

**Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia**

**INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM MALPIGHIACEAE NO
CERRADO: COMPARTILHAMENTO DE GUILDAS DE
HERBÍVOROS E VARIAÇÕES NOS RESULTADOS DA
INTERAÇÃO FORMIGA-PLANTA**

Andréa Andrade Vilela

2010

Andréa Andrade Vilela

**INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM MALPIGHIACEAE NO
CERRADO: COMPARTILHAMENTO DE GUILDAS DE
HERBÍVOROS E VARIAÇÕES NOS RESULTADOS DA
INTERAÇÃO FORMIGA-PLANTA**

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

Orientador
Prof.Dr.Kleber Del Claro

Co-orientador (a)
Prof. Dr^a Helena Maura Torezan-Silingardi

**Uberlândia
Fevereiro-2010**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

V699i Vilela, Andréa Andrade, 1986-
Interações ecológicas em *Malpighiaceae* no cerrado [manuscrito] :
compartilhamento de guildas de herbívoros e variações nos resultados da
interação formiga-planta / Andréa Andrade Vilela. - 2010.
50 f. : il.

Orientador: Kleber Del Claro.

Co-orientador: Helena Maura Torezan-Silingardi.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Progra-
ma de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.
Inclui bibliografia.

1. Interação inseto-planta - Teses. I. Del-Claro, Kleber. II. Silingardi,
Helena Maura Torezan, 1968 - . III. Universidade Federal de Uberlândia.
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais.

CDU: 595.7-155.7

*Essa dissertação é dedicada aos meus pais,
cujo amor e apoio tornaram possível a
conclusão de mais uma importante etapa
da minha vida.*

Agradecimentos

Agradeço a Deus por tantas alegrias em minha vida. Aos meus pais, Tereza Cristina e Joarez, por todo o amor, dedicação e incentivo, às minhas queridas irmãs, Paula e Renata, pelo apoio e à minha tia, sempre preocupada comigo. Agradeço ao meu namorado, Tiago, pelo carinho e companheirismo em todos esses anos.

Ao Prof. Dr. Kleber Del Claro que, além de ser o orientador deste trabalho foi um grande amigo, sempre disposto a ajudar e compartilhar suas idéias e conhecimentos. Agradeço pela oportunidade, apoio e confiança durante todo o trabalho.

Agradeço muito à minha co-orientadora Prof^a Dra. Helena Maura Torezan Silingardi por toda a amizade, dedicação, paciência e por todas as valiosas sugestões durante o trabalho.

Agradeço a todos os companheiros do LECI, que me ajudaram cada um de uma maneira muito especial: Fernanda Alves Martins, Estevão Alves, Alexandra Bachtold, Ceres Belchior, Larrisa Nahas, Everton Tizo, Graziella Diogenes, Jonas Byk e Vanessa Stefani.

Agradeço à Denise Lange não somente pela companhia no campo, pela ajuda na identificação das formigas e por tirar minhas dúvidas, mas também por ter se tornando uma grande amiga.

A CAPES que concedeu uma bolsa de mestrado, à coordenação e aos professores do programa de pós-graduação em ecologia e conservação de recursos naturais da UFU e a todos os colegas de mestrado.

Agradeço aos meus amigos e a todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho. Muito obrigada!!

ÍNDICE

Introdução	1
Material e Métodos	10
2.1. Área de estudo.....	10
2.2. Espécies.....	11
2.3. Análise da fenologia.....	13
2.4. Análise das guildas de formigas e herbívoros através dos dados de abundância e riqueza de espécies	14
2.5. Manipulação Experimental	15
2.5.1. Análise da herbivoria foliar.....	15
2.5.2. Análise da herbivoria floral.....	16
Resultados	17
3.1. Análise da fenologia da floração.....	17
3.2. Análise das guildas de herbívoros através de dados de abundância e riqueza de espécies	18
3.3. Resultados da manipulação experimental	20
3.3.1. Herbivoria foliar.....	20
3.3.2 Herbivoria floral.....	22
3.4. Fatores bióticos capazes de interferir nos resultados das interações planta-formiga.....	22
3.4.1. Variação temporal na abundância e identidade das formigas associadas aos NEFs.	22
3.4.2. Variação temporal na abundância dos herbívoros principais das quatro espécies de Malpighiaceae	25
3.4.2.1. <i>Peixotoa tomentosa</i>	25
3.4.2.2. <i>Banisteriopsis laevifolia</i>	27
3.4.2.3 <i>Banisteriopsis campestris</i> e <i>Banisteriopsis malifolia</i>	29
Discussão	32
Conclusão	39
Referências Bibliográficas	40

LISTA DE TABELAS

1. Lista de ocorrência de insetos herbívoros encontrados em *Peixotoa tomentosa*, *Banisteriopsis laevifolia*, *Banisteriopsis campestris* e *Banisteriopsis malifolia* durante o período reprodutivo de cada espécie, entre junho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG -----19
2. Lista de ocorrência das morfoespécies de formigas encontradas em *P.tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B.malifolia* durante o período de junho de 2008 a junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG -----23

LISTA DE FIGURAS

1. Vista aérea do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), Minas Gerais
-----10
2. Flores de *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. malifolia*-----13
3. Variação temporal da floração das espécies *P.tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B malifolia* entre junho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG -----17
4. Floração sequencial das espécies *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. malifolia* entre os meses de junho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG -----18
5. Análise de agrupamento das guildas de herbívoros presentes em *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. malifolia* entre os meses de junho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG -----20
6. Diferença na intensidade dos danos foliares entre os grupos controle e tratamento para as espécies *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. malifolia* -----21
7. Variação temporal da abundância de formigas visitantes de nectários extraflorais (NEFs) nas espécies *P.tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B.malifolia* entre os meses de julho de 2008 e maio de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/ MG -----23
8. Formigas em *P. tomentosa* no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG -----24
9. Variação temporal da floração da *P. tomentosa* e da abundância de tisanópteros nas quatro espécies de Malpighiaceae estudadas entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG -----25
10. Tisanópteros nas flores de *P. tomentosa* no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG -----26
11. Diferença na abundância de herbívoros secundários entre os grupos controle e tratamento para a espécie *P. tomentosa* -----26

12. Variação temporal da floração da *B. laevifolia* e da abundância de curculionídeos nas quatro espécies de Malpighiaceae estudadas entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia /MG-----27
13. Botões florais de *B. laevifolia* -----28
14. Diferença na abundância de herbívoros secundários entre os grupos controle e tratamento para a espécie *B. laevifolia*-----28
15. Variação temporal da floração das espécies *B. campestris* e *B. malifolia* e da abundância de cochonilhas nas quatro espécies de Malpighiaceae estudadas entre os meses de julho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia /MG-----29
16. Indivíduo de cochonilha em botão de *B. campestris* no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG -----30
17. Diferença na abundância de cochonilhas entre os grupos controle e tratamento para as espécies *B. campestris* e *B. malifolia* -----30
18. Diferença na abundância de herbívoros secundários entre os grupos controle e tratamento para as espécies *B. campestris* e *B. malifolia*-----31
19. Fenologia da floração das quatro espécies de Malpighiaceae estudadas entre os meses de junho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG-----33

Interações ecológicas em Malpighiaceae no Cerrado: compartilhamento de guildas de herbívoros e variações nos resultados da interação formiga-planta

RESUMO - Interações ecológicas representam ferramentas essenciais para a melhor compreensão das comunidades naturais, tendo nas relações animal-planta importantes modelos de estudo. Para isso, tornam-se necessárias análises fenológicas dos eventos vegetativos e reprodutivos das plantas, capazes de demonstrar as estratégias de floração e com isso, as formas de organização temporal dos recursos disponíveis para os herbívoros. A floração sequencial fornece recursos consecutivamente ao longo do ano, o que favorece o compartilhamento das plantas por guildas de insetos herbívoros. Esses animais geram impactos negativos no valor adaptativo das plantas, que em resposta desenvolvem defesas, tais como as associações de proteção com formigas através dos nectários extraflorais. Porém, essas relações representam sistemas de mutualismos condicionados às variações espaciais e temporais do ambiente, capazes de apresentar resultados que variam de positivos a negativos sobre o valor adaptativo das espécies interagentes. Diante disso, o presente estudo verificou se a fenologia sequencial entre espécies de malpighiáceas resulta no compartilhamento de guildas de herbívoros e se a associação com formigas é capaz de reduzir os danos da herbivoria foliar e floral. O trabalho de campo foi realizado no cerrado *sensu stricto* do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Uberlândia/MG entre junho de 2008 e junho de 2009 com as espécies *Peixotoa tomentosa*, *Banisteriopsis laevifolia*, *Banisteriopsis campestris* e *Banisteriopsis malifolia*. Foram coletados dados de fenologia e abundância e riqueza de formigas e herbívoros. Além disso, foi realizada uma manipulação experimental em campo, sendo o controle sem a exclusão de formigas e o tratamento com a exclusão de formigas para análises de herbivoria foliar e floral. Os resultados mostraram que há floração sequencial entre as espécies em estudo e que a guilda de herbívoros acompanhou a sazonalidade na oferta de recursos dessas plantas. Sugere-se que essa estratégia de floração tenha contribuído para o compartilhamento da guilda, pois confere um suprimento alimentar ininterrupto para os herbívoros. A manipulação experimental mostrou proteção das formigas contra a herbivoria foliar, porém, não houve proteção nas estruturas reprodutivas. Nesse caso, é possível que as variações temporais na abundância dos principais herbívoros, assim como características comportamentais dos herbívoros e formigas tenham diminuído ou eliminado o efeito benéfico das formigas para a produtividade das plantas. No caso da *P. tomentosa*, limitações morfológicas das formigas impediram que os tripses (Thysanoptera) fossem removidos das plantas, o que causou sérios danos às estruturas reprodutivas. A espécie *B. laevifolia* pode ter sido afetada pela alta abundância de besouros endofíticos da família Curculionidae. No caso da *B. campestris* e *B. malifolia*, é provável que associações de formigas com cochonilhas tenham afetado negativamente o sucesso reprodutivo dessas espécies. Os resultados da fenologia mostraram que essas plantas compartilham guildas de fitófagos que utilizam os mesmos tipos de recursos e estratégias na ocupação de seus nichos, atuando de modo similar no ecossistema. Com o estudo dessas interações formiga-planta foi possível mostrar que a proteção contra os herbívoros está sujeita às condicionalidades do meio biótico. Com isso, torna-se fundamental o estudo de como os fatores que influenciam as interações estão variando no tempo e no espaço para se ter uma melhor compreensão da ecologia das relações multitróficas nas comunidades naturais.

PALAVRAS-CHAVE: Relações multitróficas; herbivoria; variação temporal

Ecological interactions in Malpighiaceae in the Cerrado: sharing of guilds from herbivores and variations in the results of ant-plant interaction

ABSTRACT- Ecological interactions represent essential tools for a better understanding of natural communities, having in animal-plant relationships important models for study. For that, become needful phenological analyses of plants, capable of demonstrating the flowering strategies and with it the ways of temporal organization of resources available for herbivores. The sequential flowering provides with resources consecutively along the year, what favors the sharing of plants for guilds of herbivorous. Herbivores generate negative impacts in the adaptive value of plants, which, in reply, develop defenses such as associations of protection with ants through extrafloral nectaries. However, those relationships represent systems of mutualisms conditioned variations of the environment, capable of presenting results that change from positive to negative on the adaptive value of the interacting species. In the face of that, the present study verified whether the sequential phenology among species of malpighiaceae results in sharing of guilds of herbivores and whether the association with ants is capable of reducing the damage herbivory. The field work was carried out in the cerrado *sensu stricto* of the Clube de Caça e Pesca Itororó of Uberlândia, Uberlândia/MG, between June 2008 and June 2009, with the species *Peixotoa tomentosa*, *Banisteriopsis laevifolia*, *Banisteriopsis campestris* and *Banisteriopsis malifolia*. Data on phenology and abundance and richness of ants and herbivores were collected. Moreover, experimental handling in field was carried out, being the control, without ant exclusion, and the treatment, with the ant exclusion for analyses of herbivory. Results have shown that there is sequential flowering among the species that were studied and that the guild of herbivores followed the seasonality in the resources offer of those plants. It is suggested that this flowering strategy has contributed for the guild sharing, since it gives an uninterrupted food supply. The experimental handling has shown ant protection against the foliar herbivory, but there was not protection in the reproductive structures. In that case, it is possible that the temporal variations in the abundance of the main herbivores, as well as behavioral characteristics of herbivores and ants have decreased or eliminated the beneficial effect of ants to the plant productivity. In the case of the *P. tomentosa*, morphological limitations of ants impeded the thrips (Thysanoptera) were removed from plants, what caused severe damage in reproductive structures. The species *B. laevifolia* can have been affected by the high abundance of endophytic beetles of the family Curculionidae. In the case of the *B. campestris* and *B. malifolia*, it is probable that ant associations with cochineal insects have affected negatively the reproductive success of those species. Phenology results have shown that those plants share guilds of phytophagous insects which use the same types of resources and strategies in the occupation of their niches by acting in a similar way in the ecosystem. With the study of those plant-ant interactions it was possible to show that the protection against herbivores is subjected to the conditionalities of the biotic medium. Thus, the study of how factors influencing the interactions are varying in time and in space becomes fundamental in order to have a better understanding of ecology of multitrophic relationships in natural communities.

KEY WORDS: Multitrophic relationships; herbivory; temporal variation

INTRODUÇÃO

1.1. Interações Multitróficas

A diversidade biológica é resultado direto da diversificação das espécies e de suas interações (Thompson 1996). As interações multitróficas constituem sistemas onde várias espécies interagem simultaneamente e a evolução dessas interações resulta do desenvolvimento de adaptações cada vez mais sofisticadas, capazes de promover associações parasíticas, comensais e mutualísticas como uma forma de sobrevivência dos organismos interagentes (Thompson 1999).

As plantas como produtores representam a fonte de energia para toda a rede de consumidores e o seu sucesso reprodutivo interfere direta e indiretamente na estruturação das cadeias tróficas (efeito bottom-up) (Ricklefs 2001). Com isso, as interações que as plantas realizam com animais, tanto para polinização (Silva and Torezan-Silingardi 2009) quanto para proteção contra herbívoros (Oliveira and Freitas 2004, Oliveira and Pie 1998, Del Claro 2004) são fundamentais para a manutenção das comunidades.

A evolução das interações entre animais e plantas pode ser melhor compreendida quando se considera a fenologia dos eventos vegetativos e reprodutivos das plantas (Morellato and Leitão Filho 1996). O registro da variação das características fenológicas reúne informações sobre a dinâmica das espécies vegetais, permitindo reconhecer as diferentes estratégias de floração e com isso, as formas de organização temporal dos recursos disponíveis para os animais polinizadores, dispersores e herbívoros (Gentry 1974, Van Schaik et al. 1993). Além disso, permite a melhor compreensão de como esses recursos influenciam na variação temporal dessa fauna interagente (Kubota, 2003). A estratégia de floração sequencial, por exemplo, consiste na floração de diferentes espécies de maneira consecutiva

ao longo do ano e representa um mecanismo adaptativo de especiação de plantas simpátricas em resposta à competição por polinizadores (Campbell 1985), o que favorece o compartilhamento das plantas por guildas de animais polinizadores (Campbell 1985, Torezan-Silingardi 2007) e guildas de insetos herbívoros (Torezan-Silingardi 2007).

Os herbívoros ou consumidores primários podem ser classificados em pastadores, comedores de brotos, fitófagos, sugadores, granívoros, frugívoros, etc. (Crawley 1983). Esses animais são capazes de reduzir a capacidade fotossintetizante das plantas e facilitar a entrada de patógenos, além de reduzir a quantidade e a qualidade dos recursos a serem utilizados para o desenvolvimento e a viabilidade das sementes (Janzen 1971). Com isso, a ação dos herbívoros tem o potencial de causar um impacto negativo no valor adaptativo (fitness) das plantas (Coley 1983), que em resposta desenvolvem defesas químicas, físicas, fenológicas (Marquis and Braquer 1994, Del-Claro and Santos 2000) e bióticas, como associações com espécies de formigas (Janzen 1966, Boucher et al. 1982, Del Claro 2004). As formigas utilizam-se da superfície de plantas como substrato de forrageamento para a procura de presas, assim como de substâncias provenientes de exsudações e secreções de insetos sugadores da ordem Hemiptera (*honeydew*) e néctar, tanto floral quanto de nectários extraflorais (Del Claro and Torezan-Silingardi 2009).

Nectários extraflorais (NEFs) são glândulas presentes nas partes aéreas das plantas (Keeler and Kaul 1984, Morellato and Oliveira 1994) responsáveis pela secreção de néctar, mas que não estão envolvidas diretamente com a polinização (Fiala and Maschwitz 1991). A secreção dos NEFs é uma substância rica em açúcares, principalmente frutose e sacarose, aminoácidos, vitaminas, água e outros compostos orgânicos (Baker et al. 1978). A função ecológica desses nectários permanece controversa há décadas, mas muitos estudos têm demonstrado sua importância na defesa de plantas contra herbívoros (e.g. Bentley 1977, Horvitz and Schemske 1984, Koptur 1984, Fuente and Marquis 1999).

A função de proteção das formigas que se associam intimamente com certas plantas tropicais foi postulada por Belt (1874). O clássico trabalho desenvolvido por Von Wettstein em 1889 com as espécies de Asteraceae *Jurinea mollis* e *Serratula lycopifolia* foi o primeiro a demonstrar, através de um experimento de exclusão de formigas, os benefícios da interação pela diminuição da herbivoria (Von Wettstein 1889 *apud* Beattie 1985). O interesse pelas interações entre plantas e formigas voltou a surgir quando Janzen demonstrou a proteção das formigas contra a herbivoria nas interações entre acácias e formigas na América Central (Janzen 1966, 1967a, 1973a, 1975). Oliveira et al. (1987) foram os primeiros a apresentar essas evidências experimentais em plantas com NEFs no cerrado brasileiro.

Muitos experimentos de exclusão de formigas na região dos trópicos demonstram que as formigas podem de fato beneficiar as plantas reduzindo os impactos da herbivoria (Costa et al. 1992, Del Claro et al. 1996, Oliveira 1997). Contudo, a magnitude desses benefícios pode variar grandemente devido às variações temporais e espaciais de alguns fatores que influenciam as interações, como abundância e riqueza dos insetos herbívoros (Del Claro 2004, O'dowd and Catchpole 1983) e abundância e identidade das formigas (Horvitz and Schemske 1984, O'dowd and Catchpole 1983, Rashbrook et al. 1992).

Del-Claro et al. (1996) em estudo com *Qualea multiflora* Mart. (Vochysiaceae) no cerrado brasileiro demonstrou que as formigas visitantes dos NEFs reduziram a herbivoria de folhas, botões e flores, o que resultou em um aumento significativo na produção de sementes. Nesse sistema, as formigas foram eficientes na remoção do principal herbívoro das plantas, o coleóptero *Macroductylus pumilio* Burm. (Scarabeidae). Entretanto, os resultados encontrados dois anos mais tarde na mesma área de estudo mostraram que a presença das formigas não resultou novamente em maior sucesso reprodutivo para as plantas devido à baixa abundância do coleóptero (Queiroz 1998 unpublished). Bronstein (1998) discute que a presença de outro nível trófico, como os herbívoros, altera as consequências das interações mutualísticas entre

plantas e formigas devido às variações na abundância e riqueza desses animais ao longo tempo, além das variações de comportamento e modos de alimentação entre as diferentes espécies (Marquis and Braker 1994, Del Claro and Oliveira 2000).

Variações na riqueza e abundância das próprias formigas também podem ser importantes fontes de variabilidade nos resultados das interações entre esses animais e suas plantas hospedeiras (Sendoya et al. 2009). Horvitz and Schemske (1984) demonstraram considerável variação espacial nos benefícios oferecidos pelas formigas visitantes de NEFs em sítios localizados no México. Esse estudo mostrou uma heterogeneidade na produção de sementes entre os sítios como reflexo da variação espacial na comunidade de formigas e demonstrou que as espécies de formigas diferiram em quase três vezes na habilidade de proteção dada às plantas. Os estudos de comunidade desses insetos mostram que as assembléias de formigas são muito dinâmicas (Feener and Schupp 1998) e que existe uma variação espacial e temporal que caracteriza essas comunidades (Herbers 1989, Morrison 1998). Com isso, as plantas com NEFs normalmente associam-se com guildas de espécies de formigas onívoras que mudam em composição e abundância no tempo e espaço (Bentley 1976), o que pode comprometer a magnitude dos benefícios recebidos pelo parceiro mutualista (Bronstein 1998). Variações similares nos benefícios têm sido encontradas em outros estudos de interações formiga-plantas (Beattie 1985, Cushman 1991, Cushman and Addicott 1991).

Cabe ressaltar que em alguns casos o benefício da associação pode também não ser evidenciado (O'dowd and Catchpole 1983, Rashbrook et al. 1992). O trabalho desenvolvido por O'dowd and Catchpole (1983) não demonstrou evidências significativas de proteção das formigas contra os predadores de sementes em Asteraceae. Os autores discutiram que fatores como a atratividade da secreção dos NEFs, a disponibilidade de recursos alternativos, a densidade e a localização dos ninhos das formigas, as características intrínsecas desses

animais, a densidade dos predadores de sementes e os fatores abióticos contribuíram para a variação temporal e espacial da intensidade e fidelidade do atendimento das formigas às plantas. Com esse trabalho, os autores sugeriram que é inviável a generalização da hipótese de proteção das formigas para todas as plantas com NEFs. Esses resultados foram corroborados por Rashbrook et al. (1992) que também não detectaram efeitos positivos na interação entre formigas e *Pteridium aquilinum* (Polypodiaceae). Nesse caso, os autores sugeriram que a baixa densidade de formigas foi o fator limitante para a ocorrência do mutualismo.

Embora frequentemente fatores bióticos, tais como densidade de herbívoros e formigas, sejam apresentados como as principais razões para as variações espaciais e temporais dentro dos sistemas formiga-planta, fatores abióticos também possuem força relevante como determinantes das consequências das interações mutualísticas (Kersch and Fonseca 2005, Bronstein 1994, 1998). Alguns estudos que registraram variações espaciais e temporais nas interações mutualísticas formiga-planta atribuíram os padrões observados à hipótese de variação das condições climáticas (Rico-Gray et al. 1998).

Assim sendo, interações entre plantas com nectários extraflorais, formigas e herbívoros representam sistemas de mutualismos condicionados às variações espaciais e temporais de fatores bióticos e abióticos do ambiente, capazes de apresentar resultados que variam de positivos a negativos sobre o valor adaptativo das espécies interagentes (Del Claro 2004). Com isso, entender as forças ecológicas que formam o mutualismo requer entender como o mutualismo varia no tempo e no espaço, um fenômeno conhecido como mutualismo condicional (Herre et al. 1999), que possui nas relações envolvendo formigas visitantes de plantas e herbívoros importantes modelos de estudo (Oliveira and Del-Claro 2005, Bronstein and Barbosa 2002, Billick and Tonkel 2003, Del-Claro 2004, Sendoya et al. 2009).

1.2. Família Malpighiaceae

A família Malpighiaceae pertence à ordem Rutales e possui 65 gêneros com cerca de 1.250 espécies (Cameron et al. 2001), das quais aproximadamente 85% são neotropicais (Anderson 1979). No Brasil ocorrem 32 gêneros com cerca de 330 espécies, distribuídas em diversas formações vegetais (Joly 1998), sendo considerada uma das dez famílias de maior representatividade no Bioma Cerrado (Souto 2007).

As malpighiáceas neotropicais apresentam grande diversidade morfológica para hábito, frutos, pólen e número de cromossomos, porém mostram acentuada uniformidade na estrutura floral (Anderson 1979). Esse conservadorismo se dá pela arquitetura da flor que apresenta sempre cinco pétalas longipedunculadas, sendo uma delas diferenciada e chamada pétala estandarte. Sua característica principal é a maior rigidez na porção proximal, usada pelos polinizadores como ponto de apoio durante a coleta do óleo (Vogel 1990). O cálice apresenta cinco sépalas, geralmente cada uma delas com dois elaióforos (glândulas de óleo) na face externa que funcionam como um excelente caráter diagnóstico para a família nos neotrópicos (Costa et al. 2006). O conservadorismo das características florais observadas nas malpighiáceas neotropicais é mantido por relações evolutivas entre as espécies dessa família e um grupo específico de polinizadores (Anderson 1979, Vogel 1990).

Apesar da morfologia das flores ser bastante homogênea, os frutos apresentam extrema diversidade (Anderson 1979), com a ocorrência de frutos indeiscentes, secos e carnosos e frutos secos deiscentes, que podem ser alados ou sem alas, glabros ou pilosos. As plantas são perenes e de porte variado (arbóreo, arbustivo, herbáceo ou lianas), com folhas inteiras de disposição alterna e com inflorescências paniculadas que surgem nas axilas superiores ou terminais (Anderson 1990).

No Cerrado brasileiro, as malpighiáceas destacam-se tanto em relação ao número de espécies lenhosas (Ratter et al. 1997) quanto a outros parâmetros fitossociológicos como:

densidade, frequência e dominâncias absoluta e relativa (Heringer et al. 1977, Borges and Shepherd 2005). Entre os gêneros mais comuns no Cerrado encontram-se *Byrsonima*, *Banisteriopsis*, *Peixotoa* e *Heteropteris* (Almeida et al. 1998), os quais apresentam óleos e pólen como recursos para os seus polinizadores (Joly 1998).

1.3. Bioma Cerrado

Considerado um dos *hotspots* mundiais para a conservação da biodiversidade (Myers et al. 2000), o Cerrado é o segundo maior bioma do Brasil em área, com cerca de 200 milhões de hectares (Machado et al. 2004). O seu domínio morfo-climático está situado no Planalto Central Brasileiro, estendendo-se pelos Estados de Goiás, Tocantins, Distrito Federal, Minas Gerais, Bahia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e parte do Maranhão e Piauí (Oliveira-Filho and Ratter 2002). Apresenta um clima tropical quente e úmido, considerado Aw megatérmico pela classificação de Köeppen, com estação chuvosa no verão e invernos secos. A média anual de temperatura está entre 20°C e 26°C e a pluviosidade varia de 1.000 a 2.000 mm anuais (Coutinho 2002). O clima tropical e seco com períodos de um a quatro meses sem chuva (junho a setembro), solos ácidos relativamente pobres em nutrientes e a ocorrência de queimadas periódicas parecem ser os principais fatores determinantes desta formação (Oliveira 1998, Oliveira and Marquis 2002).

A vasta área ocupada pelo domínio Cerrado abrange condições geomorfológicas diversas, o que favorece a ocorrência de uma gama de tipos e formações vegetais onde se encontra não apenas as fisionomias do cerrado *sensu lato*, campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerradão (Oliveira-Filho and Ratter 2002), mas também outras fisionomias florestais, como florestas decíduas, semi-decíduas, ribeirinhas e fisionomias campestres, como campo úmido e campo rupestre, perfazendo mais de 20 fitofisionomias (Oliveira-Filho and Ratter 2002). Essa complexidade influencia

significativamente a fauna existente em cada formação vegetal (Andrade et al. 2007) e as interações presentes em seu domínio.

O Cerrado é um dos biomas brasileiros que mais tem sofrido pressão para a ocupação de terras, especialmente extensas monoculturas, sendo portanto, caracterizado como uma “área de expansão da fronteira agrícola” ou “celeiro do mundo” (Myers et al. 2000). O resultado é a intensa fragmentação de suas áreas, com a descaracterização de seus ambientes e o empobrecimento da fauna e da flora (Oliveira and Marquis 2002). Ainda assim, os fragmentos de Cerrado desempenham papel vital na preservação da biodiversidade, devido à peculiaridade das espécies que contém (Myers et al. 2000).

Plantas que possuem NEFs podem representar mais de 31% dos indivíduos e 25% das espécies da flora arbórea dos Cerrados do Brasil (Oliveira and Oliveira-Filho 1991), com algumas famílias, como a Malpighiaceae, apresentando íntima associação com formigas através de seus NEFs (Torezan-Silingardi 2007). Assim sendo, o presente estudo visou ampliar o conhecimento sobre as interações entre formigas, herbívoros e espécies simpátricas da família Malpighiaceae que apresentam características de floração sequencial em área de Cerrado.

O objetivo principal deste estudo foi verificar se a fenologia sequencial entre as espécies de Malpighiaceae, já descrita por Torezan-Silingardi (2007), resulta no compartilhamento de guildas de insetos herbívoros e se a associação com formigas através dos NEFs é capaz de reduzir os danos da herbivoria foliar e floral nas plantas. Com isso, as hipóteses do trabalho foram:

- 1) Há o compartilhamento de guildas de herbívoros pelas espécies de Malpighiaceae no Cerrado ao longo do tempo devido à floração sequencial;

- 2) Formigas visitantes dos NEFs de Malpighiaceae no Cerrado conferem benefícios às diferentes espécies através da redução da herbivoria e/ou aumento do valor reprodutivo das plantas.

MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

As observações e experimentações de campo foram realizadas em uma Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) ($18^{\circ}58'00''$ S e $48^{\circ}17'30''$ W) pertencente ao Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), localizado no município de Uberlândia, Minas Gerais (Figura 1). A região possui clima do tipo Aw megatérmico, segundo a classificação de Köppen, apresentando uma estação seca de maio a setembro e uma chuvosa de outubro a abril (Goodland 1979, Rosa et al. 1991). A temperatura média anual é de 22° C e o total pluviométrico de 1500 mm por ano (Rosa et al. 1991).

O estudo foi conduzido entre os meses de junho de 2008 e junho de 2009 na área de vegetação de cerrado *sensu stricto* da reserva.



FIGURA 1. Vista aérea do CCPIU, ao sul do centro urbano da cidade de Uberlândia/Minas Gerais. A linha tracejada indica a RPPN do CCPIU, com destaque para área de estudo em vermelho (fonte: Google Earth).

2.2. Espécies

O estudo foi realizado com quatro espécies da família Malpighiaceae muito comuns no Cerrado de Minas Gerais e muito abundantes na área de estudo (Torezan-Silingardi 2007), sendo elas: *Peixotoa tomentosa* A. Juss. *Banisteriopsis laevifolia* A. Juss, *Banisteriopsis campestris* A. Juss. e *Banisteriopsis malifolia* Ness e Martius (Figura 2). As espécies são típicas de cerrado *sensu stricto* (Torezan-Silingardi 2007).

2.2.1. *Peixotoa tomentosa* A. Juss

P. tomentosa apresenta porte arbustivo, geralmente com menos de 3 m de altura, porém com ramos pouco divididos que podem chegar a 4 m de comprimento. As folhas são coriáceas, apresentam coloração verde escura na fase adulta e estípulas interpeciolares (Batalha and Mantovani 1999). As folhas apresentam disposição oposta e tricomas nas faces adaxial e abaxial da fase jovem até a senescência. Os NEFs estão localizados ao redor da nervura principal na base das folhas, face abaxial. Além disso, as flores hermafroditas, de coloração amarela, possuem elaióforos funcionais e podem produzir até três sementes aladas tipo sâmara, com 1, 2 ou 3 unidades de dispersão por fruto (Gates 1982). Essa espécie floresce ao longo do ano, porém o pico da florada ocorre de março a maio (Torezan-Silingardi 2007; Figura 2A).

2.2.2. *Banisteriopsis laevifolia* (A. Juss.)

B. laevifolia é uma espécie lenhosa arbustiva, geralmente com 2 m de altura. Suas folhas são membranosas, com coloração verde escuro, margens lisas e glabras. Os NEFs estão localizados ao redor da nervura principal na base das folhas, face abaxial. A flor é hermafrodita com elaióforos funcionais. Os frutos são tipo sâmara, com 1, 2 ou 3 unidades de dispersão por fruto (Gates 1982). Seus indivíduos florescem entre os meses de agosto a

novembro, possuindo pequenas flores amarelas muito numerosas (Torezan-Silingardi 2007; Figura 2B).

2.2.3. *Banisteriopsis campestris* (A. Juss.)

B. campestris é uma espécie lenhosa arbustiva, com indivíduos que raramente ultrapassam 0,8 m de altura e seus ramos apresentam poucas subdivisões. As folhas são coriáceas, apresentam coloração verde claro, margem lisa e pilosidade nas faces abaxial e adaxial. Os NEFs estão localizados na base da nervura principal, face abaxial. A flor é hermafrodita com elaióforos funcionais. Os frutos são tipo sâmara, com 1, 2 ou 3 unidades de dispersão por fruto (Gates 1982). Seus indivíduos apresentam flores rosadas e florescem nos meses mais quentes do ano, normalmente entre novembro e fevereiro (Torezan-Silingardi 2007; Figura 2C).

2.2.4 *Banisteriopsis malifolia* (Ness e Martius)

B. malifolia é uma espécie lenhosa arbustiva, com indivíduos raramente atingindo 2,5m de altura e muitos ramos com subdivisões. As folhas são coriáceas, com coloração verde escuro nas folhas adultas e verde muito claro nas folhas jovens. A margem das folhas é lisa, porém com pilosidade nas duas faces. Os NEFs estão localizados na base da nervura principal, face abaxial. Os arbustos podem apresentar flores com coloração rosa intenso, rosa intermediário ou flores quase brancas. A flor é hermafrodita com elaióforos funcionais. Os frutos são tipo sâmara, com 1, 2, 3 ou raramente 4 unidades de dispersão por fruto (Gates 1982). Seus indivíduos florescem entre os meses de março a junho (Torezan-Silingardi 2007; Figura 2D).



FIGURA 2. Flores das Malpighiaceae estudadas. A- *P. tomentosa*, B- *B. laevifolia*, C- *B. campestris*, D- *B. malifolia*. (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

2.3. Análise da fenologia

Pares experimentais (N=15) de mesmo tamanho (entre 1 e 1,5m) e estado fenológico (todas em crescimento vegetativo) foram tomados para cada espécie de Malpighiaceae, sendo os indivíduos posteriormente definidos como controle ou tratamento. Para a análise da fenologia os 30 indivíduos marcados de cada espécie, incluindo controle e tratamento, foram acompanhados quinzenalmente no período matutino. Nesses intervalos de tempo foram registrados os dados da intensidade da presença de botões, flores, frutos, folhas novas e folhas maduras de cada planta. A metodologia usada para a padronização dos registros foi utilizada anteriormente por Torezan-Silingardi (2007) e foi adaptada de Ribeiro e Castro (1986) e Fournier (1974), com valores de 0 a 3, sendo 0: ausente, 1: presente de 1 a 25%, 2: presente de 26 a 75% e 3: presente de 76 a 100%. Os dados de cada espécie foram analisados separadamente através de estatística circular, usando o programa Oriana 3.0. A fenologia

reprodutiva das espécies será mostrada em uma figura relacionando o tempo (eixo x) e a intensidade da floração (eixo y).

2.4. Análise das guildas de formigas e herbívoros através dos dados de abundância e riqueza de espécies

Os dados de abundância e riqueza de formigas e herbívoros foram registrados através de observações visuais (junho de 2008 a junho de 2009) e identificações dos espécimes em laboratório, coletados de plantas não marcadas das espécies de Malpighiaceae em estudo. As coletas foram realizadas com a utilização de potes com álcool 70%, mantidos em laboratório para posterior identificação a partir de coleções do L.E.C.I (Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações). Os exemplares imaturos foram ensacados no campo em plantas não experimentais ou levados ao laboratório para continuar seu desenvolvimento até a fase adulta.

Os registros visuais foram comparados com os espécimes coletados e identificados, resultando na confecção de uma lista de formigas e herbívoros que interagiram com cada espécie de planta.

Para verificar se houve similaridade dos herbívoros que ocorreram nas quatro espécies de Malpighiaceae foi realizada uma análise de agrupamento em hierarquia a partir de uma matriz de presença e ausência das morfoespécies de herbívoros. A matriz foi organizada para o cálculo do índice de Jaccard e a análise de agrupamento seguiu o método de distâncias médias. Para a análise foi utilizado o programa Systat 12.0.

Com o intuito de verificar se as formigas foram eficientes na remoção dos insetos herbívoros, a abundância dos herbívoros principais e secundários das plantas foi comparada entre os grupos controle e tratamento através do teste estatístico não paramétrico U de Mann Whitney. Para essas análises foi utilizado o programa de estatística Statistica 6.0.

2.5. Manipulação Experimental

Para as quatro espécies de Malpighiaceae foi realizado um experimento de exclusão de formigas. Os arbustos do grupo tratamento receberam a aplicação da resina Tanglefoot® na base das plantas, a 20 cm do solo, para impedir o acesso das formigas à planta. Todas as estruturas do ambiente ou de outras plantas próximas que possibilitassem a subida das formigas foram removidas, assim como as formigas presentes no momento da aplicação da resina. Nas plantas controle, a resina foi aplicada em apenas metade da circunferência do caule, permitindo livre acesso das formigas à planta.

2.5.1. Análise da herbivoria foliar

Para comparar a intensidade dos danos foliares causados por herbívoros entre os grupos controle e tratamento, os indivíduos foram acompanhados mensalmente no período matutino para a análise de perda de área foliar. Cada espécie de planta foi observada durante quatro meses consecutivos, correspondentes ao seu período reprodutivo. A medição da área foliar perdida foi realizada através do cálculo da área foliar total pela área perdida, sem a remoção das folhas das plantas (e.g., Del Claro et al. 1996, Korndonfer and Del Claro 2006). Cada indivíduo experimental teve nove de suas folhas amostradas, sendo as três mais apicais da planta, três do extrato médio e as três mais basais, próximas ao caule.

A comparação da intensidade de herbivoria foliar entre ramos tratamento e controle foi obtida no primeiro mês do experimento através do teste não paramétrico U de Mann Whitney e ao final do experimento através do teste ANOVA para medidas repetidas. Para a ANOVA foi feita a transformação dos dados percentuais em arco-seno da proporção para a normalização dos dados, através do programa estatístico Statistica 6.0.

2.5.2. Análise da herbivoria floral

Com o intuito de comparar a intensidade da herbivoria floral e o consequente sucesso reprodutivo das plantas entre os grupos controle e tratamento foram utilizadas as proporções dos números de frutos produzidos pelos números de botões liberados para cada espécie. Para isso, os indivíduos foram acompanhados quinzenalmente no período matutino, durante a estação reprodutiva de cada espécie, para a contagem do número de botões florais, flores e frutos. Os dados foram comparados através do teste não paramétrico U de Mann Whitney utilizando o programa de estatística Statistica 6.0.

RESULTADOS

3.1. Análise da fenologia da floração

A análise da fenologia da floração mostrou uma acentuada e significativa sazonalidade na floração das quatro espécies de Malpighiaceas ($p < 0,001$ teste de Rayleigh; Figura 3).

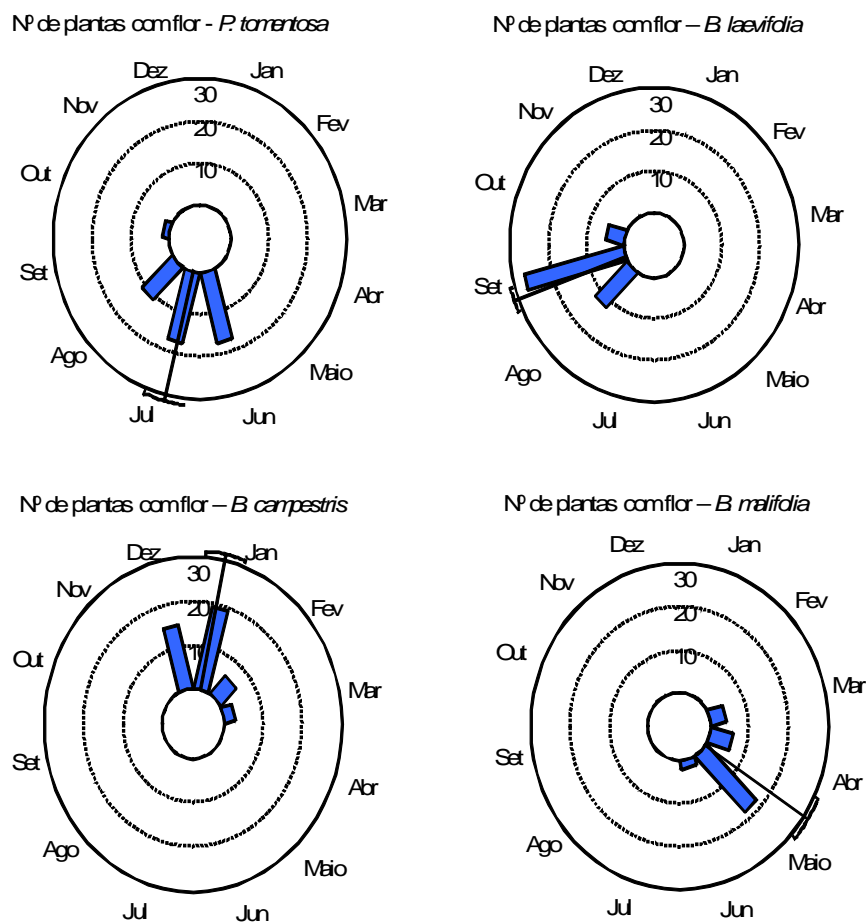


FIGURA 3: Variação temporal da floração das espécies *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. malifolia* entre junho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG.

A figura 4 apresenta os dados agrupados da fenologia da floração das quatro espécies, em que é possível observar a seguinte sequência de floração: *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. malifolia*, respectivamente.

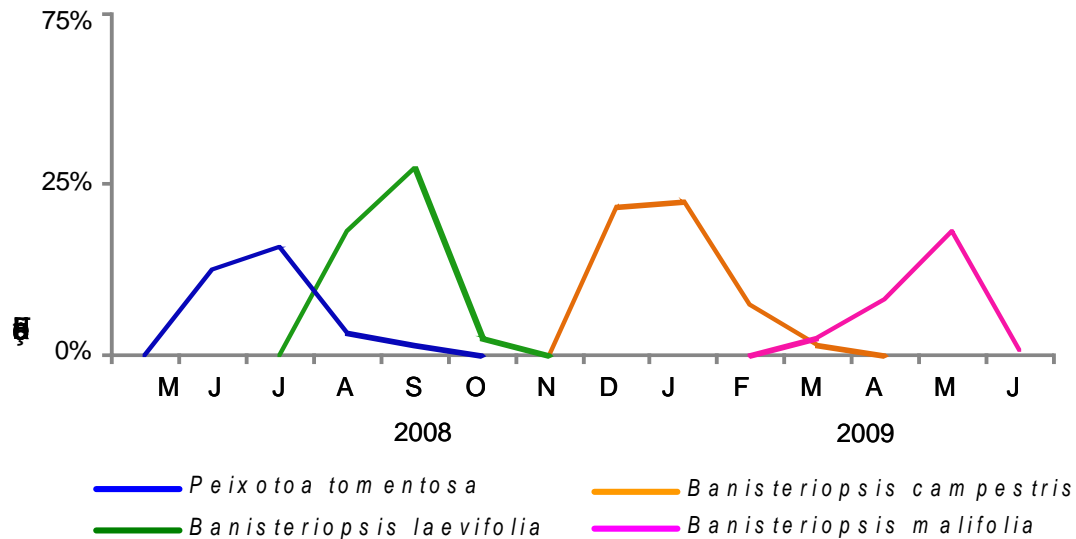


FIGURA 4. Floração sequencial das espécies *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. malifolia* entre os meses de junho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG.

3.2. Análise das guildas de herbívoros através de dados de abundância e riqueza de espécies

Um total de 31 morfoespécies de insetos herbívoros distribuídos em seis ordens, Hemiptera, Coleoptera, Orthoptera, Hymenoptera, Lepidoptera e Thysanoptera, ocorreu nas quatro espécies de Malpighiaceae estudadas (Tabela 1). Os indivíduos de *B. malifolia* apresentaram a maior diversidade de herbívoros, com 20 morfoespécies, seguidas por *B. campestris* com 18 morfoespécies, *B. laevifolia* com 17 morfoespécies, e *P. tomentosa* com 15 morfoespécies.

TABELA 1. Lista de ocorrência de insetos herbívoros encontrados em *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. malifolia* durante o período reprodutivo de cada espécie, entre junho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG. Número entre parênteses corresponde ao N total encontrado, número fora do parênteses 0 – ausência, 1 – presença.

Ordem	Herbívoros		Plantas			
	Família/morfoespécie	Guilddas	<i>B. malifolia</i>	<i>B. laevifolia</i>	<i>B. campestris</i>	<i>P. tomentosa</i>
Hemiptera	Coccoidea	sugador	386	3	478	1
Hemiptera	Coreidae morfo1	sugador	1	0	0	0
Hemiptera	Coreidae morfo2	sugador	1	0	0	0
Hemiptera	Coreidae morfo3	sugador	0	1	0	0
Hemiptera	Coreidae morfo4	sugador	2	4	19	1
Hemiptera	Coreidae morfo5	sugador	0	1	0	0
Hemiptera	Cicadellidae morfo1	sugador	1	0	0	0
Hemiptera	Cicadellidae morfo2	sugador	0	0	1	0
Hemiptera	Pentatomidae	sugador	0	1	1	1
Hemiptera	Alydidae	sugador	0	1	0	0
Hemiptera	Membracideo morfo1	sugador	8	46	19	2
Hemiptera	Membracideo morfo2	sugador	2	6	4	2
Hemiptera	Membracideo morfo3	sugador	0	0	1	0
Hemiptera	Largidae	sugador	0	0	1	0
Hemiptera	Scutelleridae	sugador	0	0	0	1
Hemiptera	Não identificado	sugador	71	1	0	3
Coleoptera	Curculio morfo1	mastigador	} 16	} 3906	} 26	} 4
Coleoptera	Curculio morfo2	mastigador				
Coleoptera	Curculio morfo3	mastigador				
Coleoptera	Crysomelidae <i>strabala</i> sp	mastigador	7	6	17	1
Coleoptera	Crysomelidae <i>chlamisus</i> sp.	mastigador	4	0	3	1
Coleoptera	Crysomelidae morfo1	mastigador	1	0	0	0
Coleoptera	Bruchidae	mastigador	0	1	0	0
Coleoptera	Elateridae	mastigador	0	0	1	0
Coleoptera	Buprestidae (<i>Agrilus</i> sp)	mastigador	0	0	0	1
Coleoptera	Não identificado	mastigador	4	8	4	3
Orthoptera	Tettigonidae	mastigador	18	6	18	10
Orthoptera	Acrididae	mastigador	3	2	2	1
Orthoptera	Proscopidae morfo1	mastigador	1	0	0	0
Orthoptera	Proscopidae morfo2	mastigador	13	1	8	2
Orthoptera	Não identificado	mastigador	63	0	0	0
Thysanoptera	Trips	sugador	112	161	133	587
Hymenoptera	Symphyla	mastigador	1	0	0	0
Lepidoptera	Geometridae	mastigador	2	0	0	0
Lepidoptera	Não identificado	mastigador	0	0	0	8

Através da análise de agrupamento foi possível verificar o compartilhamento de guildas de herbívoros entre as espécies de plantas (Figura 5). O dendograma mostra que há em torno de 70% de similaridade entre a *B. laevifolia* e a *P. tomentosa* e em torno de 65% de similaridade entre essas duas espécies e a *B. campestris*. As quatro espécies de Malpighiaceae juntas apresentam em torno de 50% de similaridade na fauna de herbívoros interagentes.

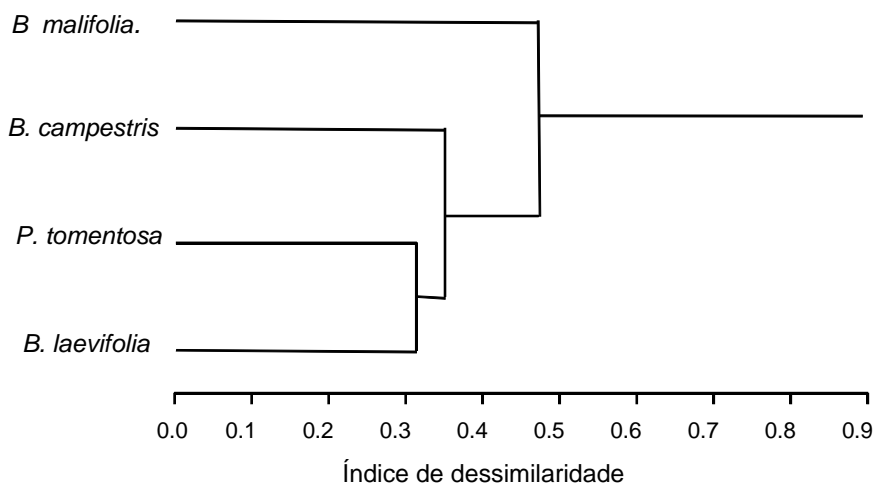


FIGURA 5. Análise de agrupamento das guildas de herbívoros presentes em *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. malifolia* entre os meses de junho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG.

3.3. Resultados da manipulação experimental

3.3.1. Herbivoria foliar

O experimento de remoção de formigas mostrou que a presença das mesmas reduziu os danos causados por herbívoros nas folhas de todas as espécies de Malpighiaceae estudadas. No primeiro mês de observação não havia diferença significativa na herbivoria entre os grupos com e sem formiga: *P. tomentosa* (U=84.500; p=0,241; n=30); *B. laevifolia* (U=83.500; p=0,205; n=30); *B.campestris* (U=111.000; p=0,948; n=30) e *B. malifolia* (U=86.500; p=0,28; n=30). Porém, após quatro meses (período reprodutivo) a diferença

tornou-se significativa de maneira dependente da interação entre os fatores tempo e tratamento (exclusão de formigas) para as quatro espécies: *P. tomentosa* ($F= 616,8$; $p<0,001$; $df=1$); *B. laevifolia* ($F=604,8$, $p<0,001$; $df= 1$); *B. campestris* ($F= 603,6$; $P<0,001$; $df=1$) e *B. malifolia* ($F=544$, $p<0,001$; $df=1$) (Figura 6).

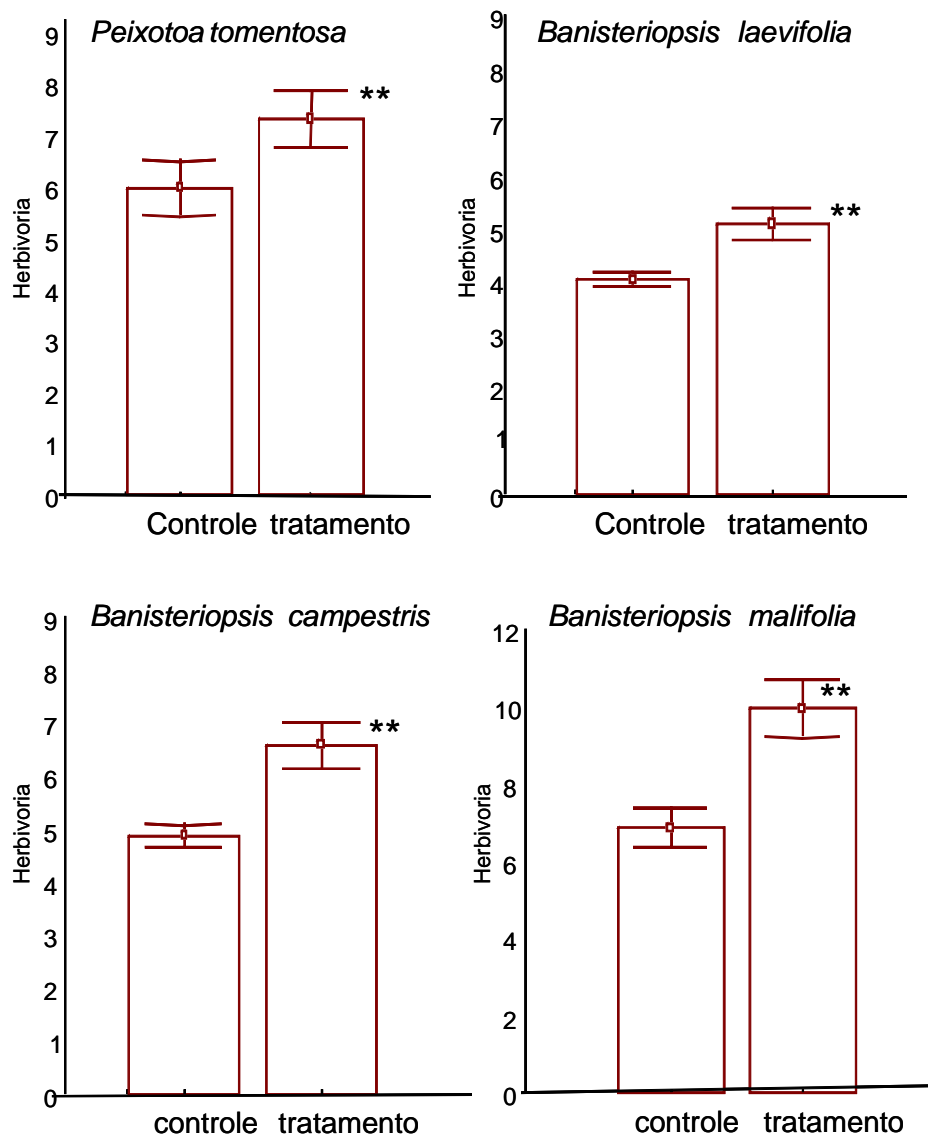


FIGURA 6. Diferença na intensidade dos danos foliares entre os grupos controle e tratamento para as espécies *P. tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B. malifolia*.** Indica diferença significativa ($p<0,001$), ANOVA para medidas repetidas. O ponto central marca as médias e as barras o erro padrão.

3.3.2 Herbivoria floral

Plantas com formigas visitantes de NEFs não tiveram maior produtividade (sucesso reprodutivo) em relação às plantas sem formigas. Isso significa que a proporção entre o número de frutos formados pelo número de botões liberados durante esse período de estudo não foi estatisticamente diferente entre plantas controle e tratamento para as quatro espécies estudadas: *P. tomentosa* (U=49, p=0,67; n= 30); *B. laevifolia* (U=97, p=0,52; n=30); *B. campestris* (U=101, p=0,61; n= 30) e *B. malifolia* (U=89,5, p=0,34; n=30).

3.4. Fatores bióticos capazes de interferir nos resultados das interações formiga-planta

3.4.1. Variação temporal na abundância e identidade das formigas associadas aos NEFs

Ao longo do ano de estudo ocorreu uma variação temporal na abundância das formigas presentes nas Malpighiaceae. Nas plantas experimentais foi observado um maior número de indivíduos durante a estação chuvosa (outubro de 2008 a maio de 2009, n=684) e menor número durante a estação seca (julho de 2008 a setembro de 2008 n= 75) (Figura 7), além de substituições de gêneros predominantes ao longo do ano. Durante a estação seca houve o predomínio de espécies dos gêneros *Ectatomma* (Ectatomminae) (41,3% n= 31), *Camponotus* (Formicinae) (40%, n=30) e *Pachycondyla* (Ponerinae) (14,6%, n=11), enquanto na estação chuvosa predominaram os gêneros *Crematogaster* (Myrmicinae) (55%, n= 376), seguidas pelos gêneros *Camponotus* (Formicinae) (36% n=244) e *Ectatomma* (Ectatomminae) (6,2%, n=43). As formigas que visitaram as espécies de Malpighiaceae em estudo, incluindo os indivíduos experimentais e não experimentais, foram representadas por 11 gêneros e 22 morfoespécies (Tabela 4).

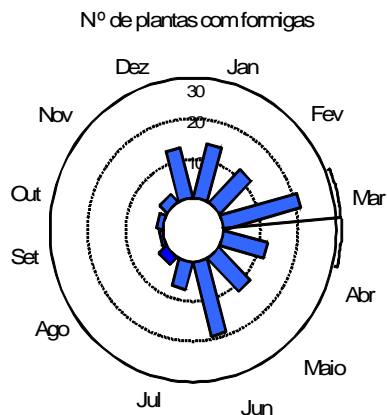


FIGURA 7. Variação temporal da abundância de formigas visitantes de NEFs nas espécies *P.tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B.malifolia* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia MG.

TABELA 4. Lista de ocorrência das morfoespécies de formigas encontradas em *P.tomentosa*, *B. laevifolia*, *B. campestris* e *B.malifolia* durante o período de junho de 2008 a junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG.

Formigas	<i>B. campestris</i>	<i>B. laevifolia</i>	<i>B. malifolia</i>	<i>P. tomentosa</i>
<i>Camponotus crassus</i>	x	x	x	x
<i>Camponotus</i> sp1	x	x	x	
<i>Camponotus</i> sp2	x	x	x	
<i>Camponotus</i> sp3			x	
<i>Camponotus</i> sp4			x	
<i>Camponotus</i> sp5			x	
<i>Camponotus</i> sp6			x	
<i>Ectatomma</i> sp1	x		x	
<i>Ectatomma tuberculatum</i> Olivier 1792	x	x	x	x
<i>Cephalotes pusillus</i> Klug 1824	x	x	x	x
<i>Brachymyrmex</i> sp1	x		x	x
<i>Brachymyrmex</i> sp2		x	x	
<i>Pseudomyrmex</i> sp1			x	
<i>Pseudomyrmex</i> sp2	x	x	x	
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>		x		
<i>Asteca</i> sp1			x	
<i>Rheiddia</i> sp1		x	x	
<i>Paratrechina</i> sp1			x	
<i>Paratrechina</i> sp2		x		x
<i>Lineptera</i> sp1			x	
<i>Orematogaster</i> sp1				x
<i>Orematogaster</i> sp2	x			



FIGURA 8. Formigas em *P. tomentosa* no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG. A- *Crematogaster* sp em nectário extrafloral, B - *Ectatomma tuberculatum* em nectário extrafloral próximo à inflorescência (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

Para cada espécie de planta foi encontrado um gênero predominante de formiga visitante de NEF. Os indivíduos de *P. tomentosa* foram visitados principalmente por espécies do gênero *Ectatomma* (41,8%, n=31) enquanto *B. laevifolia* recebeu maior visitação por espécies do gênero *Cephalotes* (50%, n=4), ambas floriram no período de estação seca. As espécies *B. campestris* e *B. malifolia* apresentaram flores no período de chuvas e foram visitadas principalmente por espécies do gênero *Crematogaster* (57,6%, n= 453) e *Camponotus* (64,1%, n=405), respectivamente.

3.4.2. Variação temporal na abundância dos herbívoros principais das malpighiáceas

3.4.2.1. *Peixotoa tomentosa*

Através do registro de abundância dos herbívoros foi possível verificar que os trips (Thysanoptera) foram os principais herbívoros presentes em *P. tomentosa* durante o seu período reprodutivo (n=587), seguidos por ortópteros (n=12), hemípteros (n=11), coleópteros (n=10) e lagartas de lepidópteros (n=8), os quais foram considerados herbívoros secundários. A análise do período de disponibilidade de flores e NEFs indica uma sobreposição com o período da presença de formigas e do principal herbívoro da planta (Figura 9).

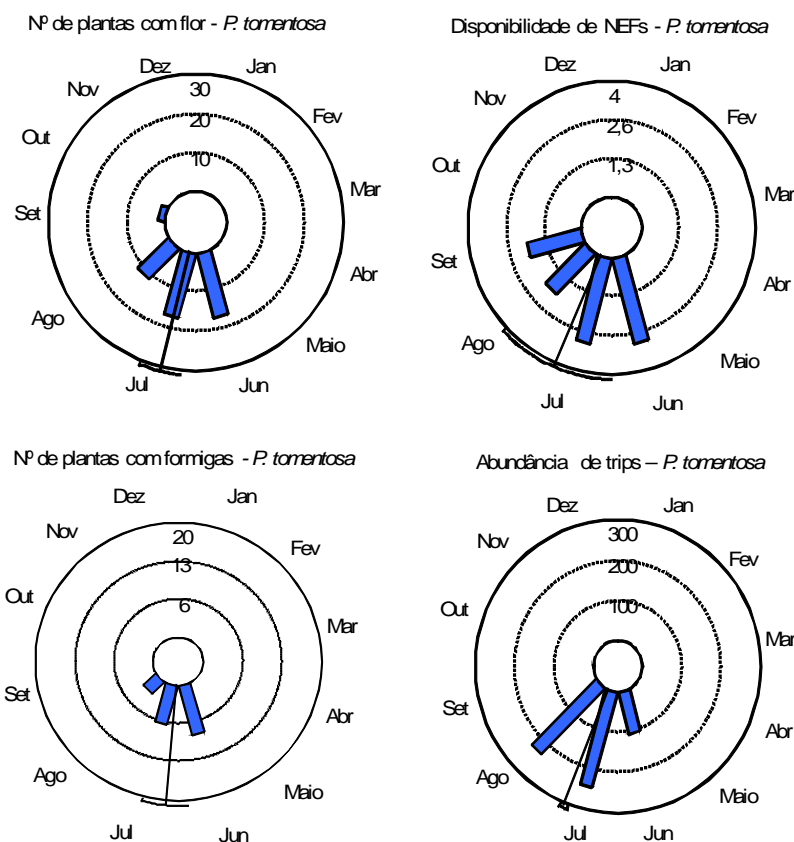


FIGURA 9. Variação temporal da disponibilidade de flores e NEFs e da presença de formigas e tisanópteros na *P. tomentosa* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia /MG.

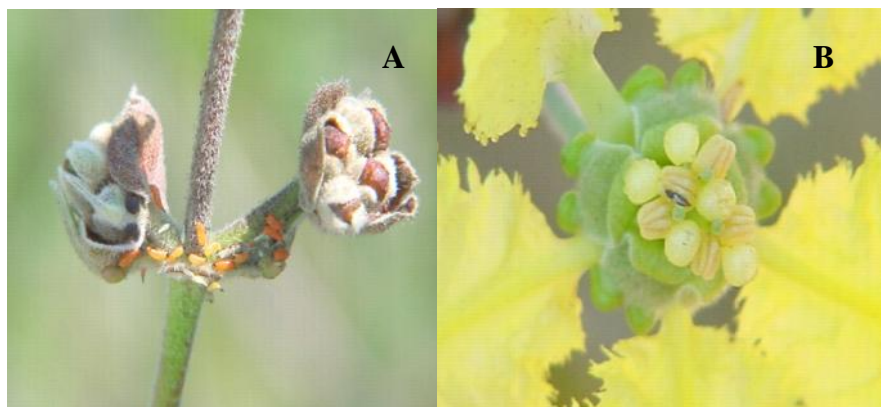


FIGURA 10. Tisanópteros nas flores de *P. tomentosa* no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG. A. ninfas de *Franckliniella* sp em pecíolos de inflorescências, B. adulto sobre a antera da flor (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

Os principais herbívoros da *P. tomentosa*, os tisanópteros, atacaram igualmente plantas com e sem formigas ($U=85$; $p=0,26$; $n=30$). Entretanto, os outros herbívoros das plantas, considerados secundários, foram significativamente mais abundantes em plantas sem formigas ($U=63$; $p=0,04$; $n=30$) (Figura 11). Portanto, embora tenham sido eficientes na remoção ou expulsão dos herbívoros secundários da *P. tomentosa*, as formigas se mostraram ineficazes na remoção dos trips.

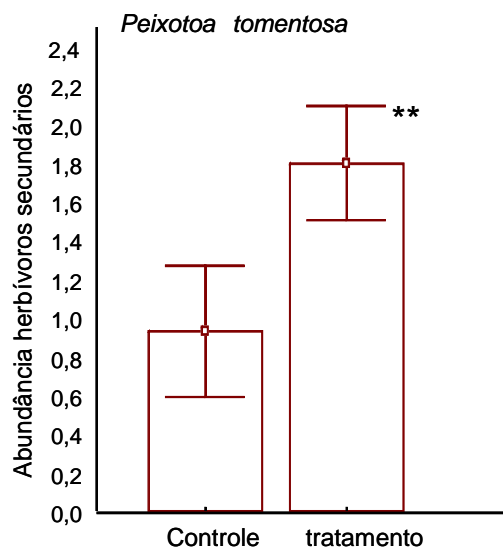
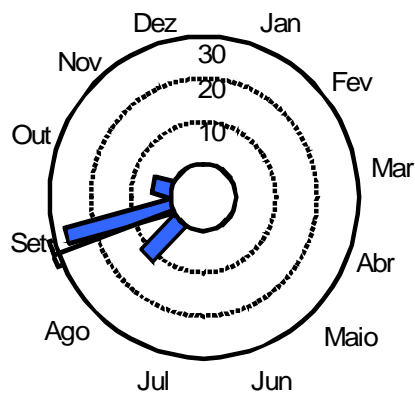


FIGURA 11. Diferença na abundância de herbívoros secundários entre os grupos controle e tratamento para a espécie *P. tomentosa*. ** Indica diferença significativa ($p<0,05$), teste não paramétrico U de Mann Whitney. O ponto central marca as médias e as barras o erro padrão.

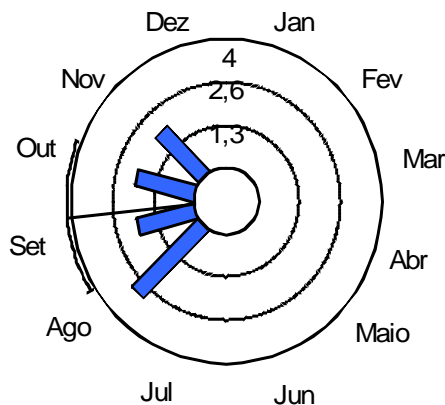
3.4.2.2. *Banisteriopsis laevifolia*

Através do registro de abundância dos herbívoros foi possível verificar que os besouros da família Curculionidae (Curculionidae: *Anthonomus* sp) foram os principais herbívoros presentes em *B. laevifolia* durante o seu período reprodutivo (n=3906), seguidos por trips (n=161), hemípteros (n=76), coleópteros (n=15) e ortópteros (n=9), considerados herbívoros secundários. Os danos causados pelos curculionídeos foram constatados através da observação visual de uma dobra no pecíolo exclusiva em *B. laevifolia*, característica da herbivoria por larvas endofíticas de coleópteros do gênero *Anthonomus*, como descrito por Torezan-Silingardi (2007) (Figura 13). Além disso, exemplares dos botões foram abertos no campo para a confirmação da presença do herbívoro. A análise do período de disponibilidade de flores e NEFs indica uma sobreposição com o período da presença de formigas e do principal herbívoro da planta (Figura 12).

Nº de plantas com flor – *B. laevifolia*



Disponibilidade de NEFs – *B. laevifolia*



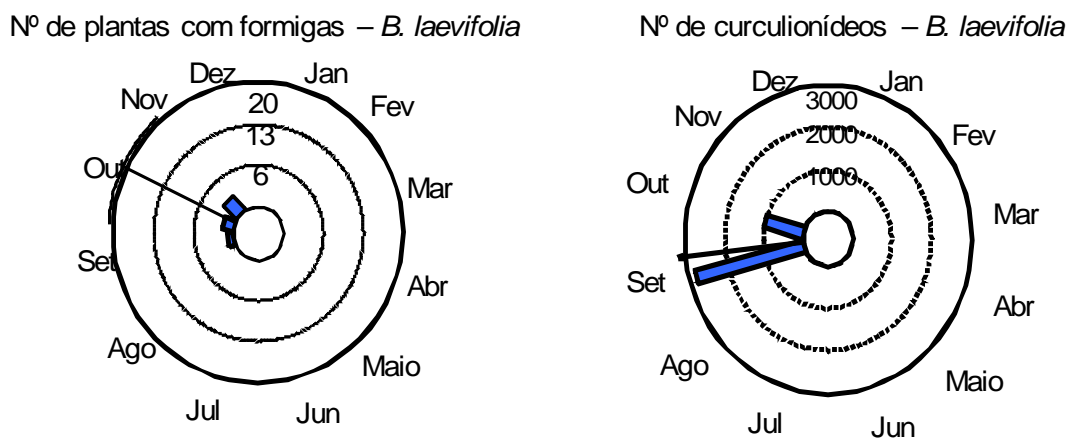


FIGURA 12. Variação temporal da disponibilidade de flores e NEFs e da presença de formigas e curculionídeos nas *B. laevifolia* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia /MG.



FIGURA 13 - Botões florais de *B. laevifolia* A - botão floral com pecíolo dobrado característico de infestação por larva de *Anthonomus* sp , B- Larva de Curculionidae em botão, C- pupa e adulto recém eclodido de *Anthonomus* sp de botão (Fotos de H. M. Torezan-Silingardi).

Os principais herbívoros de *B. laevifolia*, os besouros curculionídeos do gênero *Anthonomus* sp., atacam igualmente plantas com e sem formigas ($U=102$; $p=0,66$; $n=30$). Entretanto, os outros herbívoros das plantas, considerados secundários, foram significativamente mais abundantes em plantas sem formigas ($U=59,5$; $p=0,03$; $n=30$) (Figura 14). Portanto, embora tenham sido eficientes na remoção ou expulsão dos herbívoros

secundários da *B. laevifolia*, as formigas se mostraram ineficazes contra herbívoros endofíticos, como os curculionídeos.

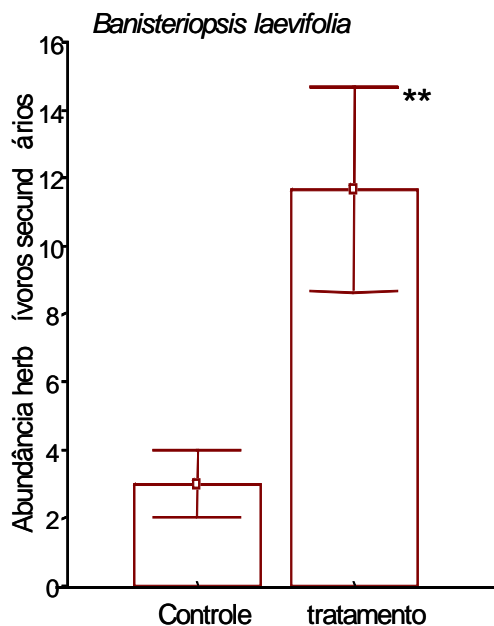


FIGURA 14. Diferença na abundância de herbívoros secundários entre os grupos controle e tratamento para a espécie *B. laevifolia*. ** Indica diferença significativa ($p < 0,05$), teste não paramétrico U de Mann Whitney. O ponto central marca as médias e as barras o erro padrão.

3.4.2.3 *Banisteriopsis campestris* e *Banisteriopsis malifolia*

Através do registro de abundância dos herbívoros foi possível verificar que as cochonilhas (Hemiptera: Coccoidea) foram os principais herbívoros presentes nas espécies *B. campestris* (n=478) e *B. malifolia* (n=386) durante o seu período reprodutivo, seguidos por trips (n=133), coleópteros (n=51), hemípteros (n=42) e ortópteros (n=28), considerados herbívoros secundário para a *B. campestris* e trips (n= 112), ortópteros (n=98), hemípteros (n=86), coleópteros (n=32) e lagartas de lepidópteros (n=2) considerados herbívoros secundários para a *B. malifolia*. A análise do período de disponibilidade de flores e NEFs indica uma sobreposição com o período da presença de formigas e do principal herbívoro das plantas (Figura 15).

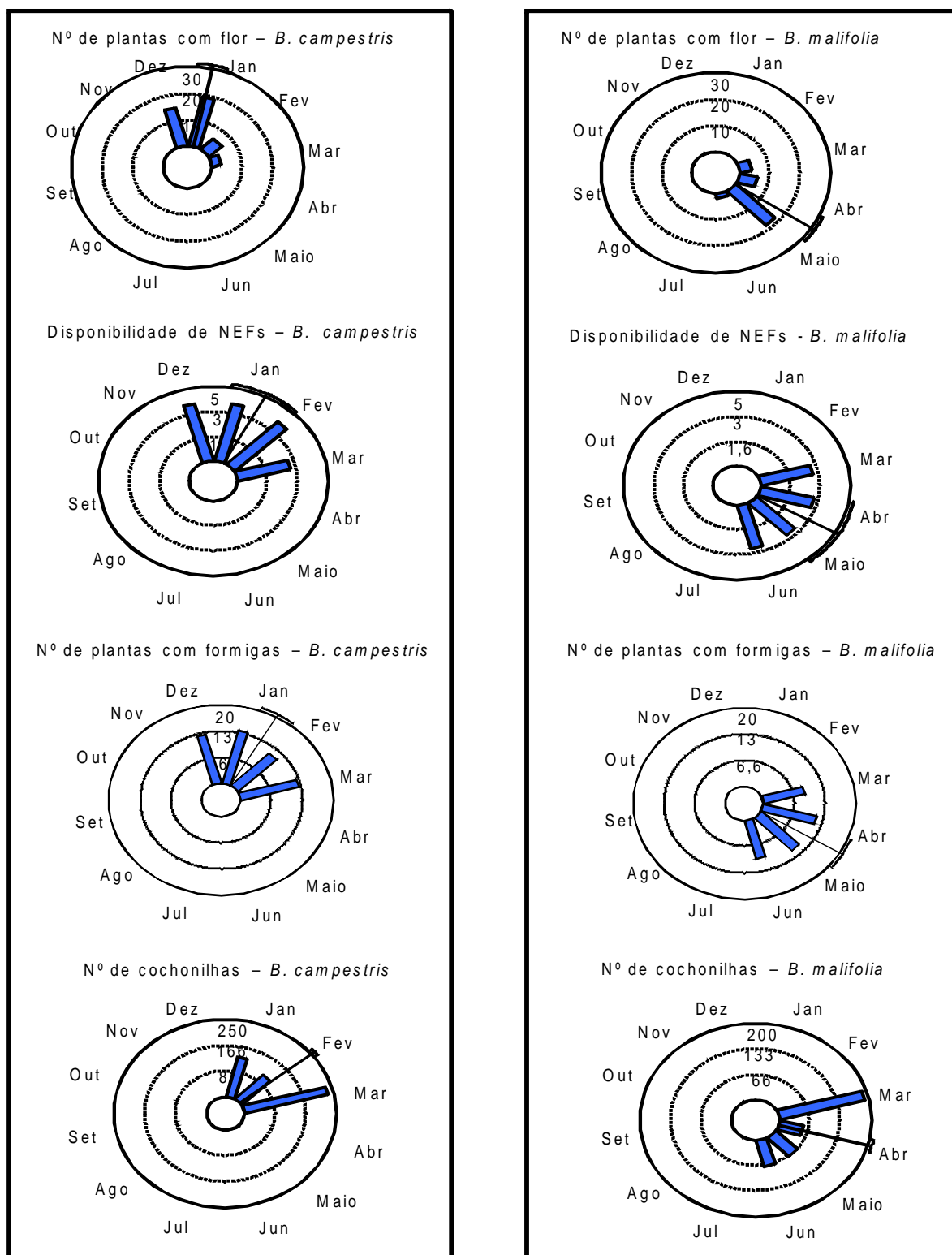


FIGURA 15. Variação temporal da disponibilidade de flores e NEFs e da presença de formigas e cochonilhas nas espécies *B.campestris* e *B. malifolia* entre os meses de julho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG.



FIGURA 16. Indivíduo de cochonilha em botão de *B. campestris* no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG (Foto de H. M. Torezan-Silingardi).

Os principais herbívoros da *B. campestris* e *B. malifolia*, as cochonilhas, foram significativamente mais abundantes em plantas com formigas: *B. campestris* (U=47; $p<0,05$; n=30); *B. malifolia* (U=65; $p<0,05$; n=30) (Figura 17).

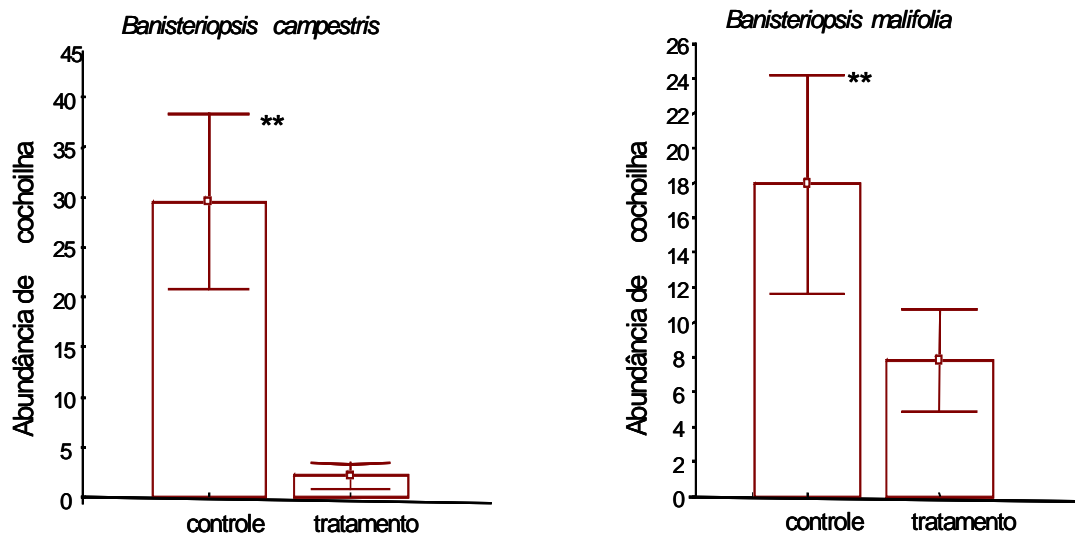


FIGURA 17. Diferença na abundância de cochonilhas entre os grupos controle e tratamento para as espécies *B. campestris* e *B. malifolia*. ** Indica diferença significativa ($p<0,05$), teste não paramétrico U de Mann Whitney. O ponto central marca as médias e as barras o erro padrão.

Entretanto, os outros herbívoros das plantas, considerados secundários, foram significativamente mais abundantes em plantas sem formigas: *B. campestris* (U=60; $p<0,05$; n=30); *B. malifolia* (U=42; $p<0,05$; n=30) (Figura 18). Portanto, embora tenham sido eficientes na remoção ou expulsão dos herbívoros secundários dessas plantas, as formigas se mostraram ineficazes contra as cochonilhas.

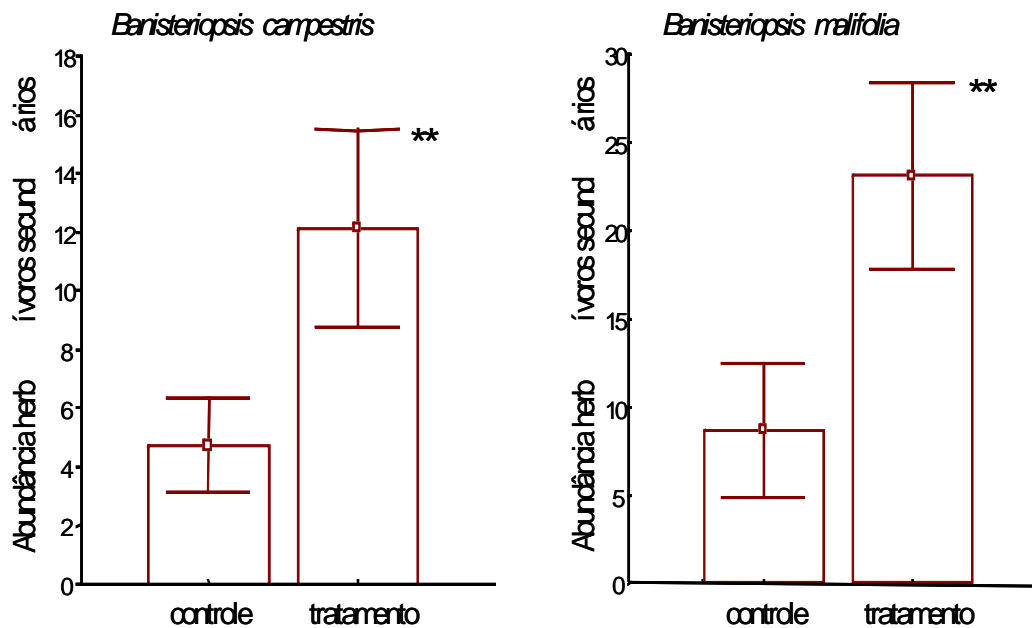


FIGURA 18. Diferença na abundância de herbívoros secundários entre os grupos controle e tratamento para as espécies *B. campestris* e *B. malifolia*. ** Indica diferença significativa ($p<0,05$), teste não paramétrico U de Mann Whitney. O ponto central marca as médias e as barras o erro padrão.

DISCUSSÃO

As guildas de insetos herbívoros das espécies de Malpighiaceae estudadas no Cerrado, especialmente de florívoros, acompanhou a sazonalidade na oferta de recursos das plantas hospedeiras. A grande similaridade na fauna de herbívoros associados entre as espécies é uma prova disso, além da maior similaridade entre *P. tomentosa* e *B. laevifolia* e entre *B. campestris* e *B. malifolia*, pares de espécies cujas fenologias reprodutivas se sobrepõem parcialmente. Estudos mostram que as interações entre plantas e animais estão constantemente associadas à sazonalidade dos eventos vegetativos e reprodutivos das plantas, devido à grande disponibilidade de recursos para a fauna de herbívoros, polinizadores e dispersores de sementes nesses períodos (Fournier 1976, Frankie et al. 1974). Os resultados aqui apresentados claramente corroboram e indicam a veracidade dessas sugestões diretamente na natureza.

O padrão de floração sequencial das espécies de Malpighiaceae estudadas se manteve ao longo dos anos, como demonstrado por Torezan-Silingardi (2007) para seis espécies entre os anos de 2005 e 2006 e corroborado no presente estudo (Figura 19). Essa estratégia reprodutiva pode ser considerada um fator importante que contribuiu para o compartilhamento da guilda de insetos herbívoros entre as espécies. A floração sequencial fornece recursos florais ao longo de grandes períodos do ano, gerando as condições necessárias para manter os polinizadores na área (Newstrom et al. 1994), e ao mesmo tempo confere um suprimento alimentar ininterrupto para as espécies de herbívoros florais (Torezan-Silingardi 2007).

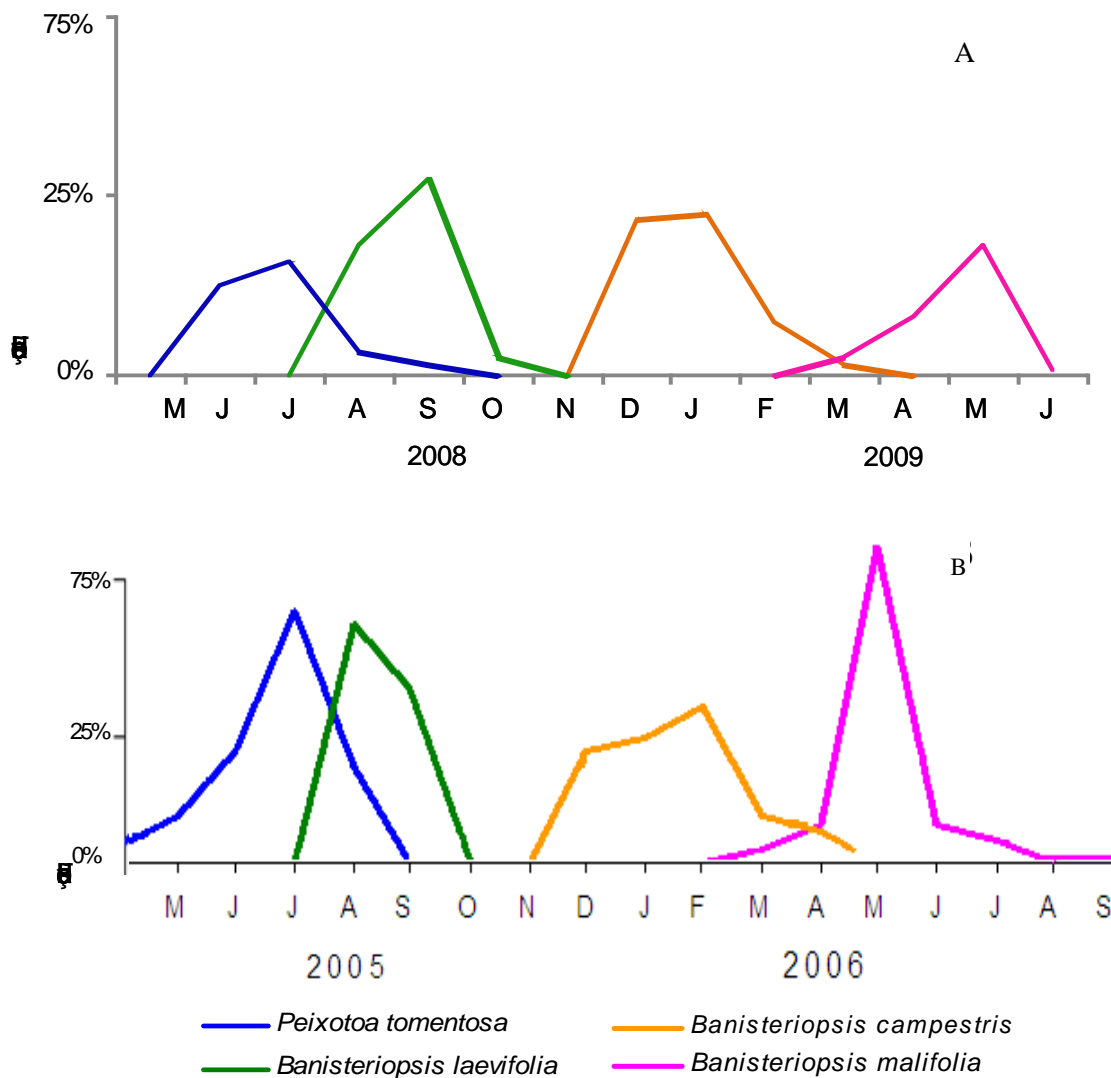


FIGURA 19. Fenologia da floração das quatro espécies de Malpighiaceae estudadas entre os meses de junho de 2008 e junho de 2009 no cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia/MG, comparando os dados do presente estudo (A) e do estudo desenvolvido por Torezan-Silingardi (2007) (B).

As espécies na reserva de cerrado do CCPIU apresentaram uma floração sequencial com baixa sobreposição dos eventos reprodutivos. Esse fato pode ter levado os herbívoros a utilizarem uma nova espécie de Malpighiaceae como nova fonte de recursos ao término de cada floração. Esse comportamento justificaria a similaridade da fauna entre as quatro

espécies e a alternância entre as estações seca e úmida responderia pela ocorrência de pares de espécies mais similares. As espécies *P. tomentosa* e *B. laevifolia* floriram na estação seca e as espécies *B. campestris* e *B. malifolia* apresentaram floração na estação chuvosa. Essa alternância de estações gera variações naturais de composição e número de espécies dentro de uma mesma área (Marquis and Braker 1994, Rico-Gray et al. 1998) e pode ter acentuado as similaridades entre os pares de espécies da mesma estação e atenuado entre espécies de estações diferentes.

A acentuada semelhança na estrutura floral das espécies de Malpighiaceae (Anderson 1979) também pode ter contribuído para manter uma fauna de herbívoros similar entre as espécies dessa família. Estudos mostram que a alta similaridade nos aspectos morfológicos e de qualidade nutricional entre diferentes espécies de plantas contribui para o compartilhamento de uma fauna similar (Gullan and Cranston 1994). As espécies de Malpighiaceae apresentam estruturas jovens com uma baixa resistência estrutural a danos físicos, o que as torna especialmente atraentes para insetos fitófagos (Varanda et al. 2005). Com isso, essas plantas passaram a compartilhar guildas de insetos fitófagos que utilizam os mesmos tipos de recursos e as mesmas estratégias na ocupação de seus nichos, atuando de modo similar no ecossistema.

Diante da ação dos herbívoros, as plantas desenvolvem defesas bióticas, como as associações com espécies de formigas (Janzen 1966, Boucher et al. 1982, Del Claro 2004). Os resultados das interações de defesa entre as formigas e os NEFs das espécies de Malpighiaceae mostraram uma proteção significativa das formigas contra a herbivoria foliar, de modo semelhante ao que ocorre para outras plantas do Cerrado (Costa et al. 1992, Del-Claro et al. 1996, Oliveira 1997). Porém, tais benefícios não foram estendidos diretamente para as estruturas reprodutivas das plantas. Como os insetos folívoros afetam indiretamente a reprodução vegetal, reduzindo a área foliar e a quantidade de recursos disponíveis para a

produção de flores e frutos (Strauss 1997), a proteção das formigas para as estruturas foliares contribuiu indiretamente para o sucesso reprodutivo das plantas.

A falta de proteção efetiva das formigas nas estruturas reprodutivas das plantas pode ser justificada por variações sazonais e temporais sobre os fatores que interagem no sistema e alteram os resultados das interações formiga-planta (Bronstein 1998). No presente estudo, é possível que variações temporais na abundância dos principais herbívoros das plantas, assim como características comportamentais dos herbívoros e formigas tenham diminuído ou eliminado o efeito benéfico da presença da formiga para a produtividade das plantas.

Durante a estação reprodutiva da *P. tomentosa* houve um pico de abundância de insetos da ordem Thysanoptera, que coincidiu com o período de floração da espécie. Esse grupo de herbívoros é composto por pequenos insetos fitófagos, micófagos ou predadores (Mound and Kibby 1998) capazes de permanecer a maior parte de seu desenvolvimento no interior das câmaras florais (Del-Claro 1998) e consumir flores, grãos de pólen e frutos em desenvolvimento (Pinent et al. 2005). Esses animais foram considerados os herbívoros principais da *P. tomentosa* no atual estudo e no trabalho desenvolvido por Del Claro et al (1997). Aliado às características morfológicas dos trips estão as características morfológicas das espécies de formigas interagentes. No interior das câmaras florais os trips só podem ser capturados por espécies de formigas muito pequenas, como espécies de menor porte dos gêneros *Crematogaster* (Myrmicinae), *Brachymyrmex* (Formicinae) (Del-Claro et al. 1997) e *Cephalotes* (Myrmicinae) (Torezan-Silingardi 2007). Durante o período de floração da *P. tomentosa* houve um predomínio de formigas dos gêneros *Ectatomma* (Ectatomminae), *Camponotus* (Formicinae) e *Pachycondyla* (Ponerinae), formigas que apresentam limitações morfológicas que as impedem de penetrar no interior das câmaras florais (Del Claro 1998). Nesse sentido, as formigas que interagiram com a *P. tomentosa* foram ineficientes na remoção e diminuição da abundância de trips, o que permitiu que sérios danos ocorressem nas

estruturas reprodutivas dessa espécie de planta independente da presença das formigas, assim como ocorreu no estudo de Del-Claro (1998).

Essa relação entre as limitações morfológicas de certos gêneros de formigas e a eficiência na remoção dos tisanópteros mostra que a identidade das espécies de formigas presentes no campo durante a estação reprodutiva da *P. tomentosa* talvez tenha sido mais crucial para os resultados da interação entre as formigas e as plantas do que a alta abundância dos trips. Essas variações temporais e espaciais na fauna de formigas estão, normalmente, correlacionadas positivamente com a precipitação e com a temperatura (Levings 1983, Delabie and Fowler 1993). Além disso, fatores como competição intra e interespecífica, abundância de alimento e disponibilidade de sítios de nidificação também influenciam diretamente a composição da fauna de formigas (Levings and Traniello 1981, Beckers et al. 1990).

A variação temporal na abundância e na identidade dos gêneros de formigas encontrada no presente estudo pode ter sido grandemente influenciada por fatores de temperatura e precipitação. Os resultados mostram que durante a estação chuvosa houve um aumento na abundância de formigas, com o predomínio do gênero *Crematogaster* (Myrmicinae). Esse gênero inclui espécies de formigas que formam grandes populações e apresentam recrutamento massivo (Silvestre 2000), características que, certamente, contribuíram para o aumento dos dados de abundância nesse período. Durante a estação seca houve o predomínio de gêneros que apresentam populações médias e comportamento exploratório individual, como *Camponotus* (Formicinae) e *Ectatomma* (Ectatomminae) (Silvestre 2000), resultando em uma baixa abundância de formigas ao longo dessa estação.

Diferente da *P. tomentosa*, a espécie *B. laevifolia* pode ter sido grandemente afetada pela alta abundância de seu herbívoro principal. Os resultados mostraram que os coleópteros do gênero *Anthonomus* (Anthonominae: Curculionidae) apresentaram um pico de abundância

coincidente com o período de floração da espécie e que as formigas não foram significativamente eficientes na sua remoção. Esses herbívoros apresentam um modo de alimentação endofítico, se alimentando e completando seu desenvolvimento no interior de botões florais (Baker-Méio 2001). O desenvolvimento larval dentro de estruturas vegetais beneficia o besouro através de um suprimento alimentar constante, proteção contra a dessecação pelo sol e pelo vento e abrigo contra parasitos e predadores (Clark and Martins 1987), inclusive formigas (Torezan-Silingardi 2007). Diante disso, é provável que a elevada abundância de curculionídeos em *B. laevifolia* durante o seu período reprodutivo tenha provocado extensivos danos nos botões florais dessa espécie, que não puderam ser intensamente ou completamente protegidos pelas formigas associadas. No estudo de Torezan-Silingardi (2007), os coleópteros do gênero *Anthonomus* (Anthonominae: Curculionidae) foram os mais representativos, totalizando oito espécies, porém justamente a sua baixa abundância foi o fator atenuante dos danos causados na espécie vegetal.

Além das associações que as formigas realizam com as plantas através dos NEFs, é possível que diferentes espécies de formigas promovam associações com insetos da ordem Hemiptera, através de secreções açucaradas denominadas *honeydew* (Buckley 1987ab, Del-Claro and Oliveira 1999, Stadler and Dixon 2005, Pierce et al. 2002). O honeydew é rico em açúcares, lipídeos, aminoácidos, água e alguns minerais (Auclair 1963, Hölldobler and Wilson 1990), sendo um importante componente na dieta de muitas espécies de formigas (Rico-Gray 1993, Del-Claro and Oliveira 1999). Nas interações entre formigas e hemípteros, geralmente, as formigas se alimentam do exsudato e o principal benefício que os hemípteros recebem é a proteção contra predadores e parasitos (Buckley 1987ab, Cushmann et al. 1998, Del-Claro and Oliveira 2000, Del-Claro 2004). A literatura documenta uma série de interações entre formigas e diferentes grupos de hemípteros (Way 1963, Buckley 1987ab, Delabie 2001), incluindo cochonilhas das famílias Pseudococcidae (Hemiptera: Coccinea)

(Franco et al. 2000), Coccidae (Hemiptera: Coccinea) (Bach 1991, Buckley and Gullan 1991, Gullan 1997) e Margarodidae (Hemiptera: Coccinea) (Bodenheimer 1951). No presente estudo, os principais herbívoros encontrados nas espécies *B. campestris* e *B. malifolia* foram cochonilhas, presentes principalmente em plantas que tinham a presença de formigas. Torezan-Silingardi (2007) encontrou associações entre a espécie de formiga *Camponotus crassus* e indivíduos da família Ortheziidae (Hemiptera: Coccinea) em *B. Campestris*, o que sugere que associações entre formigas e hemípteros também são comuns em Malpighiaceae.

Embora estas associações sejam comumente apontadas como mutualísticas, a dependência total de alguma espécie de formiga ao exsudato de hemípteros ainda não foi demonstrada (Buckley 1982, Oliveira and Del-Claro 2005). Além disso, Oliveira e Del-Claro (2005) e Moreira e Del Claro (2005) evidenciaram que os benefícios para a planta hospedeira nas interações planta-formiga-hemiptero pode ser variável dependendo do comportamento dos herbívoros e das formigas associadas. No presente estudo, é provável que a associação das formigas com as cochonilhas não tenha gerado benefícios para as plantas, ao contrário, a alta abundância desses animais no período reprodutivos das espécies *B. campestris* e *B. malifolia* pode ter afetado negativamente o sucesso reprodutivos dessas plantas (e.g. Stadler and Dixon 1998).

Os resultados de condicionalidade nas interações entre formigas e plantas aqui evidenciados mostram que quando as espécies mutualistas estão inseridas dentro de uma rede de interações multitróficas, torna-se difícil prever a dinâmica ecológica da interação (McCann 2000). Com isso, passa a ser fundamental o estudo de como os fatores que influenciam as interações estão variando no tempo e no espaço (Bronstein 1994, Bronstein 1998, Thompson 1988, Cushman and Addicott 1991) para se ter uma maior e mais clara compreensão da ecologia das relações multitróficas nas comunidades naturais (Oliveira and Del-Claro 2005, Del-Claro e Torezan-Silingardi 2009).

CONCLUSÃO

O estudo realizado mostra que a floração sequencial representa um padrão fenológico para as espécies de Malpighiaceae estudadas na reserva de cerrado do CCPIU, o que favorece o compartilhamento de guildas de insetos herbívoros ao longo do ano. Porém, as associações que as plantas realizam com formigas para deter os herbívoros estão sujeitas às variações temporais de fatores como abundância, identidade e comportamento dos herbívoros e das próprias formigas interagentes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, W. R. 1979. Floral conservatism in netropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11:219-223.
- Anderson, W. R. 1990. The origin of the Malpighiaceae - the evidence from morphology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 64:210-224.
- Andrade, T., G. D. V. Marques, and K. Del-Claro. 2007. Diversity of ground dwelling ants in Cerrado: an analysis of temporal variations and distinctive physiognomies of vegetation (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 50 (1):121-134.
- Almeida, S. P., C. E. B. Proença, S. M. Sano, and J. F. Ribeiro. 1998. Cerrado: espécies vegetais úteis. Embrapa-Cpac, Planaltina.
- Auclair, J. L. 1963. Aphid feeding and nutrition. *Annual Review of Entomology*. 8:439-490.
- Bach, C. E. 1991. Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scales (*Coccus viridis*) and plants (*Pluchea indica*). *Oecologia* 87: 233–239.
- Baker, H. G., P. A. Opler, and I. Baker. 1978. A comparison of the amino acid complements of floral and extrafloral nectars. *Botanic Gazetteer* 139(3): 322-332.
- Baker-Méio, B. 2001. Impacto de insetos predadores de flores e frutos sobre a reprodução de *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae). Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Batalha M. A., and W. Mantovani. 1999. Chaves de identificação das espécies vegetais vasculares baseada em caracteres vegetativos para a ARIE Cerrado Pé-de-Gigante (Santa Rita do Passa Quatro, SP). *Revista do Instituto Florestal* 11:137–158.
- Beattie, A. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, New York.
- Beckers, R., J. L. Deneubourg, S. Goss, and J. M. Pasteels. 1990. Collective decision making through food recruitment. *Insects Sociaux*, 37: 258-267.
- Belt, T. 1874. The naturalist in Nicaragua. Dent and Sons, London, England.
- Bentley, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: Interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57:815–20.

- Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:407-427.
- Billick, I., and K. Tonkel. 2003. The relative importance of spatial vs. temporal variability in generating a conditional mutualism. *Ecology* 84: 289–295.
- Bodenheimer, F. S. 1951. *Citrus entomology in the Middle East with special references to Egypt, Iran, Irak, Palestine, Syria, Turkey*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. Jerusalem
- Borges, H. B. N., and G. J. Shepherd. 2005. Flora e estrutura do estado lenhoso numa comunidade de Cerrado em Santo Antônio do Leverger, MT. Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 61-74.
- Boucher, D. H., S. James, and K. H. Keeler. 1982. The Ecology of Mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:315-347.
- Bronstein, J. L., and P. Barbosa. 2002. Multitrophic/multispecies mutualistic interactions: the role of non-mutualists in shaping and mediating mutualisms. Pages 44-66 *in* T. Tscharnkte and B. A. Hawkins, editors. *Multitrophic Level Interactions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bronstein, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Tree* 9:214-217.
- Bronstein, J. L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30: 150-161.
- Buckley, R. C., and P. Gullan. 1991. More aggressive ant species (Hymenoptera: Formicidae) provide better protection for soft scales and mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica* 23: 282–286.
- Buckley, R. C. 1982. Ant-plant interactions - a world review. Pages 111-142 *in* R. C. Buckley, editors. *Ant-plant interactions in Australia* Junk. The Hague.
- Buckley, R. C. 1987a. Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:111-138.
- Buckley, R. C. 1987b. Ant-plant-homopteran interactions. *Advances in Ecological Research*. 16:53-85.
- Cameron, K. M., M. W. Chase, W. R. Anderson, and H. G. Hills. 2001. Molecular systematics of Malpighiaceae: evidence from plastid *rbcL* and *matK* sequences. *American Journal of Botany* 88:1847-1862.

- Campbell, D. R. 1985. Pollinator sharing and seed set of *Stellaria pubera*: competition for pollination. *Ecology* 66: 544-553.
- Clark, W. E., and R. P. Martins. 1987. *Anthonomus biplagiatus* Redtenbacher (Coleoptera: Curculionidae), a Brazilian weevil associated with *Kielmeyera* (Guttiferae). *The Coleopterists Bulletin* 41:157-164.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of trees species in a lowland tropical forest. *Ecology Monograph* 53: 209-234.
- Costa, C. B. N., J. A. S. Costa, and M. Ramalho. 2006. Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29:103-114.
- Costa, F. M. C. B., A. T. Oliveira-Filho, and P. S. Oliveira. 1992. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecological Entomology* 17: 363-365.
- Coutinho, L. M. 2002. O bioma do cerrado. Pages 77-91 in A. L. Klein, editors. *Eugen Warming e o Cerrado Brasileiro: um Século Depois*. Editora Unesp, São Paulo.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cushman, J. H. 1991. Host-plant mediation of insect mutualisms: variable outcomes in herbivore-ant interactions. *Oikos* 61:138-144.
- Cushman, J. H., and J. F. Addicott. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms. Pages 92-103 in C. R. Huxley and D. F. Cutler, editors. *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Cushman, J. H., S. G. Compton, C. Zachariades, A. B. Ware, R. J. C. Nefdt, and V. Rashbrook. 1998. Geographic and taxonomic distribution of a positive interaction: ant-tended homopterans indirectly benefit figs across southern Africa. *Oecologia* 116:373-380.
- Delabie, J. H. C., and H. G. Fowler. 1993. Physical and biotic correlates of population fluctuations of dominant soil and litter ant species (Hymenoptera: Formicidae) in Brazilian cocoa populations. *Journal of the New York Entomological Society* 101 (1): 135-140.
- Delabie, J. H. C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an Overview. *Neotropical Entomology* 30(4): 501-516.

- Del-Claro, K., and J. C. Santos. 2000. A função dos nectários extraflorais em plantas do cerrado. Pages 84-89 in T. B. Cavalcanti and B. M. T. Walter, orgs. Tópicos Atuais em Botânica. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia/Sociedade Brasileira de Botânica, Brasília.
- Del-Claro, K. 1998. A importância do comportamento de formigas em interações: Formigas e trips em *Peixotoa tomentosa* (Malpighiaceae), no cerrado. *Revista de Etologia* 1:3-10.
- Del-Claro, K. 2004. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology* 33:665-672.
- Del-Claro, K., R. Marullo, and L. A. Mound. 1997. A new species of *Heterothripes* (Thysanoptera) from Brazilian cerrados and its interactions with ants. *Journal of Natural History* 31:1307-1312.
- Del-Claro, K., V. Berto, and W. Reu. 1996. Herbivore deterrence by visiting ants increases fruit-set in an extrafloral nectary plant *Qualea multiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology* 12: 887-892.
- Del-Claro, K., and P. S. Oliveira. 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(1): 135-144.
- Del-Claro, K., and P. S. Oliveira. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124 (2):156-165.
- Del-Claro, K., and H. M. Torezan-Silingardi. 2009. Insect-Plant Interactions: New Pathways to a Better Comprehension of Ecological Communities in Neotropical Savannas. *Neotropical Entomology* 38(2):159-164.
- Feener, D. H. Jr., and E. W. Schupp. 1998. Effect of treefall gaps on the patchiness and species richness of neotropical ant assemblages. *Oecologia* 116:191–201.
- Fiala, B., and U. Maschwitz. 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia; comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophitism. *Biological Journal of the Linnean Society* 44:287-305.
- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Fournier, L. A. 1976. Observaciones fenológicas en El bosque humedo premontano de San Pedro de Montes Oca, Costa Rica. *Turrialba* 26:54-59.

- Franco, J. C., E. B. Silva, and J. P. Carvalho. 2000. Cochonilhas-algodao (Hemiptera, Pseudococcidae) associadas aos citrinos em Portugal. ISA Press, Lisboa
- Frankie, G. W., H. G. Baker, and P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-913.
- Fuente, M. A. de la, and R. J. Marquis. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118: 192-202.
- Gates, B. 1982. *Banisteriopsis*, *Diplopterys* (Malpighiaceae). *Flora Neotropica Monographs* 30:1-236.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- Goodland, R. 1979. Análise ecológica da vegetação de Cerrado. Pages 61-171 in R. Goodland and M. G. Ferri, editors. *Ecologia do Cerrado*. Editora Itatiaia/EDUSP, São Paulo.
- Gullan, P. J., and P. S. Cranston. 1994. *The Insects. An outline of Entomology*. Chapman & Hall, London.
- Gullan, P. J. 1997. Relationships with ants. Pages 351-377 in Y. Ben-Dov and C. J. Hodgson, editors. *Soft scale insects – their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Herre, E. A., M. Knowlton, U. G. Mueller, and S. A. Rehner. 1999. The evolution of mutualism: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends Ecology Systems* 14:49-51.
- Herbers, J. M. 1989. Community structure in north temperate ants: Temporal and spatial variation. *Oecologia* 81:201–11.
- Heringer, E. P., G. M. Barros, J. A. Rizzo, and C. T. Rizzini. 1977. Pages 211-232 in M. G. Ferri editors. *A flora do cerrado*. Editora Universidade de São Paulo, São Paulo, p.211-232.
- Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- Horvitz, C. C., and D. W. Schemske. 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herbivore. *Ecology* 65(5):1369-1378.

- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249-275.
- Janzen, D. H. 1967a. Fire, vegetation structure, and the ant x *Acacia* interaction in Central America. *Ecology* 48:26–35.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1973a. Dissolution of a mutualism between *Cecropia* and its *Azteca* ants. *Biotropica* 5:15–28
- Janzen, D. H. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: A parasite of a mutualism. *Science* 188:936–37.
- Joly, A. B. 1998. Botânica: introdução à taxonomia vegetal. 12ª ed. Companhia Editora Nacional, São Paulo.
- Keeler, K. H., and R. B. Kaul. 1984. Distribution of defense nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany* 71(10): 1364 – 1372.
- Kersh, M. F., and C. R. Fonseca. 2005. Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology* 86:2117–26.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defence of *Inga* (Mimosoidea) saplings by ants. *Ecology* 65(6):1787-1793.
- Korndörfer, A. P., and K. Del-Claro. 2006. Ant-defense versus induced defense in *Lafloensia pacari* (Lythraceae), a myrmecophilous tree of the Brazilian Cerrado. *Biotropica*, no prelo.
- Kubota, H. 2003. Fenologia da comunidade de Asteraceae, variação temporal e determinantes locais de riqueza de insetos endófagos de capítulos. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas. 82p.
- Levings, S. C. 1983. Seasonal, annual and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest. *Ecological Monographs*, 53 (4): 435-455.
- Levings, S. C., and J. F. A. Traniello. 1981. Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche*, 88 (3/4): 265-319.
- Machado, R. B., M. B. Ramos Neto, P. G. P. Pereira, E. F. Caldas, D. A. Gonçalves, N. S. Santos, K. Tabor, and M. Steininger. 2004. Estimativas de perda da área do Cerrado Brasileiro. Brasília: Conservação Internacional.

- Marquis, R. J., and H. E. Braker. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. Pages 261-281 in L. A. Mc Dade, K. S. Bawa, H. A. Hespdenheide and G. S. Hartshorn, editors. *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest* Chicago Press, Chicago.
- McCann, K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405:228–33.
- Moreira, V. S., and K. Del-Claro. 2005. The outcomes of an ant-treehopper association on *Solanum lycocarpum* St. Hill: increased membracid fecundity and reduced damage by chewing herbivores. *Neotropical Entomology* 34 (6): 881-888.
- Morellato, L. P. C., and P. S. Oliveira. 1994. Extrafloral nectaries in the tropical tree *Guarea macrophylla* (Meliaceae). *Canadian Journal of Botany* 72:157–60.
- Morellato, L. P. C., and H. F. Leitão-Filho. 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28:180-191.
- Morrison, L. W. 1998. The spatiotemporal dynamics of insular ant metapopulations. *Ecology* 79:1135–46.
- Mound, L. A., and G. Kibby. 1998. *Thysanoptera: an identification guide*. 2 ed. Wallingford, CAB.
- Myers, N., R. A. Mittermeyer, C. G. Mittermeyer, G. A. B. Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Newstrom, L. E., G. W. Frankie, and H. G. Baker. 1994. A new classification for plant phenology based on flower patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- O'dowd, D. J., and E. A. Catchpole. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp. - ant interactions. *Oecologia* 59:191- 200.
- Oliveira, P. E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. Pages 169-192 in S. M. Sano and S. P. Almeida, editors. *Cerrado: ambiente e flora* Embrapa-CPAC, Planaltina.
- Oliveira, P. S., and K. Del-Claro. 2005. Multitrophic interactions in the Brazilian savanna: Ant-homopteran systems, associated insect herbivores, and host plant. Pages 414-438 in D. Burslem, editor. *Biotic Interaction in the Tropics*. Cambridge University Press, British Ecological Society, London.

- Oliveira, P. S., and A. V. L. Freitas. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557-570.
- Oliveira, P. S., and M. R. Pie. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. 27:161-176.
- Oliveira, P. S., and R. J. Marquis. 2002. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York, Columbia University Press.
- Oliveira, P. S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Functional Ecology* 11:323-330.
- Oliveira, P. S., and A. T. Oliveira-Filho. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in Western Brazil. Pages 163-175 in Price, P. W., T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, and W. W. Benson, editors. *Plant-Animal Interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York.
- Oliveira, P. S., A. F. Silva, and A. B. Martins. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74:228-230.
- Oliveira-Filho, A. T., and J. A. Ratter. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. Pages 91-120 in P. S. Oliveira and R. J. Marquis, editors. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* Columbia University Press, New York.
- Pinent, S. M. J., H. P. Romanowski, L. R. Redaelli, and A. Cavalleri, A. 2005. Thysanoptera: plantas visitadas e hospedeiras no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS, Brasil. *Iheringia, Série Zoológica, Porto Alegre*, 95(1): 9-16.
- Pierce, N. E., M. F. Braby, A. Heath, D. J. Lohman, J. Mathew, D. B. Rand, and M. A. Travassos. 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology*, 47: 733-771.
- Rashbrook, V. K., S. G. Compton, and J. H. Lawton. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology* 73 (6):2167-2174.
- Ratter, J. A., J. F. Ribeiro, and S. Bridgewater. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80:223-230.
- Ribeiro, J. F., and L. H. R. Castro. 1986. Método quantitativo para avaliar características fenológicas de árvores. *Revista Brasileira de Botânica* 9:7-11.

- Ricklefs, R. E. 2001. *A Economia da Natureza*. 5ª ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Rico-Gray, V., J. G. García-Franco, M. Palacios-Rios, C. Díaz-Castelazo, V. Parra-Tabla, and J. A. Navarro. 1998. Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. *Biotropica* 30:190–200.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the Dry Tropical Lowlands of Coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25(3): 301-315.
- Rosa, R., S. C. Lima, and W. L. Assunção. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia, MG. *Sociedade e Natureza* 3:91-108.
- Sendoya, S., A. V. L. Freitas, and P. S. Oliveira. 2009. Egg-laying butterflies distinguish predaceous ants by sight. *American Naturalist* (no prelo).
- Souto, S. L. 2007. Morfoanatomia e ontogênese de frutos e sementes de espécies de *Banisteriopsis* C. B. Robinson e *Diplopterys* A. Juss. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, Botucatu.
- Silva, C. I., and H. M. Torezan Silingardi. 2009. Reproductive Biology of Tropical Plants. *Encyclopedia of Life Support Systems*.
- Silvestre, R. 2000. Estrutura de comunidades de formigas do Cerrado. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, 227p.
- Stadler, B., and A. F. G. Dixon. 1998. Costs of ant attendance for aphids. *Journal of Animal Ecology* 67:454–59.
- Stadler, B., and A. F. G. Dixon. 2005. Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 345-372.
- Strauss, S.Y. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology* 78:1640-1645.
- Thompson, J. N. 1988. Coevolution and alternative hypothesis on insect plant interactions. *Ecology* 69:893-895.
- Thompson, J. N. 1996. Evolutionary ecology and the conservation of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 11:300-303.
- Thompson, J. N. 1999. The evolution of species interactions. *Science* 284: 2116-2118.

- Torezan-silingardi, H. M. 2007. A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação das espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Ribeirão Preto. 172p.
- Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh, and S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353 -377.
- Varanda, E. M., J. R. Barosela, Y. Oki, M. P. Pais, and A. Cerri. 2005. Defesas vegetais contra insetos folívoros. Pages 197-222 *in* V. R. Pivello and E. M. Varanda, orgs. *O Cerrado Pé-de-gigante: Ecologia e Conservação – Parque estadual de Vassununga SMA*, São Paulo.
- Von Wettstein, R. 1889. Über die compositen der osterreichisch-ungarischen. Flora mit zuckerabscheidenden Hullschuppen. *Situngsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, ser. 1, 97: 570-589.
- Vogel, S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memories of the New York Botanical Garden* 55:130-142.
- Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annual Review of Entomology*. 8:307-344.