freitas AVL (2004) Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557–570
- Oliveira PS, Leitão-Filho HF (1987) Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of Cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 19:140–148
- Oliveira PS, Rico-Gray V, Díaz-Castelazo C, Castillo-Guevara C (1999) Interaction between ants, extrafloral nectaries, and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Funct Ecol* 13:623–631

- Perfecto I, Vandermeer J (1996) Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 108:577–582
- Powell S, Costa AN, Lopes CT, Vasconcelos HL (2011) Canopy connectivity and the availability of diverse nesting resources affect species coexistence in arboreal ants. *J Anim Ecol* 80:352–360
- Pulice CE, Packer AA (2008) Simulated herbivory induces extrafloral nectar production in *Prunus avium*. *Funct Ecol* 22:801–807
- Retana J, Xavier-Picó F, Rodrigo A (2004) Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos* 105:377–385
- Ribas CR, Schoereder JH, Pic M, Soares SM (2003) Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecol* 28:305–314
- Rico-Gray V, García-Franco JG, Palacios-Rios M, Díaz-Castelazo C, Parra-Tabla V, Navarro JA (1998) Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. *Biotropica* 30:190–200
- Rico-Gray V, Oliveira PS (2007) The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press, Chicago. 331 pp
- Rudgers JA, Gardener MC (2004) Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. *Ecology* 85:1495–1502
- Schoereder JH, Sobrinho TG, Madureira MS, Ribas CR, Oliveira PS (2010) The arboreal ant community visiting extrafloral nectaries in the Neotropical cerrado savanna. *Terr Arthropod Rev* 3:3–27
- Thébault E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329:853–856
- Thompson JN (2013) *Relentless Evolution*. University of Chicago Press, Chicago. 499 pp.
- Torres JA (1984) Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. *Biotropica* 16:284–295
- Wagner D (1997) The influence of ant nests on *Acacia* seed production, soil chemistry, and herbivory. *J Ecol* 85:83–94
- Wagner D, Kay A (2002) Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. *Evol Ecol Res* 4:293–305
- Wagner D, Nicklen EF (2010) Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition? *J Ecol* 98:614–624
- Yamamoto M, Del-Claro K (2008) Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Camponotini) in the Brazilian tropical savanna. *Acta Ethol* 11:55–65

CONCLUSÃO GERAL

O presente estudo indicou, pela primeira vez, que as interações planta-formiga mediadas pela oferta de néctar extrafloral podem estar condicionadas à mudança sazonal. Determinadas espécies de plantas e formigas interagiram mais frequentemente. Estas relações foram mais frequentes e marcadamente influenciadas pela sazonalidade, assim como afetadas pela oferta de néctar extrafloral, o que permite concluir que tais fatores são relevantes para explicar como a diversidade nesta comunidade se mantém no Cerrado.

Adicionalmente, este estudo indicou que, além da presença de plantas com NEFs na vegetação de Cerrado, fatores como abundância vegetal e variações na localização e nos morfotipos dos NEFs contribuem para estruturar a fauna de formigas associadas. As diferenças de riqueza e abundância de formigas entre espécies vegetais com e sem NEFs, variando conforme a abundância das plantas, podem explicar as diferenças de tamanho entre esses grupos vegetais. Provavelmente, as diferenças de visitação por esses insetos afetam o desempenho das plantas e, conseqüentemente, sua abundância. Assim, é possível que as plantas que ofertam néctar extrafloral cresçam mais rapidamente e/ou atinjam maiores tamanhos por serem beneficiadas com a proteção de formigas. O encontro desses insetos pode ser maior quando há presença de NEFs em espécies de plantas muito abundantes, quando estas glândulas estão localizadas tanto em estruturas reprodutivas quanto vegetativas, e/ou apresentam o morfotipo elevado.

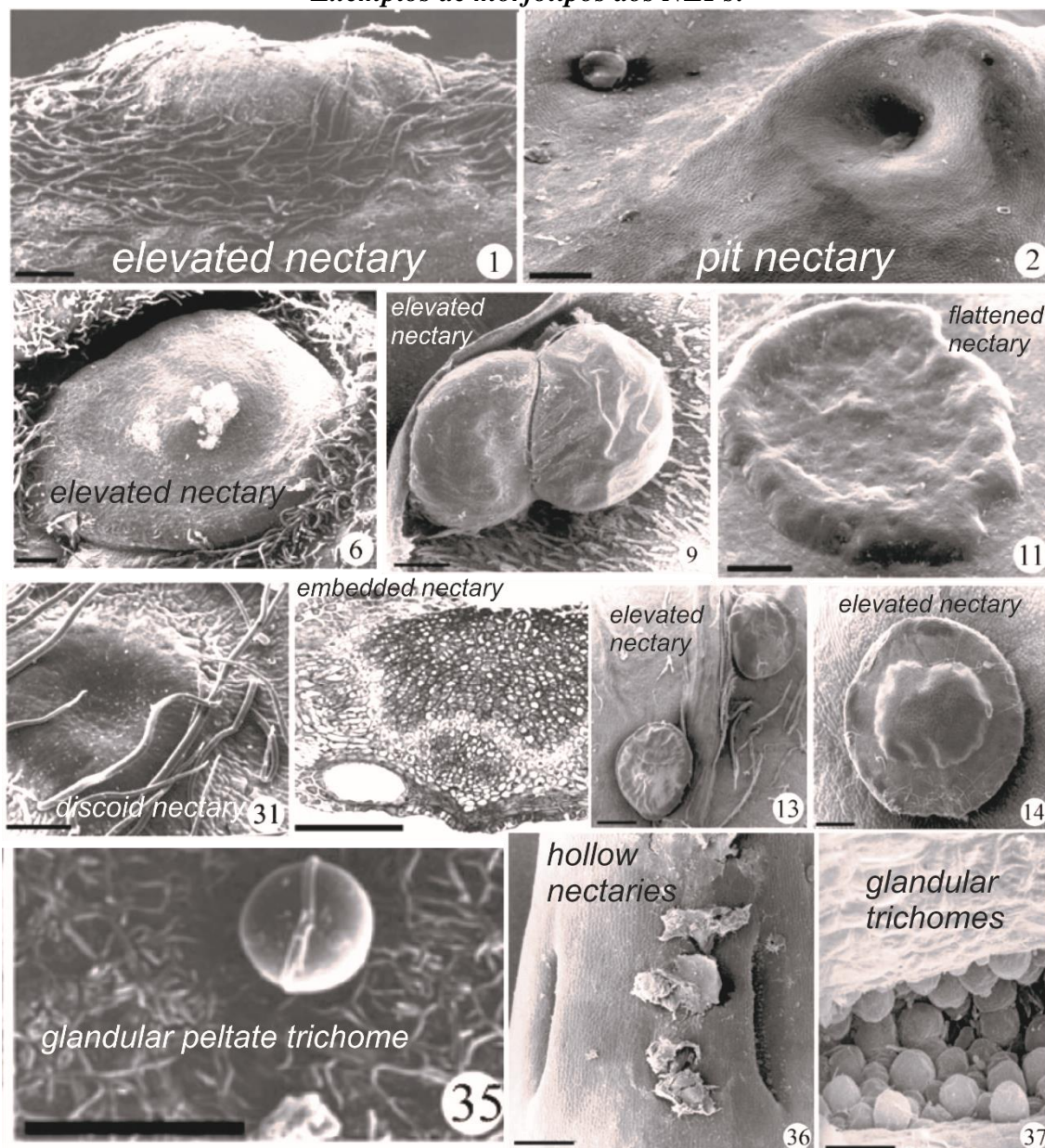
O presente estudo exemplifica como as relações interespecíficas estabelecidas por meio do consumo de recursos variam de acordo com a disponibilidade destes no espaço. Entretanto, pela primeira vez, abordou-se como o arranjo espacial de plantas com e sem NEFs influencia a fauna de formigas associadas à vegetação. Mostrou-se, de modo inédito, o quanto no Cerrado é importante ter os dois tipos de plantas misturados para proporcionar maior riqueza na comunidade de formigas. Também sugeriu-se que as hipóteses “de nutrição” e “de proteção contra herbívoros” não são mutuamente exclusivas.

ANEXO

Detalhes sobre a morfologia dos nectários extraflorais (NEFs) podem ser encontrados em:

1. Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V, Ortega F, Ángeles G (2005) Morphological and secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of coastal Veracruz, Mexico. *Ann Bot* 96:1175–1189
2. Machado SR, Morellato LPC, Sajo MG, Oliveira PS (2008) Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian Cerrado. *Plant Biol* 10:660–673

Exemplos de morfotipos dos NEFs:



Fonte: Machado et al. (2008) Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian Cerrado. *Plant Biol* 10, págs. 662, 663, 666, 667

Detalhes sobre a secreção (volume) de néctar extrafloral e sua concentração de açúcar agrupados de acordo com a morfologia dos NEFs podem ser encontrados em:

1178 Díaz-Castelazo et al. — *Morphology, Taxonomy and Ecology of Extrafloral Nectaries*

sugar concentration (C) was calculated [$C_1 = (V_2C_2)/V_1$]. Although nectar data for each species are reported here, variation among individuals is also specified [mean and standard deviation (SD)]; when a plant species has more than one morphological type of EFN, location of the glands is specified. After the nectar had been measured, the plant tissues where EFNs are located were collected from the selected plant species and fixed with glutaraldehyde.

Laboratory procedures

The material was dehydrated with a graded ethanol series and the tissue samples were infiltrated and embedded in polyethyleneglycol (1500 mol). Using a Leika 820 rotatory

TABLE 2. Mean (\pm s.d.) nectar secretion and sugar concentration for plant species grouped according to EFN morphology

Nectary 'morphotype'	Mean nectar volume (μ L)	Mean sugar concentration (%)
Unicellular	1.45 \pm 0.95	31.77 \pm 0.33
Capitate	1.9 \pm 0.42	9.95 \pm 9.12
Peltate	0.66 \pm 0.01	10.52 \pm 4.62
Scale-like	0.42 \pm 0.55	39.62 \pm 38.56
Flattened	0.68*	8.18*
Hollow	2.05 \pm 2.05	8.70 \pm 3.25
Transformed	1.79 \pm 1.29	17.94 \pm 15.74
Elevated	2.8 \pm 0.95	34.72 \pm 30.55

*, Only one measure of nectar.

Fonte: Díaz-Castelazo et al. (2005) Morphological and secretory characterization of extrafloral nectaries in plants of coastal Veracruz, Mexico. Ann Bot 96, pág.1178