

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOMÉDICAS

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

ANÁLISE DO EFEITO DA VISITAÇÃO DE FORMIGAS SOBRE O SUCESSO REPRODUTIVO DE *PALICOUREA RIGIDA* (RUBIACEAE) EM VEGETAÇÃO DE CERRADO.

Elisângela Medeiros de Almeida

Monografia apresentada à Coordenação do Curso de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Uberlândia, para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Uberlândia - MG

Dezembro/1997

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOMÉDICAS

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

ANÁLISE DO EFEITO DA VISITAÇÃO DE FORMIGAS SOBRE O SUCESSO
REPRODUTIVO DE *PALICOUREA RIGIDA* (RUBIACEAE) EM VEGETAÇÃO DE
CERRADO.

Elisângela Medeiros de Almeida

Orientador: Prof. Dr. Kleber Del-Claro

Monografia apresentada à Coordenação
do Curso de Ciências Biológicas, da
Universidade Federal de Uberlândia,
para obtenção do grau de Bacharel em
Ciências Biológicas.

Uberlândia - MG

Dezembro/1997

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOMÉDICAS

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

ANÁLISE DO EFEITO DA VISITAÇÃO DE FORMIGAS SOBRE O SUCESSO REPRODUTIVO DE *PALICOUREA RIGIDA* (RUBIACEAE) EM VEGETAÇÃO DE CERRADO.

Elisângela Medeiros de Almeida

APROVADA PELA BANCA EXAMINADORA EM ___/___/___

NOTA ___

Orientador Prof. Dr. Kleber Del-Claro

Co-orientador Prof. Dr. Paulo Eugênio A. M. Oliveira

Co-orientadora Profa. Paula Cristina Deniz de Queiroz

Uberlândia, ___ de _____ de _____.

AGRADECIMENTOS

Agradecer de forma breve (como diz o manual da monografia que nos é entregue pela coordenação) é extremamente difícil, pois são tantas as pessoas que me ajudaram, que compartilharam comigo tantos momentos que é quase impossível ser conciso. De qualquer maneira... Agradeço às minhas grandes amigas Juliana (nunca vou conseguir te chamar de lesma) e Cérise (é através de nossas escolhas que aprendemos quem somos) que estão comigo desde o tempo em que éramos apenas “Oncinha”, “Jane Fonda” e “Imaculada” (bons tempos!). Sou grata também aos meus pais de aluguel professora Ana Maria Bonetti e professor Kleber Del-Claro (pelas fotos da monografia), pelos conselhos, puxões de orelha e disponibilidade em ajudar sempre que eu os procurei. Ao professor Paulo Eugênio, pela amizade (muito obrigada, Paulo) e ao professor Lemos, pelas reflexões. À professora Paula por ter aceito participar da minha banca examinadora. Aos irmãos que eu consegui na Universidade (por ordem alfabética pra não dar briga) Ana Paula (amar é sempre melhor que se vingar), Bárbara (cativar), Bruninho (papo cabeça), Carlinhos (obrigado pelo paint-brush e pela paciência), Fabiane (já sinto saudades dos nossos blá, e dos “*Chlorostilbon* da vida”), Francis (esta barba fica bem em você), Genilda (foi você que acabou me ensinando a andar por caminhos tortuosos, né? Obrigado por isto), Hudson (usar computador, fazer relatórios, ter um modelo de petiano. Devo tudo isto a você), Jaqueline (mais tarde), Kaila (a loirinha g... do PET), Kátia (brigadoo), Laiena (os macacos entendem melhor os humanos do que os próprios seres humanos, não é?), Londe (Luciana, mas que Luciana?), Raquel (Prof. Dra. Borges, pronunciado com sotaque francês. Espero que isto ainda aconteça), Rodrigo (é, foi o que eu disse...) e Wilson (os taurinos entendem os taurinos). Agradeço também ao Hipólito pela força e ao Brunnão pela amizade sincera. Aos amigos que muito me ajudaram, principalmente no trabalho de campo Léo, Jerry, Lu (a namorada do Superman), Vanessa, Cláudia Moreno, Fred (MacGuiver), Péricles e Delei (super ajuda no campo), muito obrigada!

OFERECIMENTO

... a estória era mais ou menos assim:

Um homem foi preso em uma sala onde não havia nada, apenas uma porta. Por baixo da porta era colocada comida e bebida para que ele sobrevivesse. No início, o homem gritou, chamou, esmurrou, queria sair dali, mas ninguém veio ao seu auxílio. Quando já estava velho, ele teve a curiosidade de olhar na tranca da porta e viu que ela estava aberta. Na verdade, ela nunca havia sido fechada e ele nunca havia tentado abri-la.

À pessoa que me contou esta estória

Denilton Palhares Ferreira

e aos meus pais Neuza e Luiz

RESUMO

A hipótese de que o néctar floral, de *Palicourea rigida* além da atração dos polinizadores, funciona como uma defesa biótica em que as formigas visitantes defendem os tecidos reprodutivos da planta hospedeira foi investigada em uma população reprodutiva em uma reserva de Cerrado *sensu strictu* da cidade de Uberlândia, entre outubro de 1996 e fevereiro de 1997. A fauna de formigas diurnas visitantes aos nectários de *P. rigida* é constituída de 10 espécies, com predomínio do gênero *Camponotus*. Algumas espécies, como as do gênero *Atta* e *Acromyrmex*, visitam *P. rigida* para retirar flores e botões. As formigas Attini e larvas, provavelmente da ordem Lepidoptera, devem ser os principais herbívoros florais de *P. rigida*. O forrageamento das formigas sobre a planta resultou em frutos significativamente mais pesados, ocorrendo o mesmo naquelas plantas onde um número maior de formigas visitou-as. Isto indica que as visitas de formigas às inflorescências de *P. rigida* afetam positivamente a produção de frutos e a aptidão da planta, na medida em que permitem que a planta desenvolva frutos mais pesados, mais atrativos para seus dispersores e, com isso, um melhor desenvolvimento das plântulas.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO	01
<i>Palicourea rigida</i> (Rubiaceae) como objeto de estudo	03
2. MATERIAL E MÉTODOS	05
2.1 Área e Objetos de estudo	05
2.2 Teste Estatístico	06
3. RESULTADOS	07
3.1 Formigas e outros visitantes em <i>Palicourea rigida</i>	07
3.2 Flores, frutos e sementes de <i>Palicourea rigida</i>	08
4. DISCUSSÃO	14
5. CONCLUSÃO	18
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	19

1. INTRODUÇÃO

As populações de plantas são influenciadas em seu crescimento, sobrevivência e reprodução por conjuntos particulares de interações negativas e positivas com animais, por exemplo, herbívoros (Gilbert 1979, Rocha & Bergallo 1992, Del-Claro 1995, Niesenbaum 1996), polinizadores (Stiles 1971, Wolf et al. 1972, Dobkin 1984, Arizmendi & Ornelas 1990, Ackerman et al. 1994, Niesenbaum 1996, Ree 1997), dispersores (Handel & Beattie 1990, Piña-Rodrigues e Aguiar 1993) e predadores de sementes (Janzen 1975, Brody 1997). Desta maneira, as interações entre plantas e herbívoros apresentam muitos exemplos de coevolução (Crawley 1983, Futuyma 1992).

Há herbívoros que atacam diretamente a reprodução das plantas, como os predadores de sementes e os que consomem botões e flores (Crawley 1983). Em resposta à herbivoria, os vegetais desenvolveram defesas mecânicas ou morfológicas (dureza da folha, tricomas), defesas químicas

(compostos secundários) ou defesas bióticas (associação com outros organismos) (Crawley 1983, Futuyma 1992).

Mecanismos anti-herbívoros, tais como compostos tóxicos ou densos tricomas, deveriam ser suficientes para deter todos os herbívoros. Assim, a proteção através de associações com outros organismos, seria desnecessária. Entretanto, como Ehrlich e Raven (1967) discutiram, muito poucas plantas são totalmente imunes ao ataque de herbívoros. Portanto, nectários florais e extra-florais podem agir em conjunto com outros mecanismos, auxiliando as plantas na defesa contra herbívoros.

A habilidade potencial dos herbívoros de rapidamente desenvolver sistemas de desintoxicação e modificações no comportamento, “quebrando” as defesas estruturais e químicas das plantas, pode direcionar a seleção para um controle biológico, como através da proteção por formigas (Schemske, 1980), que é uma das defesas bióticas mais freqüentes (e.g. Beattie 1985, Hölldobler & Wilson, 1990). Schemske (1980) sugere que as formigas oferecem um sistema de defesa, às plantas, relativamente imune às mudanças evolucionárias dos herbívoros. Nestes sistemas, geralmente as plantas oferecem abrigo e/ou alimento (e.g. néctar extra-floral, corpúsculos protéicos) em troca da proteção conferida pelas formigas que atacam os herbívoros (Beattie 1985, Putz & Holbrook 1988, Keeler 1989).

Vários estudos têm quantificado a importância da defesa por formigas, nas plantas que possuem nectários extra-florais (Bentley 1977a, b; Schemske 1980, Schemske 1982, Horvitz & Schemske 1984, Del-Claro et al.

1996, Oliveira 1997). Entretanto, há casos onde a proteção por formigas não foi evidenciada (O'Dowd & Catchpole 1983, Rasbrook et. al. 1992). Nestas interações muitos estudos reconhecem que a qualidade do benefício recebido pelas plantas será variável, dependendo das espécies de formigas associadas, sendo que este fator foi discutido em poucos estudos (Horvitz & Schemske, 1984).

Palicourea rigida (Rubiaceae) como objeto de estudo

Segundo Silva (1995), o arbusto *Palicourea rigida* H.B.K. (Rubiaceae) possui floração sazonal com dois ciclos anuais de diferentes intensidades. O principal período reprodutivo ocorre durante a estação chuvosa, com grande número de plantas envolvidas, sendo que na estação seca a floração é esparsa. Este arbusto apresenta folhas coriáceas e flores com ovário ínfero onde, acima dele, encontra-se um conspicuo disco nectarífero em forma de anel que envolve a base do estilete. Com a queda da corola, o néctar continua sendo produzido até durante o período inicial dos frutos (Silva, 1995), ou seja, o disco nectarífero fica funcionando como um nectário extra-floral (Figura 1a). Na parte externa da corola, apresentam-se tricomas glandulares pluricelulares, que possuem glicose em seu interior. Estes recursos atraem formigas de muitas espécies, que visitam as inflorescências de *P. rigida* em busca de exsudatos da parte externa da corola das flores, em pré-antese e recém abertas e, do disco nectarífero de flores que já sofreram abscisão.

Investigamos experimentalmente a hipótese de que o néctar floral, de *P. rigida* além da atração dos polinizadores, funciona como uma defesa biótica em que as formigas visitantes defendem os tecidos reprodutivos da planta hospedeira. Assim sendo, neste trabalho perguntamos: (1) quais as espécies de formigas que visitam *P. rigida* durante o dia? (2) a visitação de formigas às inflorescências de *P. rigida* produz algum efeito sobre a herbivoria floral e produção de frutos? (3) as espécies de formigas diferem no seu efeito, sobretudo na qualidade (peso) de frutos e sementes de *P. rigida*?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área e Objetos de Estudo

O trabalho de campo foi realizado durante o principal período reprodutivo de *Palicourea rigida*, de outubro de 1996 a fevereiro de 1997, na reserva de Cerrado *sensu stricto* (Goodland, 1971) do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia - MG (18° 57' S : 48° 12' W).

Para determinar os efeitos das formigas na quantidade e qualidade dos frutos e sementes de *Palicourea rigida* foram etiquetados aleatoriamente 40 indivíduos em fase reprodutiva, divididos em dois grupos: (1) Plantas tratamento, (n=20). Foram retiradas manualmente todas as formigas que estavam presentes e em volta do caule. A uma altura de 0,4 m do solo, foi aplicada uma resina atóxica "Tanglefoot" (The Tanglefoot® Company, Grand Rapids, Michigan) para impedir o acesso das formigas à planta. Tudo que pudesse ser usado pelas formigas para subir nas plantas como ramos de

plantas vizinhas, foi removido. (2) Plantas controle, (n=20), foram mantidas em seu estado natural.

Apenas uma inflorescência de cada planta foi escolhida para o estudo, destas foram contados todos os botões florais e registrados o tamanho das inflorescências e as espécies de formigas presentes. As plantas foram observadas semanalmente e vistoriadas quanto a presença de herbívoros, espécie e número de formigas. Em meados de fevereiro, 35 plantas haviam sobrevivido (18 controle e 17 tratamento). Destas, todos os frutos maduros foram coletados, contados e posteriormente pesados, assim como suas sementes.

2.2 Teste Estatístico

O teste “U” de Mann-Whitney (Zar, 1984) foi empregado para comparação dos dados obtidos.

3. RESULTADOS

3.1. Formigas e outros visitantes em *Palicourea rigida*

Foram observadas 10 espécies de formigas diurnas visitando *P. rigida* (Tabela 1, Figura 1b, 1c e Figura 2) em constante deslocamento pelas hastes das inflorescências e sobre os frutos. Três espécies do gênero *Camponotus* totalizaram 26.80% (n= 46) do total de indivíduos amostrados (n= 209), sendo o gênero mais abundante e com maior número de ocorrências nas plantas (em 11 das 18 plantas controle), seguido de *Pseudomyrmex* (em 10 das 18 plantas controle) e *Ectatomma* (em oito das 18 plantas controle). Foi possível identificar três plantas onde foram encontrados apenas indivíduos do gênero *Camponotus* e quatro onde este gênero ocorreu com um ou dois outros gêneros, porém predominando sobre eles. Em cinco plantas, tivemos a certeza de que três ou mais espécies as

visitavam, predominando os gêneros *Pseudomyrmex* e *Ectatomma* respectivamente; nestas plantas, *Camponotus* foi um visitante ocasional.

As espécies *Ectatomma tuberculatum* e *Ectatomma edentatum* exibiram menor atividade sobre as plantas, permanecendo em posição estacionária e assumindo posturas agressivas com a aproximação do observador (erguiam a cabeça direcionando-a para o observador com as mandíbulas abertas). Formigas do gênero *Atta* foram vistas carregando flores até o formigueiro e podem ser um dos principais herbívoros da planta nesta fase (com botões bem desenvolvidos e flores abertas).

Coleópteros, hemípteros, dípteros, himenópteros e blatódeos foram vistos visitando as plantas. Muitas aranhas construíram teias nas plantas, principalmente naquelas onde as formigas não tiveram acesso (nove das 17 plantas tratamento) e podem ter atuado, assim como as formigas, na proteção das plantas contra herbívoros.

3.2. Flores, Frutos e Sementes de *Palicourea rigida*

As flores de *Palicourea rigida* são reunidas em inflorescências terminais, emitidas entre um par de folhas e possuem corola tubulosa que varia do amarelo ao vermelho passando pelo alaranjado (Figura 1a).

Figura 1. Detalhe do disco nectarífero em forma de anel sobre o ovário de flores recém-fecundadas (sem corola) de *Palicourea rigida* (a); Formiga *Camponotus crassus* (Formicinae) visitando nectário floral de *Palicourea rigida* (b); Formiga *Zacryptocerus pusillus* (Myrmicinae) visitando nectário floral de *Palicourea rigida* (c); Frutos maduros (preto-arroxeados) e em desenvolvimento (esverdeados) de *Palicourea rigida* (d).



c

a



p

q

Tabela 1. Lista das espécies de formigas observadas em *Palicourea rigida* no Cerrado do Clube Caça e Pesca Itororó, Uberlândia-MG.

FORMICINAE

Camponotus crassus Mayr

Camponotus sp 1

Camponotus sp 2

DOLICHODERINAE

espécie não identificada

MYRMICINAE

Crematogaster sp

Zacryptocerus pusillus Klug

PONERINAE

Ectatomma edentatum Roger

Ectatomma tuberculatum Forel

PSEUDOMYRMECINAE

Pseudomyrmex sp 1 (grupo *gracilis*)

Pseudomyrmex sp 2

Figura 2

O tamanho das inflorescências variou de nove até 21 centímetros (13.5 ± 3.434 , $X \pm 1DP$, $n = 18$). Ao compararmos o tamanho das inflorescências com o número de formigas visitantes, não encontramos uma correlação entre os parâmetros.

Os botões de *P. rigida* são atacados por uma larva (provavelmente da ordem Lepdoptera) quando estes ainda estão em formação. Este herbívoro aloja-se entre as duas folhas que envolvem a inflorescência em desenvolvimento e alimenta-se de todos os verticilos florais. Por fim, as folhas secam e o que restou da inflorescência morre (observação pessoal). Silva (1995) observou que formigas do gênero *Acromyrmex* cortam flores e botões em pré antese levando-as até o formigueiro, deixando as inflorescências com as hastes nuas. Este comportamento foi verificado também com as formigas do gênero *Atta* observadas, na área de estudo deste trabalho.

Os frutos de *P. rigida* são drupáceos de coloração verde quando imaturos e preta-arroxeados quando maduros (figura 1 d) e de acordo com Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (1983, apud Silva, 1995) *P. rigida* é uma espécie endozoocórica tendo pássaros como agentes dispersores. Para analisarmos a influência das formigas sobre a reprodução das plantas, a razão entre o número de frutos formados (FF) pelo número de flores produzidas (FP) em cada planta foi utilizada. Comparando a média de frutos formados por flores produzidas das plantas tratamento com as controle, verificamos que a herbivoria e/ou aborto floral não diferiu significativamente

entre os dois conjuntos de plantas (Teste Mann-Whitney, $U= 120.5$; $p= 0.2834$). Para examinarmos se as diferentes espécies de formigas visitantes agiram diferencialmente na produção de frutos, dividimos as plantas em dois grupos: aquelas onde *Camponotus* predominou (grupo 1) e aquelas onde três ou mais espécies estiveram presentes (grupo 2). Confrontamos estes dois grupos e não obtivemos diferença estatística significativa (Teste Mann-Whitney, $U= 20.0$; $p= 0.2235$).

Plantas visitadas por formigas apresentaram frutos mais pesados ($0.203g \pm 0.114g$, $X \pm 1DP$, $n= 360$) do que plantas sem formigas ($0.144g \pm 0.092$, $X \pm 1DP$, $n= 340$) (Teste Mann-Whitney, $U= 88.0$; $p= 0.0319$) havendo diferença também entre plantas do grupo 1 comparadas com plantas do grupo 2 (Teste Mann-Whitney, $U= 7.0$; $p= 0.0095$), onde as últimas apresentaram frutos mais pesados. Não observamos diferença significativa para o peso da semente, quando comparadas plantas com e sem formigas (Teste Mann-Whitney, $U= 142.0$; $p= 0.7282$) O mesmo ocorreu quando comparadas plantas do grupo 1 com as do grupo 2 (Teste Mann-Whitney, $U= 21.5$; $p= 0.2898$).

4. DISCUSSÃO

A observação de que as formigas do gênero *Camponotus* foram as visitantes mais freqüentes em *P. rigida* confirma a superioridade deste gênero como visitante de plantas que fornecem alimento (néctar floral e extra-floral) em troca de proteção no ambiente de Cerrado (ver Ferreira, 1994; Del-Claro et al., 1996; Oliveira, 1997).

A ação de herbívoros florais, em geral diminui a formação de frutos (Del-Claro et al. 1996). Deste modo, o efeito das larvas que se alimentam dos botões florais de *P. rigida* foi excluído dos indivíduos marcados, pois estes foram determinados para o estudo quando os botões já estavam bem desenvolvidos, podendo ter sido esta a causa de não ter sido observada diferença significativa na herbivoria e/ou aborto floral para os dados analisados. As formigas cortadeiras (Attini) não tiveram acesso às plantas

tratamento, devido à presença da barreira física produzida pela resina Tanglefoot ® e este, possivelmente foi outro motivo de não ter havido diferença estatisticamente significativa na herbivoria e/ou aborto floral entre plantas controle e tratamento. Estudos posteriores devem tentar eliminar esta variável (presença das saúvas) para verificar apenas a ação de herbívoros que chegam até a planta voando ou saltando. Isto pode ser feito excluindo-se todos os ninhos de saúva próximos das plantas.

O tamanho do fruto ou da semente é função da quantidade de material nutritivo armazenado (Piña-Rodrigues & Aguiar, 1993). Os tecidos que os constituem têm como função proteger, atrair dispersores ou afastar predadores e dar condições para o desenvolvimento da plântula ou do embrião. É, portanto, uma característica que afeta diretamente a dispersão de sementes e influencia no sucesso ou insucesso do estabelecimento da plântula (Piña - Rodrigues & Aguiar, 1993). Segundo Delph et al. (1997), condições ambientais, tais como fertilidade do solo e herbivoria, afetam a habilidade de uma planta abastecer sua prole e deste modo afetam o número e o tamanho das sementes produzidas por ela. A herbivoria foliar foi insignificante e a fertilidade do solo, não deve ter influenciado nos resultados obtidos, pois as plantas foram escolhidas aleatoriamente, em uma área onde estas se encontravam próximas umas das outras. Assim, por não ter havido diferença significativa entre os grupos tratamento e controle para o peso da semente, mas ter ocorrido diferença para o peso do fruto, acredita-se que, durante este estudo, as formigas protegeram *P. rigida* contra a ação, principalmente, de herbívoros sugadores de frutos, como hemípteros.

Schemske (1980), trabalhando com *Costus woodsonii* (Zingiberaceae), observou que os pássaros não removiam as sementes de frutos em que todo o arilo tivesse sido destruído por uma larva de mosca (*Euxestea* sp), mas removiam sementes de frutos com pouco ou nenhum dano. Logo, as formigas devem aumentar a aptidão de *P. rigida*, por predarem ou afastarem herbívoros, permitindo que a planta desenvolva frutos mais pesados, que indicam maior quantidade de material nutritivo armazenado e mais atrativos para seus dispersores, facilitando o sucesso no estabelecimento da plântula.

Vários estudos concordam que formigas beneficiam diversas espécies de plantas ou animais com os quais mantêm mutualismo facultativo ou obrigatório (Longino 1989, Horvitz and Schemske 1990, Treseder et al. 1995). Porém, as diferentes espécies de formigas não conferem necessariamente, benefícios equivalentes aos seus hospedeiros (Bristow 1984, Buckley & Gullan 1991, Cushman & Beattie 1991). Em interações com homópteros, as formigas associadas podem até mesmo mudar de mutualistas para predadoras, dependendo da qualidade do recurso fornecido (Cushman, 1991). Bentley (1977a), argumenta que a proteção da planta é parcialmente uma função do número de formigas presente. Endler (1988), discute que um maior número de espécies de predadores, justificam uma diversidade superior de táticas de caça. Portanto, nas plantas com mais espécies de formigas visitando-as (grupo 2) supõe-se que um número maior de diferentes espécies de herbívoros (presas) seja eliminado e a proteção seja melhor.

Assim sendo, acreditamos que a qualidade do benefício conferido e/ou o número de formigas visitantes das plantas do grupo 2, onde predominaram *Pseudomyrmex* sp 1, Dolichoderinae (espécie não identificada) e *Ectatomma edentatum* foi superior à do grupo 1, onde o gênero *Camponotus* prevaleceu.

Estudos que analisem esta relação ao longo do tempo e que comparem outras espécies de formigas, incluindo noturnas, são de fundamental importância para uma melhor compreensão da relação entre *P. rigida* e seus visitantes.

5. CONCLUSÃO

P. rigida é visitada durante o dia por pelo menos 10 espécies de formigas, principalmente as do gênero *Camponotus*. Plantas com formigas tiveram frutos mais pesados, indicando que a visitação de formigas às inflorescências de *P. rigida* afeta positivamente a produção de frutos.

As formigas conferem um benefício diferencial a esta espécie de planta. Isto é, plantas com diferentes espécies de formigas visitantes apresentaram diferentes pesos de frutos.

As formigas devem estar agindo diretamente sobre a aptidão de *P. rigida*, permitindo que a planta desenvolva frutos mais pesados, mais atrativos para seus dispersores, e podem facilitar o sucesso no estabelecimento da plântula.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERMAN, J. D.; RODRIGUEZ-ROBLES, J. A. & MELÉNDEZ, E. J. (1994) A meager nectar offering by an epiphytic orchid is better than nothing. *Biotropica* **26** (1): 44-49.
- ARIZMENDI, M. C. & ORNELAS, J. F. (1990) Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* **22** (2): 172-180.
- BEATTIE, A. J. (1985) *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BENTLEY, B. L. (1977a) Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **8**: 407-427.
- BENTLEY, B. L. (1977b) The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *Journal Ecology*, **65**: 27-38.

- BRISTOW, C. M. (1984) Differential benefits from ant attendance to two species of homoptera on New York Ironweed. *Journal of Animal Ecology*, **53**: 715-726.
- BRODY, A. K. (1997) Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology*, **78 (6)**: 1624-1631.
- BUCKLEY, R. & GULLAN, P. (1991) More aggressive ant species (Hymenoptera: Formicidae) provide better protection for soft scales and mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica*, **23 (3)**: 282-286.
- CRAWLEY, M. J. (1983) Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions. *Oxford: Blackwell Scient*, Univ. of California Press, Berkeley, CA.
- CUSHMAN, J. H. (1991) Host-plant mediation of insect mutualisms: variable outcomes in herbivore-ant interactions. *Oikos*, **61 (1)**: 138-144.
- CUSHMAN, J. H. & BEATTIE, A. J. (1991) Mutualisms: assessing the benefits to hosts and visitors. *Tree*, **6 (6)**: 193-195.
- DEL-CLARO, K. (1995) Plantas, herbívoros e formigas: interações tritróficas e a vegetação do Cerrado. *R. Cent. Ci. Bioméd. Univ. Fed. Uberlândia*, **11 (1)**: 43-48.

- DEL-CLARO, K.; BERTO, V. & RÉU, W. (1996) Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). ***Journal of Tropical Ecology*, 12:** 887-892.
- DELPH, L. F.; JOHANNSSON, M. H. & STEPHENSON, A. G. (1997) How environmental factors affect pollen performance: ecological and evolutionary perspectives. ***Ecology*, 78 (6):** 1632-1639.
- DOBKIN, D. S. (1984) Flowering patterns of long-lived *Heliconia* inflorescences: implications for visiting and resident nectarivores. ***Oecologia* 64:** 245-254.
- EHRlich, P. R. & RAVEN, P. H. (1967) Butterflies and plants. ***Scientiphic American* 216 (6):** 104-113.
- ENDLER, J. A. (1988) Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. ***Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 319:** 505-523.
- FERREIRA, S. O. (1994) Nectários extraflorais de *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) e a comunidade de formigas associadas: um estudo em vegetação de cerrado, no sudeste do Brasil. Dissertação de mestrado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- FUTUYMA, D. J. (1992) ***Biologia Evolutiva***. Sociedade Brasileira de Genética/CNPq, Ribeirão Preto, São Paulo.

- GILBERT, L. E. (1979) Development of theory in the analysis of insect-plant interaction. Pags 11-33 in D. S. Horn, R. Mitchell, & G. R. Stairs, editors. ***Analysis of ecological systems***. Ohio State University Press, Columbus, Ohio, USA.
- GOODLAND, R. (1971) A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. ***Journal of Ecology* 59**: 411-419.
- HANDEL, S. N. & BEATTIE, A. J. (1990) Seed dipersal by ants. ***Scientific American* 263 (2)**: 58-64.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. (1990) ***The ants***. Harvard University Press, Cambrige.
- HORVITZ, C. C. & SCHEMSKE, D. W. (1984) Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. ***Ecology*, 65 (5)**: 1369-1378.
- HORVITZ, C. C. & SCHEMSKE, D. W. (1990) Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. ***Ecology*, 7 (3)**: 1085-1097.
- JANZEN, D. H. (1975) Intra-and interhabitat variations in *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) seed predation by *Amblycerus cistelinus* (Bruchidae) in Costa Rica. ***Ecology*, 56 (6)**: 1009-1013.
- KEELER, K. H. (1989) Ant-plant interations. In: Abrahamson, W. G. ed. ***Plant-animal interactions***, New York: McGraw Hill.

- LONGINO, J. T. (1989) Geographic variation and community structure in an ant-plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa Rica. ***Biotropica*, 21 (2)**: 126-132.
- NIESENBAUM, R. A. (1996) Linking herbivory and pollination: defoliation and selective fruit abortion in *Lindera benzoin*. ***Ecology*, 77 (8)**: 2324-2331.
- O' DOWN, D. J. & CATCHPOLE, E. A. (1983) Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp. ant interaction. ***Oecologia* 59 (1)**: 191-200.
- 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.
- PIÑA-RODRIGUES, F. C. M. e AGUIAR, I. B. (1993) Cap. 6 pags 215-274 in Aguiar, I. B.; Piña-Rodrigues, F. C. M. e Figliolia, M. B. editores. ***Sementes Florestais Tropicais***. Associação Brasileira de Tecnologia de sementes, Brasília, Brasil.
- PUTZ, F. E. & HOLBROOK, N. M (1988) Further observations on the dissolution of mutualism between *Cecropia* and its ants: the Malaysian case. ***Oikos* 53 (1)**: 121-125.

- RASHBROOK, V. K.; COMPTON, S. & LAWTON, J. H. (1992) Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. ***Ecology* 73 (6)**: 2167-2174.
- REE, R. H. (1997) Pollen flow, fecundity, and the adaptive significance of heterostyly in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). ***Biotropica* 29 (3)**: 298-308.
- ROCHA, C F. D. & BERGALLO H. G. (1992) Bigger ant colonies reduce herbivory and herbivore residence time on leaves of an ant-plant: *Azteca muelleri* vs. *Coelemera ruficornis* on *Cecropia pachystachya*. ***Oecologia* 91(2)**: 249-252.
- SCHEMSKE, D. W. (1980) The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. ***Journal of Ecology*, 68**, 959 - 967.
- SCHEMSKE, D. W. (1982) Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. ***Ecology*, 63 (4)**: 932-941.
- SILVA, A. P. (1995) Biologia reprodutiva e polinização de *Palicourea rigida* H.B.K. (Rubiaceae). Dissertação de mestrado. Brasília: Universidade de Brasília, Brasil.
- STILES, F. G. (1971) Time, energy and territoriality of the Anna hummingbird (*Calypte anna*). ***Science* 171**: 818-821.

- TRESEDER, K. K.; DAVIDSON, D. & EHLERINGER, J. R. (1995)
Absorption of ant-provide carbon dioxide and nitrogen by a tropical
epiphyte. **Nature**, **375 (11)**: 137-139.
- WOLF, L. L.; HAINSWORTH, F. R. & STILES, F. G. (1972) Energetics of
foranging: rate and efficiency of nectar extraction by hummingbirds.
Science 176:1351-1352.
- ZAR, J. H. (1984) **Biostatistical analysis**, 2nd edn. Prentice-Hall, New
Jersey.