



**Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia**



Mudanças na comunidade de formigas e na interação formiga-planta durante o desenvolvimento de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae)

Elmo Borges de Azevedo Koch

2014

Elmo Borges de Azevedo Koch

Mudanças na comunidade de formigas e na interação formiga-planta durante o desenvolvimento de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae)

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:

Heraldo Luís de Vasconcelos

UBERLÂNDIA

Fevereiro de 2014

ELMO BORGES DE AZEVEDO KOCH

Mudanças na comunidade de formigas e na interação formiga-planta durante o desenvolvimento de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae)

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

APROVADA em ____ de _____ de 2014

Prof. Dr. Frederico de Siqueira Neves

UFMG

Prof. Dr. Denis Coelho de Oliveira

INBIO/UFU

Prof. Dr. Heraldo Luís de Vasconcelos
UFU
(Orientador)

UBERLÂNDIA
Fevereiro de 2014

AGRADECIMENTOS

Ao Heraldo Vasconcelos, pela orientação, amizade, por toda ajuda, paciência e suporte fornecido durante essa agradável jornada em Uberlândia.

Ao Flávio Camarota, pela colaboração no projeto, toda ajuda em campo e na identificação das espécies de formigas.

Ao Dr. Jacques Delabie, pelo auxílio com a identificação das espécies de formigas do gênero *Camponotus*.

A Pra. Dra. Ana Sílvia por permitir a utilização do Laboratório de Fisiologia Vegetal para as análises de tanino.

A Alessandra Bartimachi pelo auxílio com as análises de tanino.

Aos meus pais, Luciana Borges e Dennis Koch, por todo apoio emocional e financeiro durante todo o mestrado.

A Moara Costa e a minhas irmãs, Ludennia e Luanna pelo grande apoio.

Ao Giancarlos Ferreira, Rafael Rios, Jonas Maravalhas, Jéssica Vieira e todos demais membros e amigos do LEIS e do Mestrado em Ecologia e conservação de Recursos Naturais, pelo agradável convívio diário.

A CAPES pelo apoio financeiro e à Universidade Federal de Uberlândia pela estrutura física e de transporte para a realização deste trabalho.

ÍNDICE

RESUMO	VI
ABSTRACT	VIII
INTRODUÇÃO	1
MATERIAL E MÉTODOS	5
Área de estudo.....	5
Associação entre formigas e os nectários extraflorais de <i>Caryocar brasiliense</i> (Caryocaraceae)	5
Características das árvores e delineamento amostral	6
Coleta das formigas.....	6
Experimento de remoção das formigas.....	9
Experimento de predação.....	10
Análise dos teores de taninos	11
RESULTADOS	12
Comunidade de formigas e ontogenia.....	12
Experimento de remoção das formigas.....	14
Experimento de predação.....	15
Análise dos teores de taninos.....	17
DISCUSSÃO.....	18
Variação da comunidade de formigas com a ontogenia	18
Efeito das formigas sobre a herbivoria nos diferentes estágios de desenvolvimento de <i>Caryocar brasiliense</i>	20
CONCLUSÃO	23
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24
Apêndice 1.....	32

RESUMO

Koch, Elmo B. A. 2014. Mudanças na comunidade de formigas e na interação formiga-planta durante o desenvolvimento de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG. 41 p.

Interações interespecíficas são um dos principais mecanismos que promovem a diversidade e manutenção das espécies em comunidades biológicas. A variação nos resultados dessas interações, conhecida como "condicionalidade", tem sido abundantemente documentada na literatura ecológica. Prever os resultados de uma interação e as variáveis ecológicas que as regulam, no entanto, é uma tarefa mais difícil. Interações mutualísticas entre formigas e plantas são amplamente estudadas, as formigas conferem vários tipos de serviços para as plantas, e dentre os mais comuns está a proteção contra herbívoros. O objetivo desse trabalho foi determinar se existe variação na comunidade de formigas e na interação formiga-planta com o desenvolvimento de *Caryocar brasiliense*. O estudo foi conduzido em uma área de cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do Panga, próximo a Uberlândia-MG. Foram utilizados 81 indivíduos de *C. brasiliense* em diferentes estágios de desenvolvimento: indivíduos pré-reprodutivos, reprodutivos de médio porte e reprodutivos de grande porte. As formigas foram coletadas com uso de guarda-chuva entomológico e armadilhas do tipo pitfall contendo iscas de mel ou de urina. A fim de determinar se existe diferença na taxa de predação por formigas com o desenvolvimento da planta foi realizado um experimento no qual cupins eram ofertados em ramos de plantas de diferentes estágios de desenvolvimento. O efeito da presença de formigas sobre a herbivoria foi testado com a remoção experimental das formigas. Para tal, brotos de folhas sem danos foram marcados em ramos tratamento, onde o acesso das formigas foi impedido, e ramos controle em uma mesma árvore, após 90 dias a taxa de herbivoria foliar foi calculada. Também foi determinado o teor de tanino em folhas de plantas de diferentes estágios. Foram registradas 60 espécies/morfoespécies de formigas, distribuídas em 17 gêneros e cinco subfamílias. A composição da comunidade de formigas variou significativamente entre os estágios de desenvolvimento de *C. brasiliense*, havendo uma mudança gradual na composição à medida que a planta se desenvolve. A abundância média de formigas foi significativamente maior nas plantas reprodutivas do que nas pré-reprodutivas. A riqueza de espécies de formigas também diferiu, aumentando com o desenvolvimento da planta. Eu encontrei diferenças significativas na proporção de cupins predados, que foi maior nas plantas reprodutivas de grande porte. A exclusão experimental de formigas resultou num aumento significativo na quantidade de herbivoria em folhas de *C. brasiliense*, havendo uma interação entre a presença de formigas e o estágio de desenvolvimento da planta na proteção contra a herbivoria, que foi maior nas plantas reprodutivas de grande porte. Além disso, a concentração total de taninos não diferiu entre plantas de diferentes estágios. O grau de defesa conferida pelas formigas depende do estágio ontogenético de *C. brasiliensis*, já que plantas reprodutivas de grande porte apresentaram altas taxas de predação de cupins e maior efeito da presença das formigas sobre a herbivoria. Esses

resultados fornecem evidências de que a ontogenia da planta é um fator de condicionalidade das interações mutualísticas entre formigas e plantas.

Palavras-chave: condicionalidade, nectários extraflorais, mutualismo, herbivoria, cerrado.

ABSTRACT

Koch, Elmo B. A. 2014. *Changes in ant community and ant-plant interactions during development of Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). MSc. thesis. UFU. Uberlândia-MG. 41 p.

Interspecific interactions are one of the main mechanisms that promote and maintain diversity of species in biological communities. The variation in the result of these interactions, also known as "conditionality" has been abundantly documented in the ecological literature. Predict the outcome of an interaction and ecological variables governing them, however, is a difficult task. Mutualistic interactions between ants and plants are widely studied, the ants provide various types of services for plants, and among the most common is the protection against herbivores. The aim of this study was to determine whether there is variation in the ant community and in the interaction ant-plant with the development of *Caryocar brasiliense*. This study was conducted in an area of cerrado *sensu stricto* in Reserva Ecológica do Panga, located in Uberlândia-MG. I sampled 81 individuals of *C. brasiliense*, which were separated into three categories related to their stage of development: pre-reproductive, medium-sized reproductive and large-sized reproductive. Tree-dwelling ants were collected using mechanical beating and pitfall-traps containing baits (honey and urine). To determine whether the proportion of ant predation varied with ontogeny, we conducted an experiment, where termites were attached to branches of the plants. To test the effect of the presence of ants on leaf herbivory, leaf shoots with no damage were marked, and half had all ants removed and prevented from returning. After 90 days, leaves were sampled and the herbivory rate was estimated. Additionally, leaves of different stages were sampled to determine the levels of tannins. Were recorded 60 species/morfoespecies of ants distributed in 17 genera and five subfamilies. The ant community composition varied significantly between the developmental stages of *C. brasiliense* and there was a gradual change in composition as the plant develops. The mean abundance of ants was significantly higher in reproductive plants than in the pre-reproductive ones. The ant species richness also differed with ontogeny, increasing with the development of the plant. I found significant differences on the proportion of predated termites between plants different stages. The experimental exclusion of ants resulted in a significant increase in the amount of herbivory on leaves of *C. brasiliense*, and this had a positive interaction with the stage of development, being greater in large reproductive plants. Moreover, the total concentration of tannins did not differ between different stages. The degree of protection conferred by the ants depends on the stages of development of *C. brasiliensis* trees, since large reproductive plants had high rates of predation of termites and higher herbivory rates with the absence of ants. These results provide strong evidence that the ontogeny of the plant is a factor of conditionality in mutualistic interactions between ants and plants.

Key-words: conditionality, extrafloral nectaries, mutualism, herbivory, cerrado.

INTRODUÇÃO

As interações interspecíficas são um dos principais mecanismos que promovem a diversidade e manutenção das espécies nas comunidades biológicas (Agrawal *et al.* 2007). Dentre as interações os mutualismos são interações reciprocamente positivas entre espécies (Morin 2011). Os principais tipos de mutualismos envolvem interações que influenciam o fornecimento de energia, a nutrição, a proteção ou o transporte de uma ou mais das espécies envolvidas (Boucher *et al.* 1982, Morin 2011). Essas interações são onipresentes e importantes em comunidades naturais, especialmente nos ambientes tropicais (Bronstein 1998), e podem ser diferenciadas entre mutualismos obrigatórios, onde os membros não podem persistir sem a presença do parceiro, e mutualismos facultativos, onde a associação entre as espécies não é obrigatória, mas, no entanto, conduz a efeitos positivos sobre o valor adaptativo dos membros envolvidos nessa interação (Morin 2011). A evolução de interações mutualísticas tem sido um dos principais assuntos investigados na ecologia (Herre *et al.* 1999, Hoeksema e Bruna 2000, Van Baalen e Jansen 2001), e compreender as forças ecológicas que moldam uma relação mutualística é um dos principais desafios encontrados (Herre *et al.* 1999, Bronstein 1994).

A variação nos resultados das interações entre espécies, conhecida também como "condicionalidade", tem sido abundantemente documentada na literatura ecológica (Thompson 1988, Cushman e Addicott 1991, Bronstein 1994), mas o grau em que essa condicionalidade é previsível, e quais variáveis ecológicas a regulam, pouco tem sido explorado (Bronstein 1998). Apesar de muitos estudos terem documentado a condicionalidade em interações competitivas (Morin 1981, Cushman e Whitham 1989, Siemann e Rogers, 2003, Pollock *et al.* 2009), pouca atenção tem sido direcionada sobre as interações mutualísticas. Essa variação no resultado das interações mutualísticas pode ocorrer basicamente de duas maneiras. Em primeiro lugar, as diferentes espécies mutualistas podem variar na qualidade dos serviços benéficos fornecidos uma a outra (Messina 1981, Bristow 1984). A necessidade do serviço do seu parceiro, ou sua capacidade de recompensar esse parceiro, pode depender do estágio de desenvolvimento das espécies envolvidas (Fiala *et al.* 1994, Moog *et al.* 2002, Del Val e Dirzo 2003) e/ou da identidade e abundância das espécies envolvidas (Barton 1986, Djiéto-Lordon *et al.* 2004). Em

segundo lugar, os serviços prestados por uma espécie mutualista para a outra pode variar de acordo com as mudanças no ambiente físico e biológico (Laine e Niemela 1980, Messina 1981, Kersch e Fonseca 2005). Uma grande disponibilidade de água por exemplo, pode aumentar os volumes e concentrações de sacarose nos nectários de certas espécies de plantas (Yatt *et al.* 1992) aumentando assim a qualidade da recompensa para seus parceiros mutualistas.

Diversos estudos têm investigado as interações mutualísticas entre formigas e plantas (Beattie e Hughes 2002, Rico-Gray e Oliveira 2007, Rosumek *et al.* 2009). As formigas podem conferir vários tipos de serviços para as plantas, incluindo proteção contra herbívoros, dispersão de sementes e, ocasionalmente, polinização ou fornecimento de nutrientes essenciais para as plantas (Beattie 1985, Beattie e Hughes 2002, Rico-Gray e Oliveira 2007). Entre estes serviços, o mais comum é a proteção da planta contra herbívoros (Rosumek *et al.* 2009). Vários estudos demonstraram o benefício conferido por formigas a plantas com nectários extrafloral (NEFs). No entanto, nem sempre as formigas atraídas por essas estruturas produtoras de néctar conferem benefício para a planta (Mackay e Whalen 1998, Freitas *et al.* 2000). Apesar da maioria dos estudos experimentais de exclusão demonstrar que as formigas podem, de fato beneficiar as plantas, geralmente diminuindo as taxas de herbivoria (Mody e Linsenmair 2004, Rosumek *et al.* 2009, Del-Claro *et al.* 2013), existe grande variação na magnitude desse benefício nos resultados encontrados (Rico-Gray e Oliveira 2007; Rosumek *et al.* 2009).

Alguns estudos não encontraram nenhum efeito das formigas como defesa biótica da planta (Mackay e Whalen 1998, Freitas *et al.* 2000, Rosumek *et al.* 2009) e outros têm demonstrado que a presença de formigas podem até causar efeitos negativos sobre às plantas hospedeiras (Ruhren 2003, Frederickson e Gordon 2007, Mooney 2007, Rico-Gray e Oliveira 2007). De fato, algumas espécies de plantas aparentemente se beneficiam mais do que outras, e algumas não se beneficiam totalmente (Fiala *et al.* 1991, Bronstein 1998). Espécies de formigas claramente diferem muito na qualidade da proteção que conferem às plantas (Oliveira *et al.* 1987, Rico-Gray e Thien 1989, Davidson *et al.* 1991, Djiéto-Lordon *et al.* 2004). Além disso, algumas espécies de formigas oportunistas não conferem nenhum benefício para suas plantas hospedeiras pois elas podem evitar encontros com os herbívoros e/ou usar recursos como alimento e espaço que estariam disponíveis para outras espécies que realmente podem defender a planta (Janzen 1975, Davidson e McKey 1993). A magnitude dos efeitos de defesa conferidos por formigas em plantas com NEFs pode depender da intensidade da pressão dos herbívoros (Inouye e Taylor

1979, Barton 1986, De la Fuente e Marquis 1999), das condições ambientais (Kersch e Fonseca 2005), da abundância (Bentley 1976, Inouye e Taylor 1979, Koptur 1985, Barton 1986) e da composição da fauna local de formigas presente na planta (Horvitz e Schemske 1990, Djiéto-Lordon *et al.* 2004). Além disso, têm-se observado que a identidade das espécies de formigas podem mudar de acordo com o tamanho da planta hospedeira (Fonseca e Benson 2003, Djiéto-Lordon *et al.* 2004), sugerindo que a composição da comunidade de formigas pode ser influenciada pelo estágio de desenvolvimento da planta.

As mudanças na oferta de recursos com o desenvolvimento da planta, principalmente o aumento da oferta de alimento (Bluthgen *et al.* 2000, Kersch e Fonseca 2005) e maior disponibilidade e diversidade de locais para nidificação (Fonseca e Benson 2003; Djiéto-Lordon *et al.* 2004, Boege 2005) podem facilitar ou inibir a presença de algumas espécies de formigas que nidificam ou forrageiam na planta. Em diferentes sistemas, diferentes espécies de formigas foram encontradas associadas à plantas de diferentes tamanhos (Young *et al.* 1997, Vasconcelos e Davidson, 2000, Fonseca e Benson 2003, Djiéto-Lordon *et al.* 2004). Diversos estudos têm demonstrado também que a quantidade e a composição dos insetos herbívoros varia ao longo da ontogenia da sua planta hospedeira (Le Corff e Marquis 1999, Basset 2001, Medianero *et al.* 2003, Cuevas-Reyes *et al.* 2004, Boege 2005). De acordo com a teoria da defesa ótima, a seleção natural favorece a alocação de recursos para a defesa contra herbívoros quando os benefícios do exercício de defesa superam os seus custos. No entanto, com a ontogenia da planta, a relação da alocação de recursos para a defesa também sofre variação, o que pode resultar em padrões de defesa não lineares ao longo dos estágios de desenvolvimento da planta (Boege e Marquis 2005). Entretanto, recentemente Barton e Koricheva (2010) demonstraram que os padrões ontogenéticos em traços de defesa da planta são idiossincráticos, e dependem da guilda de herbívoros presentes, da estratégia defensiva característica da espécie estudada e da forma de crescimento das plantas.

Embora um grande número de trabalhos demonstre mudanças na comunidade de formigas e insetos herbívoros presentes na planta ao longo de seu desenvolvimento (Waltz e Whitham 1997, Fonseca e Benson 2003, Campos *et al.* 2006, Fonseca *et al.* 2006, Costa *et al.* 2011), a maioria dos estudos têm ignorado o efeito da ontogenia como uma forma de condicionalidade das interações mutualísticas entre formigas e plantas (Basset 2001). Ao reconhecer que um fator como o desenvolvimento natural da planta pode representar uma importante fonte primária de variação nas interações formiga-planta, melhoramos o entendimento sobre a ecologia e evolução

das interações mutualísticas. Sendo assim, o objetivo desse trabalho foi determinar se existe variação na comunidade de formigas e na interação formiga-planta com o desenvolvimento de *Caryocar brasiliense*. Mais especificamente foram respondidas as seguintes perguntas: (1) Há diferenças na estrutura da comunidade de formigas entre plantas de *Caryocar brasiliense* em diferentes estágios de desenvolvimento? (2) Estas eventuais diferenças resultam em diferenças no efeito de proteção das formigas sobre a planta?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do Panga, uma Reserva Particular do Patrimônio Natural – RPPN de 409 hectares localizada 35 km ao sul de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (19°10' S, 48°23' O). A região é caracterizada por um clima tropical com duas estações bem definidas: um inverno seco, de maio a setembro, e um verão chuvoso, de outubro a abril. A temperatura e a precipitação média anual são de 22° C e de 1650 mm, respectivamente. A Reserva possui diferentes tipos de vegetação características do Cerrado, como o cerrado ralo, o cerrado sentido restrito, cerradão, matas de galeria e campos úmidos (Cardoso *et al.* 2009). O estudo foi realizado em áreas de cerrado sentido restrito, caracterizado por possuir uma cobertura arbórea variando de 20 a 50 % e pela presença de árvores baixas e de médio porte (podendo variar de 2 a 10 m), arbustos e subarbustos (Ribeiro e Walter 1998).

Associação entre formigas e os nectários extraflorais de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae)

O pequi (*Caryocar brasiliense*) é uma das principais espécies de planta representante dos cerrados do Brasil (Prance e Silva 1973, Araujo 1995). O fruto é utilizado para fins farmacêuticos, produção de óleo vegetal e como alimento. O seu óleo é utilizado na indústria de cosméticos, para a iluminação e lubrificação. A polpa do mesocarpo interno do seu fruto geralmente é consumida junto com arroz, frango e outros alimentos nas regiões sul e central do Brasil. Além disso sua madeira é usada em cercas, devido à sua durabilidade e resistência a deterioração. Devido a popularidade da espécie, conseqüentemente ocorreu uma superexploração de seus frutos e sementes, que tem aumentado a cada ano, coincidindo com o aumento do número de restaurantes que servem o fruto como comida regional e das indústrias de produção de óleo de pequena escala (Araujo 1995).

Ecologicamente, o pequi tem um papel significativo na composição do cerrado, o que é demonstrado pela presença da espécie em quase toda as análises de vegetação do bioma,

onde sempre apresenta bons números em abundância, densidade, e parâmetros de frequência. À medida que a exploração intensiva dos frutos e sementes desta espécie tem aumentado substancialmente, preocupações com a conservação desta espécie também começam a surgir (Araujo 1995). O sistema de interação envolvendo *C. brasiliense*, insetos herbívoros e as formigas associadas a seus nectários extraflorais (NEFs) tem sido estudado detalhadamente por quase 20 anos (Schoereder *et al.* 2011). Essa planta é visitada dia e noite por um conjunto diversificado de formigas (Oliveira e Brandão 1991), e é hospedeira de vários insetos herbívoros que se alimentam de suas folhas da seiva dos brotos ou de seus frutos (Oliveira 1997, Neves *et al.* 2013).

Características das árvores e delineamento amostral

As coletas e os experimentos foram realizados entre setembro de 2012 e fevereiro de 2013. Foram utilizados 81 indivíduos de *Caryocar brasiliense*, que foram separados em categorias relacionadas com seu estágio de desenvolvimento: 27 indivíduos pré-reprodutivos (definidos aqui como plantas sem inflorescência, apenas com NEFs nas folhas, altura entre 1,5 e 2 m e diâmetro (a 30 cm do solo) de 3,8 a 7,5 cm), 27 reprodutivos de médio porte (plantas com presença de flores, frutos, nectários nas folhas, altura variando entre 3 a 5 m e diâmetro variando de 11 a 18 cm) e 27 reprodutivos de grande porte (plantas reprodutivas com altura variando entre 8 a 12 m e diâmetro acima de 22 cm, todas as plantas dessa categoria apresentavam galhos mortos). As árvores foram marcadas de forma aleatória e com distância de pelo menos 20 m entre os indivíduos.

Coleta das formigas

As formigas foram coletadas com uso de guarda-chuva entomológico (Fig. 1) e armadilhas do tipo pitfall contendo iscas (mel ou urina, Fig. 2). O método do guarda-chuva entomológico consiste na coleta das formigas através de batidas nos ramos sobre o guarda-chuva aberto, com várias repetições em cada planta, provocando a queda dos indivíduos que foram coletados com auxílio de pincéis umedecidos em álcool, pinças e aspirador entomológico. Utilizou-se uma

modificação do guarda chuva entomológico tradicional a fim de se facilitar o manuseio em cima das árvores maiores. O mesmo foi confeccionado com tecido branco e canos de PVC, e possuía uma área de 1 m² e profundidade também de 1m (Fig. 1). O número de ramos amostrados por planta foi proporcional ao tamanho da árvore, sendo amostrada a planta como um todo no caso das árvores pré-reprodutivas (as quais continham apenas um ramo principal), dois ramos nas reprodutivas de médio porte e quatro ramos nas plantas reprodutivas de grande porte. Foram feitos 10 batimentos por ramo, coletando-se as formigas após a amostragem de cada ramo. Uma média do número de formigas coletadas por ramo foi obtida para cada planta. Para determinar se existiam diferenças na abundância de formigas de acordo com o estágio de desenvolvimento das plantas foi feita uma ANOVA, tendo como variável preditora os estágios ontogenéticos e como variável resposta a abundância média de formigas (número total de formigas dividido pelo número de ramos) por planta. A análise foi realizada no software Systat 10 (SPSS 2000). Para atender as premissas do teste foi aplicado a transformação em Log x +1.



Figura 1 – Amostragem com o uso do guarda-chuva entomológico realizado em árvores de *Caryocar brasiliense* de diferentes estágios de desenvolvimento na Reserva Ecológica do Panga, em Uberlândia – MG. A) Planta pré-reprodutiva; B) Planta reprodutiva de médio porte; C) Planta reprodutiva de grande porte.

Como armadilha do tipo pitfall utilizou-se copos plásticos (6 cm de altura e 5 cm de diâmetro) os quais foram dispostos em diferentes ramos da planta (Fig. 2). O número de armadilhas variou de 2 a 8 por planta, dependendo do tamanho da árvore. Utilizamos duas armadilhas nas árvores pré-reprodutivas, quatro nas reprodutivas de médio porte e oito pitfalls nas plantas reprodutivas de grande porte. Esta abordagem foi utilizada para balancear o esforço amostral em cada árvore, com a densidade de armadilhas relacionada com o tamanho das plantas nos diferentes estágios. Em cada árvore, metade das armadilhas continha uma solução contendo 250 g de mel diluído em 2 L de água e a outra metade uma solução com 1/3 de urina humana e 2/3 de água. A quantidade de líquidos foi geralmente um quarto do volume de cada copo, sendo adicionada uma pequena quantidade de detergente, para quebrar a tensão superficial, o que aumenta a efetividade da armadilha. As armadilhas foram colocadas durante a manhã e coletadas 48 horas depois a fim de se coletar tanto espécies de hábito diurno quanto noturno.



Figura 2 – Armadilha pitfall em uma árvore de *Caryocar brasiliense* na Reserva Ecológica do Panga, em Uberlândia – MG.

As formigas coletadas foram acondicionadas em recipientes plásticos contendo álcool (92,4%) e posteriormente triadas, separadas em morfoespécies e identificadas sempre que possível usando-se chaves dicotômicas específicas.

Foi verificado se existe diferença na riqueza de espécies de formigas entre os diferentes estágios de desenvolvimento utilizando ANOVA; com a variável preditora sendo os estágios ontogenéticos e a variável resposta sendo a riqueza de espécies de formigas coletadas nas plantas.

A análise foi realizada no software Systat 10 (SPSS 2000). Para atender as premissas do teste foi aplicado a transformação em Raiz-quadrada. Para avaliar se existe mudança na comunidade de formigas de acordo com a ontogenia foi feito uma Análise Multivariada Permutacional de Variância (PERMANOVA, anteriormente conhecida como Manova não-paramétrica) (Anderson 2001) no software R v. 3.0 (R Development Core Team 2013). Nesta análise, a presença ou a ausência de cada uma das espécies de formigas ($n = 60$ espécies) em cada árvore foi a variável resposta, enquanto a variável preditora foi o estágio ontogenético da planta. A significância estatística foi obtida através de comparações com um modelo nulo (999 permutações da matriz original). Essas diferenças foram ilustradas através de uma ordenação não-métrica multidimensional (NMDS) usando o índice de Sorensen, o qual é baseado na presença/ausência da espécie de formiga em cada planta. Para fazer o NMDS foi utilizado o software PC-ORD (v. 6.0).

Experimento de remoção das formigas

Para determinar se o efeito das formigas sobre a herbivoria da planta varia entre os estágios de desenvolvimento foi utilizado 45 indivíduos de *C. brasiliense* (15 de cada estágio), onde foi escolhido, de forma aleatória, ramos controle e tratamento numa mesma árvore. Nos ramos tratamento o acesso das formigas foi impedido com uso de uma resina que age como barreira, onde os insetos não podem passar (Tanglefoot) enquanto nos ramos controle as formigas tinham livre acesso. Em cada ramo, brotos foliares foram escolhidos aleatoriamente e marcados individualmente totalizando 12-14 brotos nos ramos controle e 12-14 nos ramos tratamento. As folhas foram marcadas com uso de fios plásticos coloridos, ainda quando brotos foliares, para assegurar que todas as folhas tivessem aproximadamente a mesma idade. O tanglefoot foi repostado a cada 15 dias. Depois de aproximadamente 90 dias as folhas marcadas foram coletadas. Foi feita uma imagem de cada folha com o uso de um scanner (HP Deskjet F380, em alta qualidade) e utilizando o programa ImageJ (Rasband 2013) determinou-se a área total de cada folha e a área danificada.

Para calcular a proporção de herbivoria por ramo foi obtido uma média da herbivoria encontrada nas folhas de cada ramo. Diferenças na proporção de herbivoria entre os estágios ontogenéticos e entre ramos controle e tratamento foram avaliadas utilizando uma ANOVA de

medidas repetidas. A análise foi realizada no software Systat 10. Os dados sobre a proporção média de herbivoria por ramo foram transformados usando-se a transformação Logit (Warton e Hui 2011) para atender as premissas do teste.

Experimento de predação

A fim de determinar se há diferença na taxa de predação por formigas entre plantas de diferentes estágios ontogenéticos e determinar quais eram as espécies predadoras, foram ofertados cupins (operários do gênero *Nasutitermes*) de modo a simular “invasores” das folhas. Foi registrado o número de cupins predados por planta e os gêneros das espécies de formigas que os predavam. Os cupins ofertados nas plantas foram colados (com cola a base de água e não tóxica) com o ventre para cima em diferentes ramos da planta. O número de cupins variou de acordo com o estágio ontogenético da planta: oito nas plantas pré-reprodutivas, 12 nas reprodutivas de médio porte e 16 nas reprodutivas de grande porte. O experimento durou duas horas em cada planta, sendo que os cupins que permaneceram na planta após este período foram considerados como não removidos. Para minimizar um possível efeito da variação de atividade das formigas ao longo do dia, esse experimento foi conduzido em etapas com duração de quatro horas cada uma (que tiveram início entre a 6 horas da manhã e as 2 horas da tarde), sendo que em cada etapa, nove plantas foram amostradas (três de cada categoria). O experimento foi realizado em um total de 72 plantas (24 de cada categoria). Foi usado uma ANOVA para avaliar se existe diferença na proporção de predação com a ontogenia da planta. A análise foi realizada no software Systat 10. Os dados da proporção de cupins removidos por planta foram transformados, usando-se a transformação Logit (Warton e Hui 2011) para atender as premissas do teste.

Para determinar se a identidade da formiga presente na planta tem influência na proporção de predação dos cupins foi identificado o gênero de formiga numericamente dominante em cada planta, considerando como gênero dominante aquele que apresentou maior abundância no batimento. Devido ao baixo número de plantas com formigas dominantes pertencentes aos gêneros *Crematogaster*, *Ectatomma*, *Wasmannia* e *Solenopsis*, as plantas com esses gêneros foram agrupadas em uma categoria denominada de ‘Outros’. As plantas nas quais não foi encontrada nenhuma formiga foram agrupadas em uma categoria chamada ‘Sem Formigas’.

Análise dos teores de taninos

Depois de escanear as folhas do experimento de remoção, as folhas que estavam intactas foram separadas para análise do teor total de taninos, o qual foi determinado pelo método de Hagerman e Butler (1987). Este método se baseia na reação de complexação dos compostos fenólicos presentes na amostra com uma solução de FeCl_3 , que pode ser medida em espectrofotômetro em um comprimento de onda de 510 nm (Mole e Waterman 1987). Utilizou-se uma solução de 1 mg/ml de albumina sérica bovina em solução tampão de acetato de sódio 0,2 M (pH 4,9) contendo 0,17M de cloreto de sódio para precipitar os taninos em solução. Para separar os taninos da proteína no precipitado uma solução detergente de LSS/Trietanolamina foi utilizada, e uma solução de FeCl_3 foi utilizada como solução cromogênica. A Curva Padrão foi preparada a partir de uma solução aquosa de ácido tânico de concentração 1 mg/ml, retirou-se alíquotas de 100 μL , 200 μL , 300 μL , 400 μL e 500 μL , completando para 1 ml com água destilada em tubos de ensaio devidamente identificados. Foi Adicionado 2 ml da solução de albumina, após 15 minutos centrifugou-se a 3000 r.p.m. durante mais 15 minutos. Após a centrifugação, o sobrenadante foi desprezado, dissolvendo o precipitado com 4ml de solução de LSS/Trietanolamina. O Volume de 1 ml da solução de FeCl_3 foi adicionado e após 15 minutos efetuou-se a leitura das absorbâncias. A leitura da absorbância foi lida com um espectrofotômetro (CARY, 50 Conc.) em comprimento de onda de 510 nm.

Os valores de concentração dos teores de tanino foram obtidos ajustando os valores de absorbância na equação da curva do ácido tânico obtida, e foi calculado uma média da concentração das três amostras por planta. Uma ANOVA foi utilizada para avaliar se existe diferença na concentração de tanino presente nas folhas das plantas dos diferentes estágios ontogenéticos. A análise foi realizada no software Systat 10.

RESULTADOS

Comunidade de formigas e ontogenia

A comunidade de formigas associadas com o *Caryocar brasiliense* nesse estudo foi composta por 60 espécies/morfoespécies, distribuídas em 17 gêneros e cinco subfamílias (Apêndice 1). As espécies com maior frequência nas plantas de *C. brasiliense* foram *Camponotus crassus*, *Cephalotes pusillus*, *Camponotus* (gr. *pseudolobopsis*) sp.1 e *Camponotus blandus*. Foi Registro um total de 44 espécies de formigas nas plantas reprodutivas de grande porte, 34 nas reprodutivas de médio porte e 26 espécies nas plantas pré-reprodutivas. Das 60 espécies/morfoespécies de formigas registradas, 18 ocorreram exclusivamente nas plantas reprodutivas de grande porte, sete nas plantas reprodutivas de médio porte, e cinco espécies ocorreram somente nas plantas pré-reprodutivas (Apêndice 1).

A composição da comunidade de formigas variou significativamente entre os estágios de desenvolvimento de *C. brasiliense* (Permanova: $F_{2,78} = 5,16$, $p < 0,001$). A análise de ordenação sugere que existe uma mudança gradual na composição à medida que a planta vai se desenvolvendo (Fig. 3). Algumas espécies, como *Cephalotes pusillus*, *Camponotus crassus* e *Pseudomyrmex gracilis* apresentaram frequências similares nas plantas pré-reprodutivas e reprodutivas de médio e de grande porte. Já *Pseudomyrmex simplex* foi mais frequente nas plantas pré-reprodutivas, enquanto *Pseudomyrmex urbanus* e *Camponotus* (gr. *pseudocolobopsis*) sp.1 foram mais frequentes nas plantas reprodutivas. A espécie *Azteca* sp.1 só ocorreu nas plantas reprodutivas, sendo mais frequentemente encontrada no estágio mais avançado de desenvolvimento (Apêndice 1). De forma geral houve maiores diferenças em composição entre as plantas pré-reprodutivas e reprodutivas de grande porte (Fig. 3).

A abundância média de formigas foi significativamente maior (cerca de três vezes maior) nas plantas reprodutivas de médio e grande porte do que nas plantas pré-reprodutivas ($F_{2,78} = 10,143$, $p < 0,001$) (Fig. 4). A riqueza de espécies de formigas também diferiu com a ontogenia, aumentando de acordo com o estágio de desenvolvimento de *C. brasiliense* ($F_{2,78} = 15,415$, $p < 0,001$) (Fig. 5).

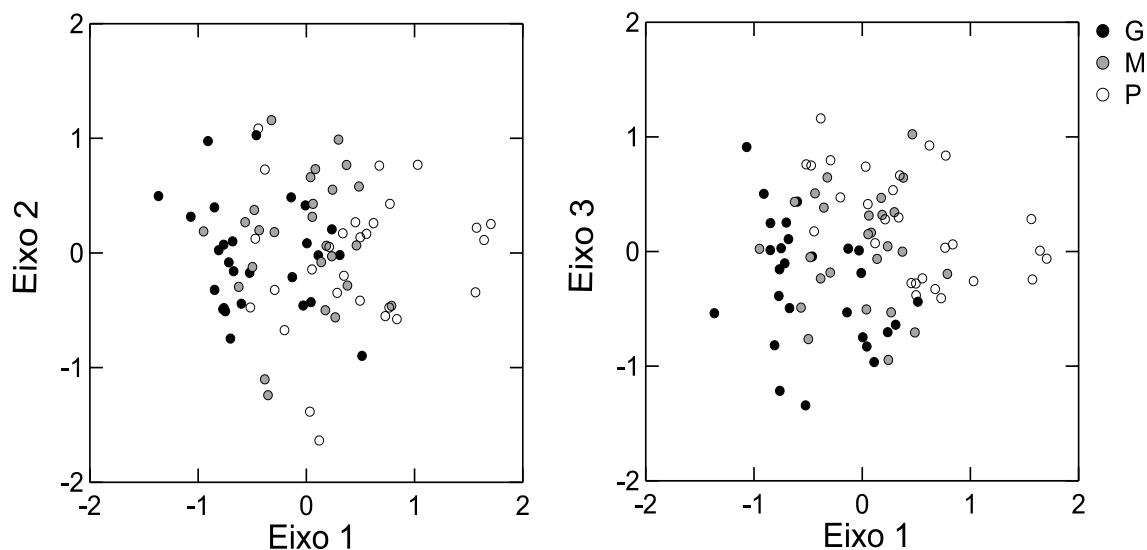


Figura 3 – Ordenação não-métrica multidimensional (NMDS) em três dimensões de plantas de *Caryocar brasiliense* em diferentes estágios de desenvolvimento de acordo com a composição da comunidade de formigas. Stress = 0,186. G = Plantas reprodutivas de grande porte; M = Plantas reprodutivas de médio porte; P = Plantas pré-reprodutivas.

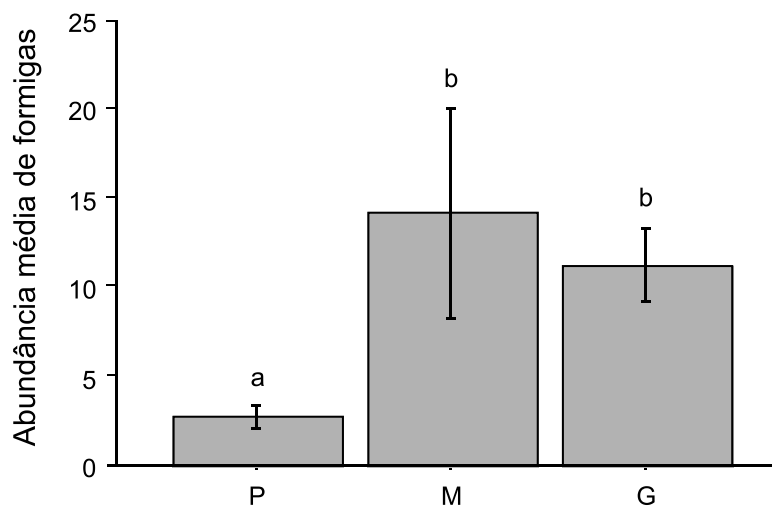


Figura 4 – Abundância média de formigas em plantas de *Caryocar brasiliense* de diferentes estágios de desenvolvimento. As barras representam o valor médio e o erro padrão, e as letras indicam diferenças significativas entre as médias (Teste Tukey, $p < 0,001$). G = Plantas reprodutivas de grande porte; M = Plantas reprodutivas de médio porte; P = Plantas pré-reprodutivas.

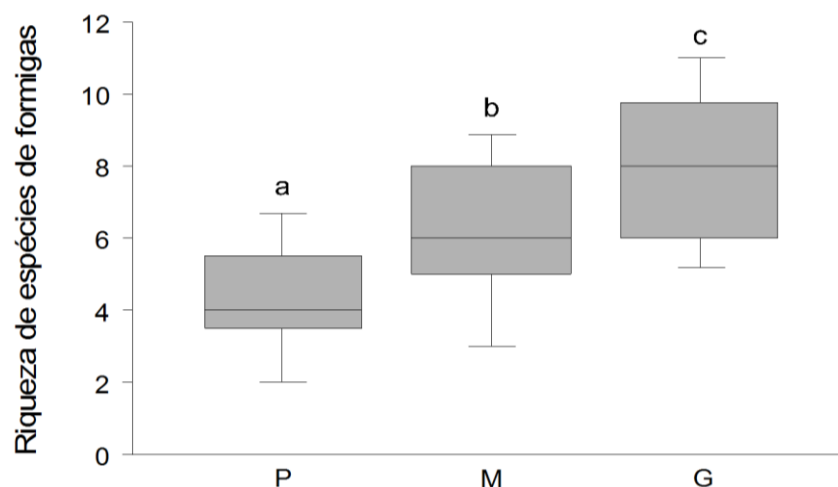


Figura 5 – Número de espécies de formigas por planta em plantas de de *Caryocar brasiliense* de diferentes estágios de desenvolvimento. As barras representam o valor médio e o erro padrão, e as letras indicam diferenças significativas entre as médias (Teste Tukey, $p < 0,001$). G = Plantas reprodutivas de grande porte; M = Plantas reprodutivas de médio porte; P = Plantas pré-reprodutivas.

Experimento de remoção das formigas

A exclusão experimental de formigas resultou num aumento significativo na quantidade de herbivoria em folhas de *C. brasiliense*. ($F_{1,39} = 19,81$, $p < 0,001$). Entretanto, houve uma interação entre o estágio de desenvolvimento da planta e a presença ou ausência de formigas ($F_{2,39} = 5,15$, $p = 0,010$). Isto porque, a quantidade média de herbivoria nos ramos sem formigas foi similar entre plantas de diferentes estágios de desenvolvimento, enquanto nos ramos com formigas a herbivoria foi maior nas plantas pré-reprodutivas e reprodutivas de médio porte do que nas de grande porte (Fig. 6).

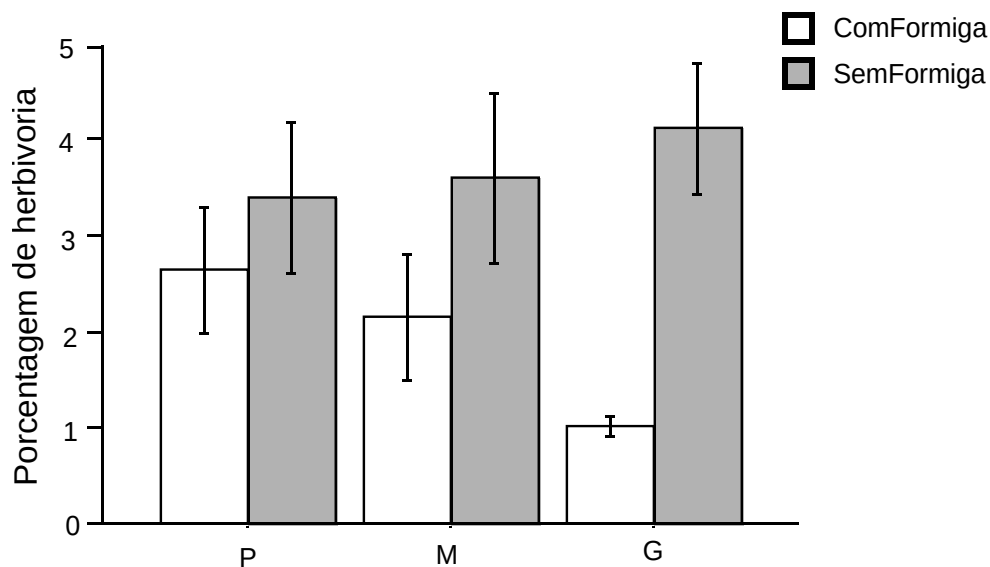


Figura 6 – Efeito da remoção experimental das formigas sobre a herbivoria em plantas de diferentes estágios de desenvolvimento de *Caryocar brasiliense*. As barras representam o valor médio e o erro padrão. G = Plantas reprodutivas de grande porte; M = Plantas reprodutivas de médio porte; P = Plantas pré-reprodutivas.

Experimento de predação

Houve diferenças significativas na proporção de cupins predados entre plantas dos diferentes estágios ontogenéticos ($F_{2,69} = 9,90$, $P < 0,001$), sendo esta significativamente maior nas plantas reprodutivas de grande porte do que nas reprodutivas de médio porte e plantas pré-reprodutivas (Fig. 7). A proporção de cupins predados por planta também variou de acordo com a formiga numericamente dominante na planta, tendo sido maior nas plantas com *Azteca* do que nas plantas onde formigas de outros gêneros eram mais abundantes ou em plantas sem formigas. Além de *Azteca*, o gênero *Camponotus* também apresentou uma predação diferente dos outros gêneros (com exceção de *Pseudomyrmex*). (Fig. 8B).

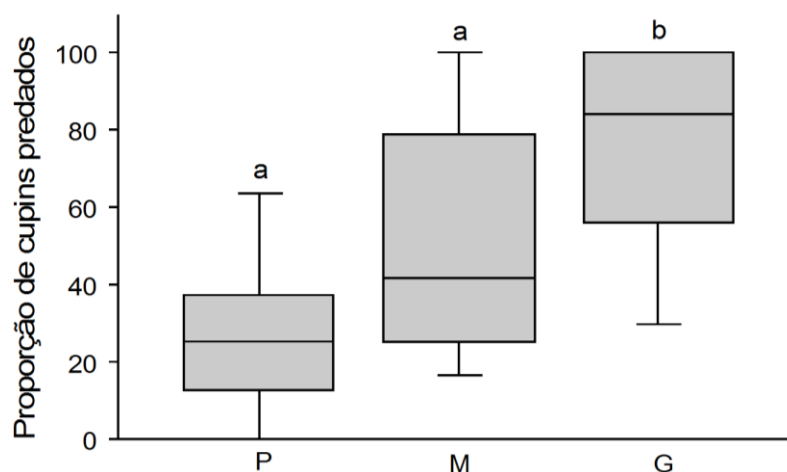


Figura 7 – Porcentagem de cupins predados (em duas horas) em plantas de diferentes estágios de desenvolvimento. As barras representam o valor médio e o erro padrão, e as letras indicam diferenças significativas entre as médias. G = Plantas reprodutivas de grande porte; M = Plantas reprodutivas de médio porte; P = Plantas pré-reprodutivas.

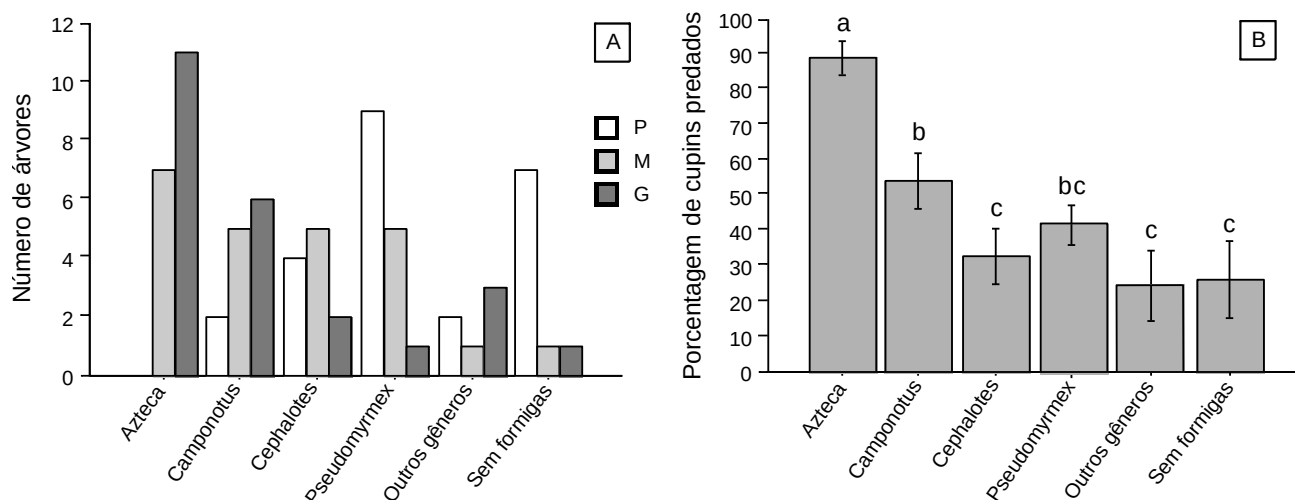


Figura 8 – A) Gêneros de formigas numericamente dominantes em plantas de diferentes estágios de desenvolvimento; B) Variação na taxa de predação de cupins em plantas dominadas por formigas de diferentes gêneros de formigas. Os valores representam a média ($\pm$ E.P.M.) de cupins removidos por planta. As barras representam o valor médio e o erro padrão, e as letras indicam diferenças significativas entre as médias. Outros gêneros: *Ectatomma*, *Wasmannia*, *Crematogaster* e *Solenopsis*. Sem formigas: Plantas onde não se encontrou nenhuma espécie de formiga no batimento.

Análise dos teores de taninos

Não houve diferenças significativas na concentração total de taninos nas folhas das plantas dos diferentes estágios ontogenéticos de *Caryocar brasiliense* ($F_{2,18} = 0,014$, $p = 0,987$). Todas as plantas apresentaram, em média, uma concentração (mg/g) de cerca de 0,35 (Fig. 9).

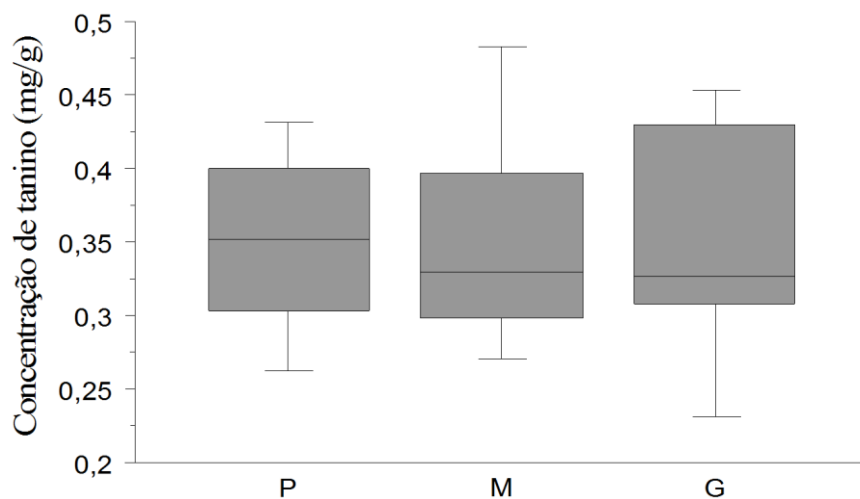


Figura 9 – Concentração (%) total de taninos em plantas de *Caryocar brasiliense* de diferentes estágios de desenvolvimento. As barras representam o valor médio e o erro padrão. G = Plantas reprodutivas de grande porte; M = Plantas reprodutivas de médio porte; P = Plantas pré-reprodutivas.

DISCUSSÃO

Variação da comunidade de formigas com a ontogenia

Os resultados encontrados sugerem que, com o desenvolvimento da planta, tem-se um aumento na abundância e riqueza de espécies de formigas, além de mudanças na composição da comunidade que nidifica e/ou forrageia na planta. Dentre os três estágios de desenvolvimento estudados, o que apresentou maior riqueza de espécies de formigas, maior número de espécies exclusivas (praticamente um terço de todas as espécies encontradas) e também maior abundância de formigas foram as plantas reprodutivas de grande porte. Vários fatores podem explicar a maior abundância e riqueza de espécies de formigas com o avanço no desenvolvimento da planta. Em primeiro lugar, com o desenvolvimento da planta, têm-se também um aumento na sua dimensão e complexidade arquitetônica (Lawton 1983, Ribeiro 2003), provavelmente aumentando a variedade de locais de nidificação para as formigas (Fonseca e Benson 2003, Ribas *et al.* 2003, Campos *et al.* 2006). Algumas espécies podem depender, ou serem favorecidas pela especificidade desses locais de nidificação, e este pode ser o caso de *Cephalotes atratus*, espécie que só foi registrada em árvores reprodutivas de grande porte (Anexo 1), já que só as plantas dessa categoria abrigam grandes galhos ocos, onde ninhos dessa e de outras espécies são geralmente encontrados (Mann 1916). Além disso, várias outras espécies como *Neoponera villosa*, *Azteca* sp.1 e algumas espécies dos gêneros *Camponotus* e *Cephalotes* só foram encontradas em plantas reprodutivas (de médio ou grande porte), sugerindo a importância dos recursos que essas plantas podem oferecer, como por exemplo sítios adequados para nidificação, na ocorrência dessas espécies (Powell 2009).

O número de plantas onde formigas da espécie *Azteca* sp.1 ocorreu sofreu uma grande variação ao longo do desenvolvimento do *C. brasiliense*. Essa espécie não foi registrada em nenhuma planta pré-reprodutiva, sendo encontrada nas árvores reprodutivas de médio (em cerca de um terço das plantas) e, principalmente, nas de grande porte (cerca de 70% dessas plantas foram ocupadas por *Azteca* sp. 1) (Apêndice 1). Possivelmente, essa espécie não ocorreu nas plantas pré-reprodutivas devido a inexistência de locais para nidificação, uma vez que espécies de formigas desse gênero possuem grandes colônias poligínicas e apresentam grande territorialidade

nas árvores onde ocorrem (E. B. A. Koch, observação pessoal). Segundo Kaspari (2003), espécies com colônias grandes e compostas de muitas rainhas frequentemente dominam os habitats onde ocorrem, devido ao seu grande potencial de crescimento e extensão espacial.

Os resultados encontrados nesse estudo apoiam o proposto por Fonseca e Benson 2003, que sugere que ocorra um processo de sucessão ontogenética ao longo do desenvolvimento da planta. Esses autores demonstraram que ao longo da ontogenia de plantas do gênero *Tachigali*, a identidade das formigas, parceiras mutualistas, parecem mudar a partir de espécies com hábitos alimentares especialistas e que forrageiam solitárias, de corpo grande, tamanho de colônia pequena, com baixas taxas de crescimento e precoce investimento reprodutivo (por exemplo, *Pseudomyrmex concolor*) para espécies com hábitos alimentares generalistas, que possuem comportamento de forrageamento em grupo, tamanho de corpo pequeno, tamanho grande de colônia, taxas de crescimento elevadas, e com alto investimento reprodutivo (por exemplo, espécies do gênero *Azteca*).

A disponibilidade de recursos alimentares para as formigas também tende a ser maior com o desenvolvimento da planta. Alguns estudos têm demonstrado que a abundância de insetos herbívoros, que são uma importante fonte de alimento para as formigas predadoras arbóreas (Floren *et al.* 2002), aumenta com o aumento no tamanho das plantas (Fonseca e Benson 2003, Boege 2005, Campos *et al.* 2006, Costa *et al.* 2011). Duas das principais fontes de alimento para as formigas arbóreas, o *honeydew* produzido por hemípteros e o néctar dos NEFs (Bluthgen *et al.* 2000, 2004), também podem aumentar com o desenvolvimento da árvore (Villamil *et al.* 2013). De forma similar, a disposição dos néctários extraflorais também pode ter influenciado os resultados encontrados, já que plantas reprodutivas apresentam NEFs tanto nas folhas quanto na base das flores, enquanto que plantas pré-reprodutivas só apresentam NEFs nas folhas (Machado *et al.* 2008).

Os resultados encontrados sobre a variação na estrutura da comunidade de formigas ao longo do desenvolvimento de *C. brasiliense* demonstram a importância de se amostrar indivíduos arbóreos de diferentes tamanhos. A maioria dos estudos que buscaram entender os padrões por trás de mutualismos formiga-planta, amostraram a comunidade de formigas associadas a uma espécie de planta em indivíduos pertencentes a um único estágio de desenvolvimento (ver em Rico-Gray e Oliveira 2007). Entretanto, os resultados aqui encontrados indicam que plantas de grande porte tem maior abundância e riqueza de espécies de formigas. Além disso, cada estágio

de desenvolvimento pode apresentar espécies de formigas exclusivas ou mais frequentes do que outras, o que por sua vez pode ocasionar diferenças no efeito das formigas contra os herbívoros da planta hospedeira, como observado no presente estudo.

Efeito das formigas sobre a herbivoria nos diferentes estágios de desenvolvimento de *Caryocar brasiliense*

As formigas atuam como defesa biótica em *C. brasiliense*, mas a magnitude do efeito da presença das formigas varia com o desenvolvimento da planta. Apesar da presença das formigas ter diminuído a herbivoria nas plantas em todos os estágios estudados, esse efeito foi maior nas árvores reprodutivas de grande porte. Vários outros estudos têm relatado que as formigas podem atuar diminuindo as taxas de herbivoria das suas plantas hospedeiras (Janzen 1966, Vasconcelos 1991, Fonseca e Ganade 1996, revisão em Rosumek *et al.* 2009). Entretanto, a maioria dos estudos realizados até o momento tem ignorado uma possível variação desse efeito com a ontogenia da planta (Basset 2001, Boege e Marquis 2005). Na ausência de formigas a herbivoria encontrada nas plantas dos diferentes estágios de desenvolvimento foi bem parecida, o que sugere que não há mudanças nas defesas químicas da planta e/ou na abundância de herbívoros com a ontogenia. De fato, a concentração de tanino nas folhas de *C. brasiliense* não sofreu modificação ao longo do desenvolvimento da planta. Resultados equivalentes foram observados em *Copaifera langsdorffii* (Costa *et al.* 2011), uma árvore bastante comum no Cerrado brasileiro. Entretanto, outros estudos detectaram tanto um aumento (Fowler 1984, Fritz *et al.* 2001), quanto uma redução (Basey *et al.* 1988, Bowers e Stamp 1993) dos compostos secundários com o desenvolvimento da planta. Segundo Barton e Koricheva (2010), não há um padrão único e geral de defesa da planta com a ontogenia, pois há variações entre as espécies de plantas e os tipos de defesas que cada planta possui.

O maior efeito da presença das formigas nas árvores reprodutivas de grande porte pode ser explicado em parte pela maior abundância de formigas nessas plantas quando comparado com as pré-reprodutivas. De acordo com alguns autores, uma maior densidade de formigas nas árvores leva a uma maior probabilidade de encontro com os herbívoros de suas plantas hospedeiras (Pringle *et al.* 2011, Palmer e Brody 2013). Além disso, há fortes evidências de que o nível de proteção conferido pelas formigas está condicionado ao tipo de formiga associada a planta

hospedeira. As formigas mais frequentemente encontradas durante o experimento de predação, e provavelmente mais agressivas contra os herbívoros, como *Azteca* e *Camponotus* ocorreram principalmente nas árvores reprodutivas, especialmente as de grande porte. Em contraste, as plantas pré-reprodutivas raramente estavam dominadas por espécies destes gêneros, sendo que estas plantas ou não continham qualquer espécie dominante ou tinham como dominantes formigas do gênero *Pseudomyrmex*, as quais comparativamente a *Azteca*, apresentaram uma menor taxa de predação.

Os resultados aqui dão apoio a proposta de Mody e Linsenmair (2004), que sugerem que a presença de formigas só beneficia as plantas quando algumas espécies de formigas específicas são atraídas para estas plantas, e quando a proteção por estas formigas não é contrabalançada por seus efeitos negativos através da interação com homópteros. No presente estudo a interação de formigas com homópteros não foi avaliada. Entretanto, foi observado que plantas reprodutivas de grande porte, que comumente abrigam espécies de *Azteca* e *Camponotus*, recebem um maior nível de proteção contra herbívoros. Alguns outros estudos mostram que determinadas espécies de *Camponotus*, como *C. crassus*, *C. rufipes* e *C. aff. blandus* são bastante eficientes na proteção contra herbívoros de plantas com NEFs (Oliveira *et al.* 1987, Shoereder *et al.* 2010, Del-Claro *et al.* 2013). De forma similar, estudos com plantas associadas à formigas do gênero *Azteca*, mostram a eficiência de algumas espécies desse gênero na proteção das plantas onde ocorrem. Rocha e Bergallo (1992) demonstraram que quanto maior o tamanho das colônias de *Azteca muelleri*, maior é o número de formigas na árvore e consequentemente menor o tempo gasto para localizar e expulsar um herbívoro da planta hospedeira. Durante a realização do experimento de predação, eu observei que *Azteca* sp. foi a espécie de formiga mais efetiva em encontrar e predar os cupins nas árvores. Em certos casos, quando uma operária estava sozinha e encontrava esse "invasor", ela rapidamente recrutava outras operárias e predavam o cupim. Esse foi um padrão encontrado em praticamente todas as árvores dominadas por *Azteca* sp. (E. B. A. Koch, observação pessoal). Bizerril e Vieira (2002) investigaram as relações entre a espécie mirmecófita *Tococa guianensis* e formigas no Cerrado, e mostraram que o predomínio de *Azteca* foi significativamente maior nos indivíduos da maior classe de tamanho (com cerca de 85% dos indivíduos ocupados). Além disso a herbivoria foi significativamente menor em plantas ocupadas por *Azteca* do que nos indivíduos ocupados por outras espécies de formigas (Bizerril e Vieira 2002). As diferenças aqui encontradas na porcentagem de cupins predados nas plantas onde

Azteca sp. foi numericamente dominante em relação aos outros gêneros, juntamente com sua grande abundância nas árvores reprodutivas nesse estudo, sugere que essa espécie é muito importante no sistema estudado, já que esta foi a espécie que mais contribui na retirada de artrópodes em *C. brasiliense*.

Os resultados das interações ecológicas podem ser determinados e influenciados por diferentes fatores ecológicos e históricos (Bronstein 1994). Ultimamente, uma grande quantidade de trabalhos têm procurado investigar e entender como esses fatores são responsáveis pela condicionalidade dessas interações (Morin 1981, Bristow 1984, Bronstein 1998, Fonseca e Benson 2003, Kersch e Fonseca 2005, Pollock *et al.* 2009). O presente estudo mostra que o desenvolvimento ontogenético de *C. brasiliense* causa mudanças na estrutura da comunidade de formigas e no grau de proteção conferida à planta hospedeira. Esse é o primeiro estudo a demonstrar, experimentalmente, que o estágio de desenvolvimento da planta hospedeira pode ser um fator de condicionalidade em um mutualismo de proteção entre formigas e planta.

CONCLUSÃO

O presente estudo indica que com o desenvolvimento da planta, tem-se variações na estrutura da comunidade de formigas que forrageia e/ou nidifica em *Caryocar brasiliense*, uma planta que possui mutualismo facultativo com formigas devido aos seus nectários extraflorais. A composição, a riqueza de espécies e a abundância de formigas mudaram com a ontogenia de *C. brasiliense*. Varias espécies de formigas foram encontradas mais frequentemente ou até exclusivamente em um determinado estágio de desenvolvimento da planta, o que resultou em diferenças nas assembleias de formigas de cada estágio ontogenético e refletiu em diferenças na magnitude do efeito de proteção das formigas ao longo dos diferentes estágios de desenvolvimento estudados. Esses resultados sobre *C. brasiliense* fornecem fortes evidências de que a ontogenia da planta pode ser um fator de condicionalidade das suas interações mutualísticas com formigas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agrawal, A. A., Ackerly, D. D., Adler, F., Arnold, A. E., Cáceres, C., Doak, D. F., Post, E., Hudson, P. J., Maron, J. L., Mooney, K. A., Power, M., Schemske, D., Stachowicz, J., Strauss, S., Turner, M. G. W. E. 2007. Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:145-152.

Araujo, F. D. 1995. A Review of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae): An Economically Valuable Species of the Central Brazilian Cerrados. *Economic Botany* 49(1): 40-48.

Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26, 32-46.

Barton, A. M. 1986. Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology* 67: 495-504.

Barton, K. E., and Koricheva, J. 2010. The Ontogeny of Plant Defense and Herbivory: Characterizing General Patterns Using Meta-Analysis. *The American Naturalist* 175 (4): 481-493.

Basey, J. M., Jenkins, S. W., Busher, P. E. 1988. Optimal central place foraging by beavers: tree size selection in relation to defensive chemicals of quaking aspen. *Oecologia* 76: 278-282.

Basset, Y. 2001. Communities of insect herbivores foraging on saplings versus mature trees of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. *Oecologia* 129(2): 253-260.

Beattie, A. J., and Hughes, L. 2002. Ant-plant interactions. In: Herrera, C. M. and Pellmyr, O. (eds.) *Plant-animal interaction: an evolutionary approach*. Blackwell Sciences Ltd. Great Britain. Cp. 8. Pp. 211-235.

Beattie, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University press. Cambridge.

Bentley, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57: 815-820.

Bizzerrill, M. X. A., and Vieira, E. M. 2002. Azteca Ants as Antiherbivore Agents of *Tococa formicaria* (Melastomataceae) in Brazilian Cerrado. *Studies on Neot. Fauna and Envir.* 37: 145-149.

Blüthgen, N. V. M., Goitía, W., Jaffé, K., Morawetz, W., Barthott, W. 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125: 229-240.

- Blüthgen, N., Stork, N. E., Fiedler, K. 2004. Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* 106: 344-358.
- Boege, K. 2005. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *Amer. Journ. of Botany* 10: 1632-1640.
- Boege, K., and Marquis, R. J. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecol. and Evolut.* 20(8): 441-448.
- Bolton, B., Alpert, G., Ward, P. S., Naskrecki, P. 2006. *Boltons Catalogue of Ants of the World*. Harvard University Press, Cambridge. CD-ROM. 1758-2005.
- Boucher, D. H., James, S., and Keeler, K. H. 1982. The ecology of mutualism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 17-47.
- Bowers, M. D., and Stamp, N. E. 1993. Effects of plant age, genotype and herbivory on *Plantago* performance and chemistry. *Ecology* 76: 1778-1791.
- Bristow, C. M. 1984. Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York Ironweed. *J. Anim. Ecol.* 53: 715-726.
- Bronstein, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 9: 214-217.
- Bronstein, J. L. 1998. The contribution of ant plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30:150-161.
- Campos, R. I., Vasconcelos, H. L., Sérgio, P. R., Neves, F. S., and Soares, J. P. 2006. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography* 29: 442-450.
- Cardoso, E., Moreno, M. I. C., Bruna, E. M., Vasconcelos, H. L. 2009. Mudanças fitofisionômicas no Cerrado: 18 anos de sucessão ecológica na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia - MG. *Caminhos de Geografia* 10: 254-268.
- Costa, F. V., Neves, F. S., Silva, J. O., and Fagundes, M. 2011. Relationship between plant development, tannin concentration and insects associated with *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). *Arthropod-Plant Interactions* 5: 9-18.
- Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P., Dirzo, R., and Oyama, K. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry Forest: the importance of plant species richness, life forms, host plant age and plant density. *J. Trop. Ecol.* 92(4):707-716.
- Cushman, J. H., and Whitham, T. G. 1989. Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age-specific, and density-dependent effects. *Ecology* 70: 1040-1047.

- Cushman, J. H., and Addicott, J. E. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms. In: Huxley, C. R. & Cutler, D. E (Eds.). Ant-plant interactions. Oxford University Press, New York, pp. 92-103.
- Davidson, D. W., Foster, R. B., Snelling, R. R., Lozada, P. W. 1991. Variable composition of some tropical ant-plant symbioses. In: Rice, P. W., Lewinsohn, T. M., Fernandes, G. W., Benson, W. W. (Eds.). Plant-Animal Interactions. Wiley, New York, pp. 145-162.
- Davidson D. W., and McKey, D. 1993. The evolutionary ecology of ant-plant relationships. *Journal Hymenop. Res.* 2:13-83.
- De la Fuente, M. A. S., and Marquis, R. J. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforests tree. *Oecologia* 118: 192-202.
- Del-Claro, K., Guilherme-Ferreira, R., Almeida, E., Zardini, H., and Torezan-Silingardi, H. M. 2013. Ants Visiting the Post-Floral Secretions of Pericarpial Nectaries in *Palicourea rigida* (Rubiaceae) Provide Protection Against Leaf Herbivores But Not Against Seed Parasites. *Sociobiology* 60(3): 217-221.
- Del Val, E., Dirzo, R. 2003. Does ontogeny cause changes in the defensive strategies of the myrmecophyte *Cecropia peltata*? *Plant Ecology* 169: 35-41.
- Djiéto-lordon, C., Dejean, A., Gibernau, M., Hossaert-mckey, M., Mckey, D. 2004. Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte *Barteria nigriflora* (Passifloraceae). *Acta Oecologica* 26: 109–116.
- Dejean, A., Djiéto-Lordon, C., Céréghino, R., and Leponce, M. 2008. Ontogenetic succession and the ant mosaic: An empirical approach using pioneer trees. *Basic and App. Ecol.* 9(3): 316-323.
- Fiala, B., Maschwitz, U., and Tho, Y. P. 1991. The association between *Macaranga* and ants in South East Asia. In: Huxley, C., Cutler, D. F. (eds) Interactions between ants and plants. Oxford University Press, Oxford, pp 263-270.
- Fiala, B., Grunsky, H., Maschwitz, U., Linsenmair, K. E. 1994. Diversity of Ant-Plant Interactions: Protective Efficacy in *Macaranga* Species with Different Degrees of Ant Association 97(2): 186-192.
- Floren, A., Biun, A., and Linsemair, K. E. 2002. Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia* 131: 137-144.
- Fonseca, C. R., and Ganade, G. 1996. Compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology* 65(3): 339-347.

- Fonseca, C. R., Benson, W. W. 2003. Ontogenetic succession on Amazonian ant trees. *Oikos* 102: 407-412.
- Fonseca, C. R., Fleck, T., and Fernandes, G. W. 2006. Processes Driving Ontogenetic Succession of Galls in a Canopy Tree. *Biotropica* 38(4): 514-521.
- Fowler, S. V. 1984. Foliage value, apparency and defence investment in birch seedlings and trees. *Oecologia* 62: 387-392.
- Frederickson, M. E., and Gordon, D. M. 2007. The devil to pay: a cost of mutualism with *Myrmelachista schumanni* ants in 'devil's gardens' is increased herbivory on *Duroia hirsuta* trees. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 274:1117-1123.
- Freitas, L., Galetto, L., Bernardello, G., and Paoli, A. A. S. 2000. Ant exclusion and reproduction of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Flora* 195:398-402.
- Fritz, R. S., Hochwender, C. G., Lewkiewicz, D. A., Bothwell, S., Orians C. M. 2001. Seedling herbivory by slugs in a willow hybrid system: developmental changes in damage, chemical defense, and plant performance. *Oecologia* 129: 87-97.
- Gorlick, D. L., Atkins, P. D., and Losey, G. S. 1978. Cleaning stations as water holes, garbage dumps and sites for the evolution of reciprocal altruism. *American Naturalist*, 112(984), 341-353.
- Hagerman, A. E., and Butler, L. G. 1978. Protein precipitation method for quantitative determination of tannins, *J. Agr. Food Chem.* 26, 809-812.
- Herre, E. A., M. Knowlton, U. G. Mueller., and Rehner, S. A. 1999. The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends in Ecology and Systematics* 14:49-51.
- Hoeksema, J. D., and Bruna, E. M. 2000. Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. *Oecologia* 125: 321-330.
- Horvitz, C. C., and Schemske, D. W. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology*, 71: 1085-1097.
- Inouye, D. W., and Taylor, O. R. 1979. A temperate region plant-ant-seed predator system: consequences of extrafloral nectar secretion by *Helianthella quinquinervis*. *Ecology* 60: 1-7.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of Mutualism Between Ants and Acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- Janzen, D. H. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. *Science* 188: 936-937.

- Kaspari, M., and O'Donnell, S. 2003. High rates of army ant raids in the Neotropics and implications for ant colony and community structure. *Evol. Ecol. Res.* 5: 933-939.
- Kersch, M. F., and Fonseca, C. R. 2005. Abiotic Factors and the Conditional Outcome of an Ant-Plant Mutualism. *Ecology*, 86(8): 2117-2126.
- Koptur, S. 1985. Alternative defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. *Ecology* 66: 1639-1650.
- Laine, K. J., and Niemela, P. 1980. The influence of ants on the survival of mountain birches during an *Oporinia autumnata* (Lep. Geometridae) outbreak. *Oecologia* 47: 39-42.
- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 28: 23-39.
- Le Corff, J., and Marquis, R. J. 1999. Difference between understory and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two oak species in Missouri. *Ecological Entomology* 24: 46-58.
- Machado, S. R., Morellato, L. P. C., Sajo, M. G., and Oliveira, P. S. 2008. Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian cerrado. *Plant Biology* 10(5): 660-673.
- Mackay, D. A., Whalen, M. A. 1998. Associations between ants (Hymenoptera: Formicidae) and *Adriana Gaudich* (Euphorbiaceae) in East Gippsland. *Aust. J. Entomol.* 37: 335- 39.
- Mann, W. M. 1916. The ants of Brazil (The Stanford Expedition to Brazil, 1911, John C. Branner, Director). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 60: 399-490. In: Campos, R. I., Vasconcelos, H. L., S ervio, P. R., Neves, F. S., and Soares, J. P. 2006. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography* 29: 442-450.
- Messina, F. J. 1981. Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: interactions on goldenrod, *Solidago sp.* *Ecology* 62: 1433-1440.
- Medianero, E., Valderrama, A., and Barrios, H. 2003. Diversidad de insectos minadores de hojas y formadores de agallas en el dosel y sotobosque del bosque tropical. *Acta Zool Mex.* 89: 153-168.
- Mody, K., and Linsenmair, E. K. 2004. Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. *Ecological Entomology* 29: 217-225.
- Mole, S., and Waterman, P. G. 1987. Tannins as antifeedants to mammalian herbivores: still an open question? In: *Allelochemicals: Role in Agriculture and Forestry*, (Ed.): G.R. Waller. pp. 572-587. American Chemical Society, Washington, DC.

Moog, J., Feldhaar, H., and Maschwitz, U. 2002. On the caulinary domatia of the SE Asian ant-plant *Zanthoxylum myriacanthum* Wall. ex Hook. f. (Rutaceae), their influence on branch statics, and the protection against herbivory. *Sociobiology* 40(3): 547-574.

Mooney, K. A. 2007. Tritrophic effects of birds and ants on a canopy food web, tree growth, and phytochemistry. *Ecology* 88: 2005-2014.

Morin, P. J. 2011. *Community ecology*, 2nd Edition. Wiley-Blackwell, Oxford. 407 p.

Neves, F. S., Sperber, C. F., Campos, R. I., Soares, J. P. and Ribeiro, S. P. 2013. Contrasting effects of sampling scale on insect herbivores distribution in response to canopy structure. *Rev. Biol. Trop.* 61(1): 125-137.

Oliveira, P. S., da Silva, A. F., and Martins, A. B. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74: 228-230.

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

Oliveira, P. S., and Brandão, C. R. S. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. pp. 198-212. In: Huxley, C. R., and Cutler, D. F. (Editors). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press. Oxford, England, UK. 601 pp.

Palmer, T. M., and Brody, A. K. 2013. Enough is enough: the effects of symbiotic ant abundance on herbivory, growth, and reproduction in an African acacia. *Ecology*, 94: 683-691.

Pollock, J. L., Callaway, R. M., Thelen, G. C., and Holben, W. 2009. Catechin-metal interactions as a mechanism for conditional allelopathy by the invasive plant *Centaurea maculosa*. *Journal of Ecology* 97: 1234-1242.

Powell, S. 2009. How ecology shapes caste evolution: linking resource use, morphology, performance and fitness in a superorganism. *J. Evol. Biol.* 22(5): 1004-1013.

Prance, G. T., and Silva, M. F. 1973. Caryocaraceae. *Fl. Neotrop. Monogr.* 12: 1-75.

Pringle, E. G., Dirzo, R., and Gordon, D. M. 2011. Indirect benefits of symbiotic coccoids for an ant-defended myrmecophytic tree. *Ecology*, 91: 37-46.

R Development Core Team. 2014. R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, <http://www.r-project.org>. Accessed 15 August 2013.

Rasband, W. Image J documentation. Disponível em: <<http://rsb.info.nih.gov/ij/docs/index.html>> Acesso em 27 de jun 2013.

- Ribas, C. R., Schoereder, J. H., Pic, M. Soares, S. M. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* 28: 305-314.
- Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado: os biomas do Brasil. In: Cerrado: ambiente e flora. 1998. EMBRAPA, Platina, DF. 89-116.
- Ribeiro, S. P., Borges, P. A. V., Gaspar, C., Melo, C., Serrano, A. R. M., Amaral, J., Aguiar, C., Quartau, J. A., and André, G. 2005. Canopy insect herbivores in the Azorean Laurisilva forests: key host plant species in a highly generalist insect community. *Ecography* 28: 315-330.
- Rico-gray, V., and Thien, L. B. 1989. Effect of different ant species on the reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae) in Mexico. *Oecologia* 81: 487-489.
- Rico-gray, V., and Oliveira, P. 2007. The ecology and evolution of ant plant interactions. University of Chicago Press, Chicago.
- 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. *Coelomera ruficornis* on *Cecropia pachystachya*. *Oecologia* 91: 249-252.
- Rosumek, F. B., Silveira, F. A. O., Neves, F. S., Barbosa, N. P. U., Diniz, L., Oki, Y., Pezzini, F., Fernandes, G. W., and Cornelissen, T. 2009. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* 160:537-549.
- Ruhren, S. 2003. Seed predators are undeterred by nectar-feeding ants on *Chamaecrista nictitans* (Caesalpineaceae). *Plant Ecol* 166:189-198.
- Schoereder, J. H., Sobrinho, T. G., Madureira, M. S., Ribas, C. R., and Oliveira, P. 2010. The arboreal ant community visiting extrafloral nectaries in the Neotropical cerrado savanna. *Terr. Arthr. Rev.* 3: 3-27.
- Siemann, E., and Rogers, W. E. 2003. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology* 91: 923-931.
- SPSS. (2000) Systat version 10. SPSS Inc., San Francisco, California.
- Thompson, J. N. 1988. Variation in interspecific interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 65-87.
- Van Baalen, M., Jansen, V. A. A. 2001. Dangerous liaisons: the ecology of private interest and common good. *Oikos* 95, 211-224.
- Vasconcelos, H. L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl. a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia (Berl)* 87: 295-298.

Vasconcelos, H. L., and Davidson, D. W. 2000. Relationships between plant size and ant associates in two Amazonian ant-plants. *Biotropica* 32: 100-111.

Villamil, N., Márquez-Guzmán, J., and Boege, K. 2013. Understanding ontogenetic trajectories of indirect defence: ecological and anatomical constraints in the production of extrafloral nectaries. *Annals of botany* 112(1): 1-9.

Waltz, A. M., and Whitham, T. G. 1997. Plant development affects arthropod communities: Opposing impacts of species removal. *Ecology* 78 (7): 2133-2144.

Warton, D. I., and Hui, F. C. K. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* 92 (1): 3-10.

Yatt, R., Broyles, S. B., and Derda, G. S. 1992. Environmental influences on nectar production in milkweeds (*Asclepias syriaca* and *A. exaltata*). *Am. J. Bot.* 79: 636-642.

Young, T. P., and Augspurger, C. K. 1991. The ecology and evolution of long-lived semelparous plants. *Trends Ecol. Evol.* 6: 285-289.

Apêndice 1 – Número de árvores em que cada espécie de formiga foi encontrada nos diferentes estágios de desenvolvimento de *Caryocar brasiliense* na Reserva Ecológica do Panga, em Uberlândia – MG. Estágios de desenvolvimento: G = Plantas reprodutivas de grande porte; M = Plantas reprodutivas de médio porte; P = Plantas pré-reprodutivas.

Subfamília / Espécie ou morfoespécie	Estágio ontogenético			
	G	M	P	Total
DOLICHODERINAE				
<i>Azteca</i> sp.1	17	9	0	26
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	1	0	0	1
<i>Dolichoderus lutosus</i>	2	1	0	3
<i>Dorymyrmex</i> sp.1	0	2	3	5
<i>Tapinoma</i> sp.1	6	6	0	12
ECTATOMINAE				
<i>Ectatomma brunneum</i>	0	0	1	1
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	3	1	4	8
FORMICINAE				
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	6	3	1	10
<i>Brachymyrmex</i> sp.2	2	0	0	2
<i>Camponotus atriceps</i>	13	4	0	17
<i>Camponotus blandus</i>	13	16	9	38
<i>Camponotus cameranoi</i>	2	0	0	2
<i>Camponotus cingulatus</i>	1	0	3	4
<i>Camponotus crassus</i>	17	18	21	56
<i>Camponotus fastigatus</i>	1	1	5	7
<i>Camponotus lespesii</i>	1	0	0	1
<i>Camponotus leydigi</i>	0	0	3	3
<i>Camponotus melanoticus</i>	3	1	7	11
<i>Camponotus renggeri</i>	3	1	0	3
<i>Camponotus textor</i>	11	7	2	20
<i>Camponotus</i> (gr. <i>pseudocolobopsis</i>) sp.1	15	18	13	46
<i>Camponotus</i> (gr. <i>myrmaphaemis</i>) sp.1	0	2	0	2
<i>Camponotus</i> (gr. <i>myrmaphaemis</i>) sp.2	5	0	0	5
<i>Nylanderia</i> sp.1	0	2	1	3
MYRMICINAE				
<i>Cephalotes</i> (gr. <i>angustus</i>) sp1	1	0	0	1
<i>Cephalotes</i> (gr. <i>angustus</i>) sp2	1	0	0	1
<i>Cephalotes atratus</i>	1	0	0	1
<i>Cephalotes clipeatus</i>	1	0	0	1
<i>Cephalotes cordatus</i>	1	0	0	1
<i>Cephalotes grandinosus</i>	2	0	0	2

<i>Cephalotes minutus</i>	1	0	0	1
<i>Cephalotes pellans</i>	0	2	0	2
<i>Cephalotes pusillus</i>	19	18	18	55
<i>Cephalotes simillimus</i>	1	0	0	1
<i>Cephalotes specularis</i>	1	0	0	1
<i>Crematogaster</i> sp.1	2	0	1	3
<i>Gnamptogenys</i> sp.1	0	0	1	1
<i>Gnamptogenys</i> sp.2	0	0	1	1
<i>Nesomyrmex asper</i>	1	0	0	1
<i>Nesomyrmex</i> sp.1	1	4	2	7
<i>Nesomyrmex</i> sp.2	0	1	0	1
<i>Pheidole</i> sp.1	0	0	3	3
<i>Pheidole</i> sp.2	0	1	2	3
<i>Pheidole</i> sp.3	0	1	1	2
<i>Pheidole</i> sp.4	0	2	0	2
<i>Pheidole</i> sp.5	2	0	1	3
<i>Solenopsis</i> sp.1	6	2	0	8
<i>Solenopsis</i> sp.2	3	4	0	7
<i>Solenopsis</i> sp.3	0	1	0	1
<i>Solenopsis</i> sp.4	0	1	0	1
<i>Wasmannia</i> sp.1	3	0	0	3
<i>Wasmannia</i> sp.2	1	0	0	1
<i>Wasmannia</i> sp.3	0	1	0	1
PONERINAE				
<i>Neoponera villosa</i>	4	3	0	7
PSEUDOMYRMECINAE				
<i>Pseudomyrmex curacaensis</i>	4	4	0	8
<i>Pseudomyrmex elongatus</i>	6	3	1	10
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	12	9	7	28
<i>Pseudomyrmex simplex</i>	4	4	8	16
<i>Pseudomyrmex tenuissimus</i>	1	0	0	1
<i>Pseudomyrmex urbanus</i>	13	9	9	31
