

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

THAÍS BARROS PIMENTA

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE DOMÁCIAS EM *TOCOCA GUIANENSIS*
(MELASTOMATACEAE): INVESTIMENTO CONTRA HERBIVORIA EM LOCAIS
DE PRESENÇA E AUSÊNCIA DAS FORMIGAS OBRIGATÓRIAS

UBERLÂNDIA 2019

THAÍS BARROS PIMENTA

VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE DOMÁCIAS EM *TOCOCA GUIANENSIS*
(MELASTOMATACEAE): INVESTIMENTO CONTRA HERBIVORIA EM LOCAIS
DE PRESENÇA E AUSÊNCIA DAS FORMIGAS OBRIGATÓRIAS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, como exigência parcial para obtenção do Título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Área de Concentração: Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Alan Nilo Costa

UBERLÂNDIA 2019

RESUMO

A planta mirmecófita *Tococa guianensis* (Melastomataceae) tem ampla distribuição na América do Sul, sendo encontrada inclusive em áreas onde não há documentação de nenhuma das espécies de formigas que possuem relação mutualística com a mesma. Este estudo visou estudar as diferenças morfológicas que *T. guianensis* apresenta em diferentes populações do bioma Cerrado nos estados do Mato Grosso, Goiás e Minas Gerais, sob o tratamento de localidades com e sem a presença da formiga obrigatória. A área foliar, volume das domácias e área do orifício das mesmas foram aferidas e, posteriormente, foi comparada a proporção volume da domácia/área da lâmina foliar entre as populações com e sem formiga. Foi observada uma relação entre as dimensões das folhas com suas domácias, e dessas com seus orifícios, mas para além disso, nas populações onde apenas formigas oportunistas foram documentadas foi observado que domácias eram proporcionalmente menores em relação à folha que as populações onde a formiga obrigatória era presente. As populações de *T. guianensis* do Triângulo Mineiro, locais onde se encontram as populações ausentes de formiga obrigatória, parecem investir menos recursos na produção de domácias volumosas. Conclui-se que pode ter havido nas populações ausentes de formigas obrigatórias, uma pressão que tornasse o investimento em domácias grandes um mecanismo menos efetivo contra herbivoria que outros, como dureza foliar e quantidade de tricomas.

Palavras-chaves: Cerrado, defesa biológica, interação inseto-planta, mirmecófitas, savana neotropical.

INTRODUÇÃO

Mutualismo é uma interação interespecífica de benefícios mútuos em que dois indivíduos apresentam maior aptidão quando ocorrem juntos do que quando estão separados (BRONSTEIN, 1998). Essas interações podem ser classificadas de duas maneiras: facultativas e obrigatórias (FIEDLER, 1991; PIERCE et al., 2002). Nas interações facultativas a relação não é tão espécie-específica, sendo que uma espécie pode se associar com diversas outras, mas sempre ambos se beneficiam da interação. Além disso, as espécies podem persistir separadamente, sendo que a ausência de um deles não compromete o fitness do outro. Já as interações obrigatórias, geralmente são espécie-específicas, o que significa que aquela espécie em questão precisa da outra para sobreviver, e na ausência da mesma a outra é prejudicada (BOUCHER; JAMES; KEELER, 1982). Sabe-se que diferentes formas de formigas foram documentadas com relações mutualísticas com plantas, seja enterrando sementes e facilitando a germinação, fornecendo nutrientes quando levam materiais orgânicos para os ninhos ou defendendo-as de herbívoros (BOUCHER; JAMES; KEELER, 1982).

As mirmecófitas são plantas que apresentam modificações em suas folhas chamadas domácias, as quais formigas são capazes de usar como recurso para nidificar em seu interior (MICHELANGELI, 2005). Cada mirmecófita fornece abrigo para uma única colônia de formigas e cada colônia habita uma única planta hospedeira (DAVIDSON; SNELLING; LONGINO, 1989; JANZEN, 1973). Para as espécies de formigas obrigatórias, esse espaço para nidificar se constitui como um recurso essencial para o desenvolvimento das colônias no ambiente (FIALA; MASCHWITZ, 1992; FONSECA, 1993; VASCONCELOS, 1993). Frequentemente, essas plantas também

oferecem outras formas de recurso às formigas, como corpúsculos alimentares ou néctar extrafloral, que servem de alimento para a colônia (BENSON, 1985). Em troca desses benefícios as formigas protegem a planta dos insetos herbívoros e, em alguns casos, reduzem a competição com outras plantas, por eliminar plântulas competidoras que crescem no entorno, além de poderem fornecer nutrientes indispensáveis para seu desenvolvimento (ALVAREZ et al., 2001; BENSON, 1985; HEIL; MCKEY, 2003; JANZEN, 1966; PALMER; BRODY, 2007; ROMERO; IZZO, 2004; VASCONCELOS, 1991). A relação entre as mirmecófitas e as formigas é relativamente bem especializada, de modo que poucas espécies de plantas se associam a poucas espécies de formigas (FONSECA; GANADE, 1996). As mirmecófitas ocorrem em alguns gêneros como *Acacia* (Fabaceae), *Cecropia* (Urticaceae), *Leonardoxa* (Fabaceae), *Piper* (Piperaceae), *Macaranga* (Euphorbiaceae), *Tococa* (Melastomataceae), as quais são permanentemente habitadas por colônias altamente especializadas durante a maior parte de suas vidas (DAVIDSON; MCKEY, 1993; HEIL; MCKEY, 2003; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007).

As plantas do gênero *Tococa* são arbustos lenhosos ou árvores de pequeno porte, distribuídas desde o sul do México até a Bolívia e o sul do Brasil, geralmente habitando o sub-bosque de Florestas Tropicais Pluviais, florestas nubladas e matas de galeria. Das 47 espécies, 30 são mirmecófitas e possuem uma domácia na sua estrutura foliar (MICHELANGELI, 2005). Nas folhas de *Tococa guianensis* é possível observar as domácias no topo do pecíolo, livres da lâmina foliar. Sua estrutura se apresenta na forma de duas câmaras ovoides com um canal que percorre a nervura central da folha, com abertura na superfície abaxial da mesma, onde o primeiro par de nervuras laterais se diverge (MICHELANGELI, 2005). Essa espécie de melastomatácea tem ampla distribuição, não apenas em áreas de florestas, como também em ambientes abertos, sendo

encontrada no bioma Amazônico, Pantanal e Cerrado (MICHELANGELI, 2005). Algumas formigas são conhecidas por possuírem uma relação de dependência com *T. guianensis*, tendo essa planta como único sítio conhecido de nidificação como certas espécies dos gêneros *Allomerus* (Myrmicinae) e *Azteca* (Myrmicinae) (FONSECA; GANADE, 1996). Além destas, algumas espécies oportunistas podem ser encontradas forrageando e/ou habitando as plantas de *T. guianensis*, sendo estas dos gêneros *Camponotus*, *Paratrechina*, *Crematogaster*, *Dolichoderus*, *Gnamptogenys*, *Leptothorax*, *Myrmelachista*, *Olygomymex*, *Pheidole*, *Pseudomyrmex*, *Solenopsis* e *Wasmannia* (ALVAREZ et al., 2001; BARTIMACHI; NEVES; VASCONCELOS, 2015; BIZERRIL; VIEIRA, 2002; CABRERA; JAFFE, 1994; MICHELANGELI, 2005; MORAES; VASCONCELOS, 2009).

Por serem tão altamente especializadas, seria menos comum encontrar variações geográficas nos caracteres ligados ao mutualismo nas mirmecófitas. Contudo, há anos são documentadas populações de *T. guianenses* no Cerrado do Triângulo Mineiro, sem formigas obrigatórias (MORAES; VASCONCELOS, 2009) e com aparentes diferenças morfológicas em caracteres ligados à proteção contra herbivoria, quando comparadas a populações onde há registro da presença de *T. guianensis* em associação às formigas obrigatórias. Por exemplo, foram observadas diferenças na densidade de tricomas e dureza foliar (BARTIMACHI; NEVES; VASCONCELOS, 2015; MORAES; VASCONCELOS, 2009). No presente trabalho, buscou-se investigar se poderia existir diferença no tamanho das domácias e na relação do tamanho delas com as folhas entre populações com e sem a presença de formigas obrigatórias. A hipótese seria de que populações diferem seu investimento na domácia em função de estarem ou não associadas com formigas obrigatórias, variando seu investimento em defesa biológica ao longo da paisagem. Para testar essa hipótese, o objetivo desse trabalho foi medir as características

foliares (área da folha, volume da domácia e área do orifício da domácia) de plantas em 14 populações de *T. guianensis* distribuídas em três estados ao longo do Cerrado, sendo nove localidades com ocorrência de formigas obrigatórias e cinco sem a presença destas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Local de estudo

A área de estudo se estendeu desde a região do Médio Araguaia (MT), passando pela região Sul Goiana (GO), até a região do Triângulo Mineiro (MG). O clima ao longo da área de estudo é caracterizado por ter duas estações bem definidas, uma estação chuvosa de outubro a abril e outra seca de maio a setembro, com a temperatura média e a precipitação anuais variando entre as diferentes localidades (Tabela 1). Na área de estudo, foram amostradas 13 populações distribuídas ao longo de um transecto de aproximadamente 1.000 km estabelecido previamente dentro da distribuição geográfica de *T. guianensis* conhecida nos estados MT, GO e MG (Tabela 1). Estes pontos de coleta estiveram separados em média por 80 km (variando entre 35 – 219 km). Além destes, foi incluído na amostragem uma população presente na cidade de Pirenópolis-GO, distante do transecto cerca de 330 km (Tabela 1). A existência de formigas obrigatórias nos estados Mato Grosso e Goiás era previamente conhecida, enquanto que no Triângulo Mineiro haviam sido reportadas populações de *T. guianensis* apenas na presença de formigas oportunistas (BARTIMACHI; NEVES; VASCONCELOS, 2015; MORAES; VASCONCELOS, 2009). As plantas foram encontradas em áreas com alta umidade do solo, próximos a córregos ou brejos, em fitofisionomias de vereda, mata ciliar e mata de galeria.

Tabela 1: Lista de localidades de ocorrência de *Tococa guianensis*. Dados climáticos correspondem as médias registradas entre os anos de 1982 a 2012 (MERKEL, 2019).

Local	Cidade/UF	Coordenadas	Temp. média anual (° C)	Precipitação anual (mm)
1	Nova Xavantina/MT	14°41'22"S/52°20'37"O	25,1	1.498
2	Barra do Garças/MT	15°14'22"S/52°10'55"O	25,7	1.579
3	Aragarças/GO	15°53'49"S/52°07'39"O	25,7	1.579
4	Piranhas/GO	16°38'50"S/51°43'05"O	25,5	1.598
5	Caiapônia/GO	17°11'52"S/51°55'40"O	23,4	1.662
6	Serranópolis/GO	18°18'32"S/52°01'38"O	23,3	1.579
7	Cachoeira Alta/GO	18°18'22"S/51°08'32"O	24,2	1.521
8	Quirinópolis/GO	18°20'01"S/50°30'20"O	24,4	1.520
9	Pirenópolis/GO	15°55'30"S/49°01'40"O	23,7	1.559
10	Araguari/MG (AF)	18°32'00"S/48°24'54"O	21,2	1.566
11	Araguari/MG (BJ)	18°39'06"S/48°01'24"O	21,2	1.566
12	Uberlândia/MG	18°57'10"S/48°12'17"O	21,5	1.479
13	Indianópolis/MG	19°01'15"S/47°47'03"O	21,5	1.420
14	Perdizes/MG	19°17'09"S/47°06'30"O	20,1	1,603

Coleta de dados

Em cada local, foram coletadas em média 6 folhas por planta (algumas variando entre 4 e 7) de aproximadamente 10 plantas por ponto (alguns locais variando entre 6 e 16). Durante a amostragem, o número de folhas e plantas amostradas variou em função da sua disponibilidade no local, sendo coletadas um total de 853 folhas de 146 plantas. Foram coletadas folhas maduras, totalmente expandidas, localizadas na região apical dos ramos (i.e., entre os três últimos nós) para padronizar a idade das folhas coletadas. Além disso, foram selecionadas folhas com baixo percentual de dano por herbívoros, para permitir uma medida mais acurada das dimensões foliares e das domácias. As folhas foram acondicionadas em sacos plásticos e recipiente refrigerado para evitar desidratação, até o momento da realização das medidas morfométricas no laboratório LAPEB da Universidade Federal de Uberlândia. As formigas presentes nas folhas foram coletadas e identificadas com a ajuda de especialistas e por comparação com a coleção de referência

do Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais (LEIS) na Universidade Federal de Uberlândia.

Para cada folha medida: (i) a área foliar; (ii) volume da domácia; e (iii) área do orifício da domácia. A área foliar foi estimada usando a seguinte equação: $Área = -0,325 + 0,732 * CL$, sendo C comprimento e L a largura da folha em centímetros. Essa equação foi desenvolvida para *T. guianensis* por MORAES e VASCONCELOS (2009), confirmada pela forte relação entre a área e as dimensões medidas ($R^2 = 0,984$, $n = 111$, $P < 0,001$,). Devido ao formato aproximadamente arredondado e alongado das domácias, o volume dessa estrutura foi estimado adotando-se a fórmula para um elipsoide escaleno: $Volume = \frac{3}{4} * \pi * abc$, sendo a , b e c os raios do comprimento, largura e altura da domácia em milímetros, respectivamente. Como cada folha apresenta duas domácias de dimensões muito similares, nas análises foi utilizado a média do volume das domácias por folha. Para estimar a área do orifício de cada domácia, foi realizado um corte à mão-livre transversal ao maior comprimento da domácia, em um ponto próximo a abertura. Com isso, foi possível medir a largura e altura de cada orifício, utilizando-se um estereomicroscópio equipada de uma retícula graduada, para estimar a área da abertura com a fórmula para uma elipse: $Área = \pi * ab$, sendo a e b os raios da largura e altura do orifício em milímetros, respectivamente.

Análise de dados

Para determinar se as dimensões das domácias dependem do tamanho da folha e se as dimensões dos orifícios dependem do tamanho das domácias, foi utilizada duas regressões lineares simples com os dados log-transformados da área foliar, volume da domácia e área do orifício. Para testar o efeito da ocorrência de formigas mutualistas obrigatórias sobre a relação entre as dimensões das domácias e das folhas foi utilizada

uma análise covariância (ANCOVA). Para comparar o investimento em defesa biológica entre as populações com e sem ocorrência de formigas mutualísticas obrigatórias, foi criado um índice de investimento em defesa biológico: $IDB = VD/AF$. Este índice consistiu em calcular o quociente entre as dimensões da domácia pelas dimensões da folha, sendo VD o volume da domácia em mm^3 e AF a área foliar em cm^2 . Para testar se o investimento em defesa biológica varia entre populações com e sem ocorrência de formigas mutualistas obrigatórias, foi utilizado uma análise com modelos lineares generalizados (GLM), tendo a população e a ocorrência de espécies formigas obrigatórias como fatores independentes. As análises e gráficos foram realizados utilizando se o programa Systat v.12 (SYSTAT, 2007).

RESULTADOS

Entre as 853 folhas medidas das 14 populações amostradas, a média geométrica da área foliar foi $159,4 \text{ cm}^2$ (amplitude: $30,9$ a $496,6 \text{ cm}^2$; Figura 1a). A média geométrica do volume da domácia foi de $186,6 \text{ mm}^3$ (amplitude: $19,7$ a $851,7 \text{ mm}^3$; Figura 1b) e do orifício foi $3,2 \text{ mm}^2$ (amplitude: $0,9 \text{ mm}^2$ a $22,3 \text{ mm}^2$; Figura 1c). Resultados mostram que existe uma relação positiva entre a área foliar e as dimensões da domácia ($R^2 = 0,555$, $F_{1,851} = 375,193$, $p < 0,001$; Figura 2a) . Também foi encontrada uma relação positiva entre as dimensões da domácia e o tamanho do orifício ($R^2 = 0,414$, $F_{1,851} = 174,718$, $p < 0,001$; Figura 2b).

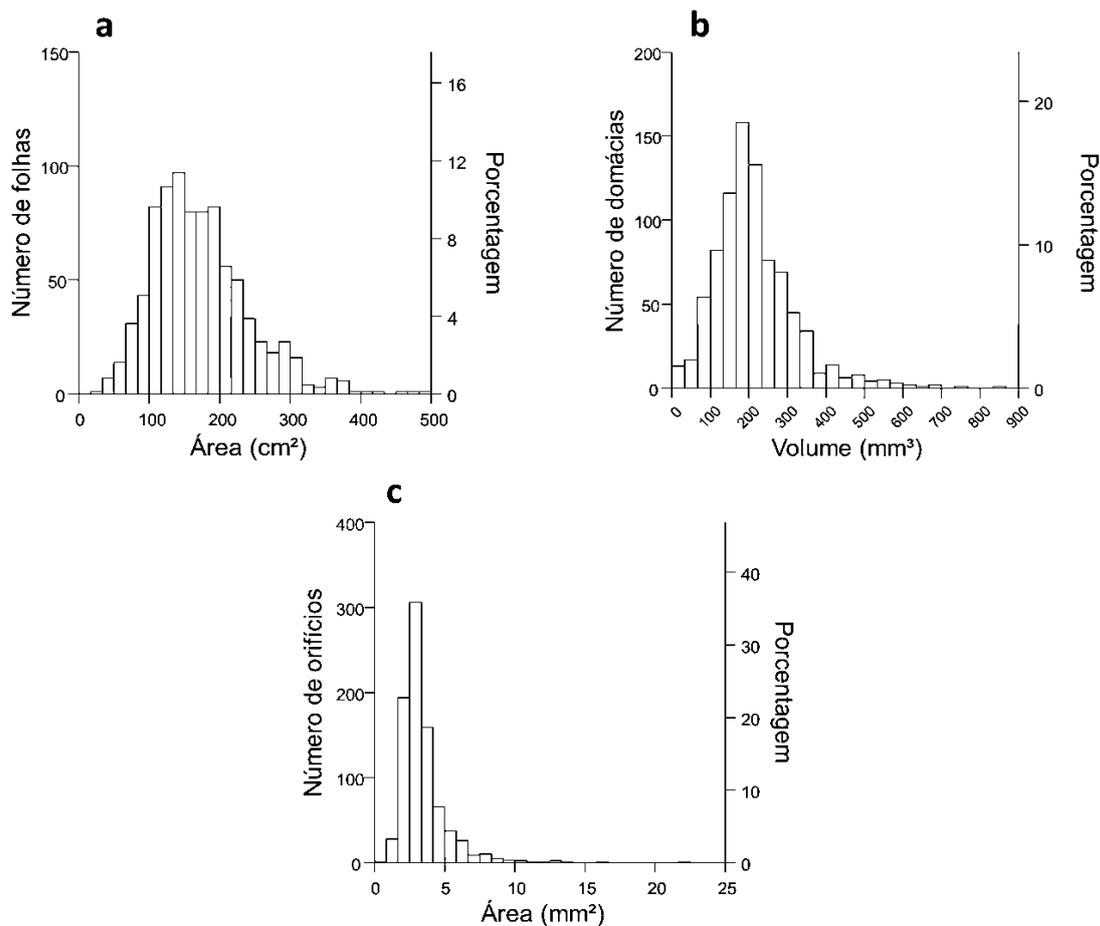


Figura 1: Variação da área foliar (a), volume da domácia (b) e tamanho do orifício (c) de 853 folhas da planta mirmecófita *Tococa guianensis*, coletadas em 14 populações distribuídas em diferentes localidades nos estados de MT, GO e MG.

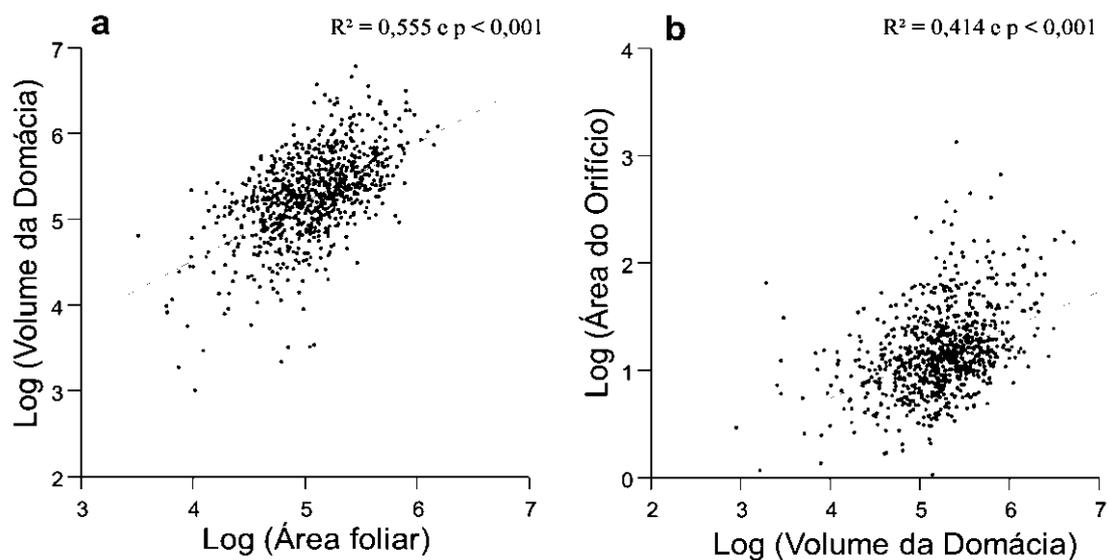


Figura 2: Relação entre as dimensões foliares e das domácias (a) e entre as dimensões das domácias e os orifícios (b) de 853 folhas da planta mirmecófita *Tococa guianensis*, coletadas em 14 populações distribuídas em diferentes localidades nos estados de MT, GO e MG.

Apesar de existir uma relação entre o tamanho da folha e da domácia foi observado diferença significativa no tamanho das domácias entre as populações (ANCOVA, $F_{1,850} = 248,586$ e $P < 0,001$). Nas populações com presença de espécies formigas obrigatórias, o tamanho da domácia tendeu a ser maior do que nas populações sem a presença destas mesmas espécies formigas (Figura 3). O índice de investimento em defesa biológica diferiu significativamente entre as localidades amostradas ($F_{1,842} = 12.917$ e $P < 0,001$), existindo também efeito significativo da ocorrência de formigas obrigatórias na população de plantas ($F_{1,842} = 13,929$), mas sem interação entre estes fatores ($F_{1,842} = 0,244$ e $P = 0,622$). Nas populações onde ocorreu formigas obrigatórias, o índice de investimento em defesa biológica tendeu a ser maior, do que nas populações sem estas espécies de formigas (Figura 4). Nas plantas amostradas foram coletadas 13 espécies de formigas, sendo três conhecidas por possuir relação mutualística com *Tococa guianenses* e mais 10 espécies consideradas oportunistas (Tabela 2).

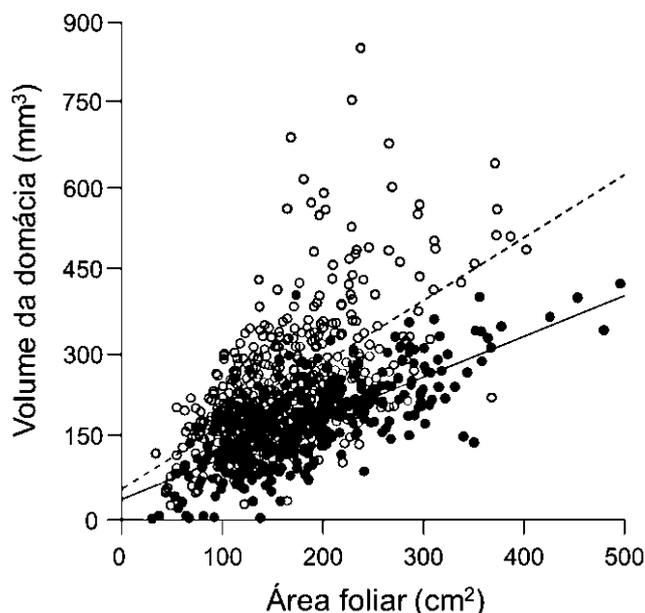


Figura 3: Relação entre as dimensões foliares e das domácias para localidades com (círculo vazio) e sem (círculo preenchido) a ocorrência de espécies de formigas mutualísticas obrigatórias na planta mirmecófita *Tococa guianensis*, coletadas em 14 populações distribuídas pelos estados de MT, GO e MG. Linha pontilhada indica a relação para populações onde ocorreu formigas obrigatórias, enquanto que a linha continua indica a relação onde ocorreu apenas formigas oportunistas.

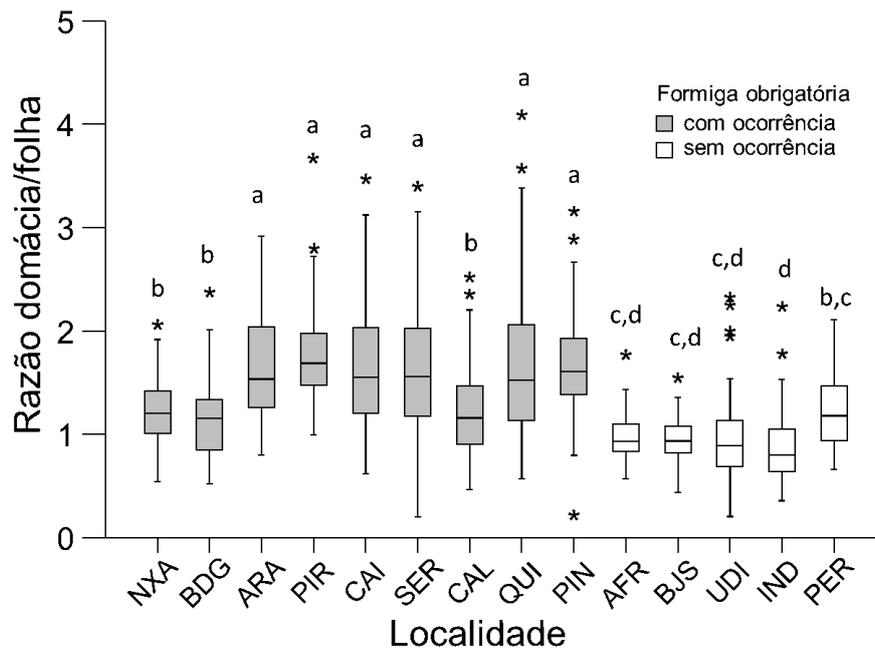


Figura 4: Índice de investimento em defesa biológica (razão o volume da domácia e a área foliar) para 14 populações da mirmecófito *Tococa guianensis* distribuídas em diferentes localidades nos estados de MT, GO e MG, com e sem a ocorrência de espécies de formigas mutualísticas obrigatórias. Localidades: NXA – Nova Xavantina/MT; BDG – Barra do Garças/MT; ARA – Aragarças/GO; PIR – Piranhas/GO; CAI – Caiapônia/GO; SER – Serranópolis/GO; CAL – Cachoeira Alta/GO; QUI – Quirinópolis/GO; PIN – Pirenópolis/GO; AFR – Fazenda Água Fria, Araguari/MG; BJS – Fazenda Bom Jesus, Araguari/MG; UDI – Uberlândia/MG; IND – Indianópolis/MG; e PER – Perdizes/MG.

Tabela 2: Lista de espécies de formigas encontradas nas plantas da mirmecófita *Tococa guianensis* coletadas em 14 populações distribuídas em diferentes localidades nos estados de MT, GO e MG.

Espécies		Localidades													
		NXA	BDG	ARA	PIR	CAI	SER	CAL	QUI	PIN	AFR	BJS	UDI	IND	PER
Obrigatórias	<i>Alomerus octoarticulatus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X					
	<i>Azteca</i> sp.		X	X											
	<i>Crematogaster leavis</i>				X										
Oportunistas	<i>Brachymirmex</i> sp.1				X					X	X	X		X	X
	<i>Brachymirmex</i> sp.2									X			X	X	X
	<i>Crematogaster limna</i>									X					
	<i>Crematogaster</i> sp.2							X				X			X
	<i>Lineptema</i> sp.									X			X	X	X
	<i>Pheidole</i> sp.1												X	X	
	<i>Pheidole</i> sp.2											X	X		
	<i>Solenopsis</i> sp.											X	X		
	<i>Wasmania auropunctata</i>										X	X	X		
	<i>Pseudomyrmex</i> sp.													X	

Localidades: NXA – Nova Xavantina/MT; BDG – Barra do Garças/MT; ARA – Aragarças/GO; PIR – Piranhas/GO; CAI – Caiapônia/GO; SER – Serranópolis/GO; CAL – Cachoeira Alta/GO; QUI – Quirinópolis/GO; PIN – Pirenópolis/GO; AFR – Fazenda Água Fria, Araguari/MG; BJS – Fazenda Bom Jesus, Araguari/MG; UDI – Uberlândia/MG; IND – Indianópolis/MG; e PER – Perdizes/MG.

DISCUSSÃO

As interações mutualísticas entre plantas e formigas são relativamente comuns nos ecossistemas tropicais. Algumas espécies de plantas mirmecófitas, como *T. guianensis*, apresentam ampla distribuição geográfica pela América do Sul (MICHELANGELI, 2005), podendo apresentar associação com diferentes formigas em localidades distintas, sendo conhecido até mesmo populações de plantas sem formigas mutualistas (BARTIMACHI; NEVES; VASCONCELOS, 2015; MORAES; VASCONCELOS, 2009). Ainda se desconhece se as características foliares, principalmente aquelas associadas a interação mutualista, variam espacialmente entre diferentes populações de plantas. Os resultados do presente trabalho ajudam a reduzir parte dessa lacuna no conhecimento sobre a ecologia das plantas mirmecófitas. Mais do que isso, os resultados demonstraram que as características associadas a interação planta-formiga podem variar em função da ocorrência ou não de formigas mutualistas obrigatórias entre as populações de plantas hospedeiras.

A variação morfológica da área foliar foi alta, existindo uma diferença de aproximadamente 460 cm² entre a maior e a menor folhas. Essa variação pode ser explicada por fatores abióticos por exemplo, como incidência solar ou disponibilidade de nutrientes (CRAWLEY, 1997). Condizente com a alta variação no tamanho das folhas, também houve grande variação no volume das domácias, evidenciado pela relação positiva encontrada entre as dimensões das folhas e das domácias. Assim como as folhas, alguns fatores abióticos poderiam explicar o porquê das domácias variarem tanto em seu tamanho, pelo fato dessas serem estruturas modificadas da folha, logo tamanho é influenciado pelo crescimento da última. Existe na literatura resultado semelhante, com fatores bióticos e abióticos podendo ter influência na disponibilidade de domácias para

os parceiros mutualísticos de outra mirmecófita da família Rubiaceae (O'CONNELL et al., 2010). Como o espaço para nidificação é um recurso essencial e limitado em plantas mirmecófitas, existe uma relação positiva entre o tamanho da domácia e a quantidade de formigas que nela vive (FONSECA, 1993, 1999).

O tamanho do orifício variou aproximadamente 20 mm² entre o maior e menor orifícios, também como esperado, uma vez que este tem seu tamanho influenciado pelo crescimento da domácia. O tamanho do orifício serve como filtro que limita quais formigas são morfologicamente capazes de adentrar a domácia, porque impossibilita espécies de formigas maiores que este de fazer o uso da mesma (BROUAT et al., 2001). Com isso, poderia haver em domácias com orifício pequeno a seleção negativa de formigas obrigatórias. Assim, algumas formigas obrigatórias poderiam ser inaptas para nidificar em indivíduos de *T. guianensis* de populações como as do Triângulo Mineiro. No caso de populações sem a ocorrência de formigas mutualistas, a ocorrência de folhas menores e com orifícios menores, poderia limitar a colonização das plântulas por formigas obrigatórias (A. Bartimachi, dados não publicados).

Os resultados mostraram que a relação entre tamanho da folha e da domácia muda em função da ocorrência de formigas mutualistas obrigatórias. Além disso, foi observado que os tamanhos das domácias em relação aos tamanhos das folhas foram proporcionalmente maiores nas áreas com a formiga obrigatória. Isto pode indicar que o investimento em defesa biológica pela planta tende a ser mais elevado nas populações com ocorrência de formigas obrigatórias. Sabe-se que as mirmecófitas se beneficiam mais das trocas mutualísticas quando são ocupadas por formigas obrigatória, em comparação quando são ocupadas por formigas oportunistas (DAVIDSON; MCKEY, 1993).

Conclusões

Existem relações entre as dimensões das folhas com suas domácias, e destas com seus orifícios. Apesar dessa relação, plantas das populações sem ocorrência de formigas obrigatórias tendem possuir domácias menores em relação ao tamanho das folhas que apresentam. Isto indicaria que nas populações onde não ocorrem formigas obrigatórias as plantas estariam fazendo um menor investimento em defesa biológica. Com isso, pode se supor que nas populações de *T. guianensis* no Triângulo Mineiro (por estarem perseverando na ausência de formigas obrigatórias) tenham sido selecionadas positivamente plantas que investem mais recursos em outras formas de proteção contra herbivoria, como densidade de tricomas ou dureza foliar (BARTIMACHI; NEVES; VASCONCELOS, 2015; MORAES; VASCONCELOS, 2009), em detrimento de produzir folhas com maiores domácias, já que estas podem não estar tendo benefícios com a presença apenas de formigas oportunistas.

REFERÊNCIAS

- ALVAREZ, G. et al. Ant-plant association in two *Tococa* species from a primary rain forest of Colombian Choco (Hymenoptera : Formicidae). **Sociobiology**, v. 38, p. 585–602, 2001.
- BARTIMACHI, A.; NEVES, J.; VASCONCELOS, H. L. Geographic variation in the protective effects of ants and trichomes in a Neotropical ant–plant. **Plant Ecology**, v. 216, n. 8, p. 1083–1090, 2015. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0491-7>
- BENSON, W. W. Amazon ant-plants. In: PRANCE, G. T.; LOVEJOY, T. E. (Eds.). . **Amazonia**. Oxford: Pergamon Press, 1985. p. 239–266.

BIZERRIL, M. X. A.; VIEIRA, E. M. Azteca ants as antiherbivore agents of *Tococa formicaria* (Melastomataceae) in Brazilian Cerrado. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 37, n. 2, p. 145–149, 2002.

<https://doi.org/10.1076/snfe.37.2.145.8585>

BOUCHER, D. H.; JAMES, S.; KEELER, K. H. The Ecology of Mutualism. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, p. 315–347, 1982.

<https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001531>

BRONSTEIN, J. L. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. **Biotropica**, v. 30, n. 2, p. 150–161, 1998.

<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00050.x>

BROUAT, C. et al. Plant lock and ant key: pairwise coevolution of an exclusion filter in an ant-plant mutualism. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 268, n. 1481, p. 2131–41, out. 2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1763>

CABRERA, M.; JAFFE, K. A trophic mutualism between the myrmecophytic melastomataceae *Tococa guianensis* Aublet and an Azteca ant species. **Ecotrópicos**, v. 7, n. 2, p. 1–10, 1994.

CRAWLEY, M. **Plant Ecology**. 2. ed. Williston: Wiley-Blackwell, 1997.

<https://doi.org/10.1002/9781444313642>

DAVIDSON, D. W. .; SNELLING, R. R. .; LONGINO, J. T. . Competition among ants for mrmecophytes and the significance of plant trichomes. **Biotropica**, v. 21, n. 1, p. 64–73, 1989. <https://doi.org/10.2307/2388444>

DAVIDSON, D. W.; MCKEY, D. Ant-plant symbioses: Stalking the chuyachaqui.

Trends in ecology & evolution, v. 8, n. 9, p. 326–32, set. 1993.

[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90240-P](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90240-P)

FIALA, B.; MASCHWITZ, U. Food bodies and their significance for obligate ant-association in the tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the**

Linnean Society, v. 110, n. 1, p. 61–75, 1 set. 1992. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1992.tb00416.x>

FIEDLER, K. Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). **Bonner Zoologische Monographien**, v. 31, n. 1, p. 1–210, 1991.

FONSECA, C. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. **Oikos**, v. 67, p. 473–482, 1993. <https://doi.org/10.2307/3545359>

FONSECA, C. R. Amazonian ant-plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 807–825, 1999.

<https://doi.org/10.1017/S0266467499001194>

FONSECA, C. R.; GANADE, G. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. **Journal of Animal Ecology**, v. 65, n. 3, p. 339–347, 1996. <https://doi.org/10.2307/5880>

HEIL, M.; MCKEY, D. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 425–553, 2003. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132410>

JANZEN, D. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. **Evolution**, v. 20, n. 3, p. 249–275, 1966. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1966.tb03364.x>

JANZEN, D. H. Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its Azteca ants. **Biotropica**, v. 5, n. 1, p. 15–28, abr. 1973. <https://doi.org/10.2307/2989677>

MERKEL, A. **Climate-Data.Org**. Disponível em: <<https://pt.climate-data.org/america-do-sul/brasil/>>. Acesso em: 28 nov. 2019.

MICHELANGELI, F. A. **Tococa (Melastomataceae)**. New York: New York Botanical Garden Press, 2005.

MORAES, S. C.; VASCONCELOS, H. L. Long-term persistence of a Neotropical ant-

plant population in the absence of obligate plant-ants. **Ecology**, v. 90, n. 9, p. 2375–2383, 2009. <https://doi.org/10.1890/08-1274.1>

O'CONNELL, D. M. et al. Does microhabitat structure affect foliar mite assemblages? **Ecological Entomology**, v. 35, p. 317–328, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01185.x>

PALMER, T. M.; BRODY, A. K. Mutualism as reciprocal exploitation: African plant-ants defend foliar but not reproductive structures. **Ecology**, v. 88, n. 12, p. 3004–3011, 1 dez. 2007. <https://doi.org/10.1890/07-0133.1>

PIERCE, N. E. et al. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 733–771, 2002.

RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions**. [s.l.] University of Chicago Press, 2007.
<https://doi.org/10.7208/chicago/9780226713540.001.0001>

ROMERO, G. Q.; IZZO, T. J. Leaf damage induces ant recruitment in the Amazonian ant-plant *Hirtella myrmecophila*. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, n. 6, p. 675–682, 2004. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001749>

SYSTAT. **Systat for Windows, version 12** San Jose, CA, USA SYSTAT Software, , 2007.

VASCONCELOS, H. L. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. **Oecologia**, v. 87, n. 2, p. 295–298, 1991.
<https://doi.org/10.1007/BF00325269>

VASCONCELOS, H. L. Ant colonization of *Maieta-Guianensis* seedlings, an Amazon ant-plant. **Oecologia**, v. 95, n. 3, p. 439–443, 1993. <https://doi.org/10.1007/BF00321000>