

MARCELO SILVA MADUREIRA

PLANTAS COM NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS SÃO  
PROTEGIDAS POR FORMIGAS?

Tese apresentada à Universidade Federal  
de Viçosa, como parte das exigências do  
Programa de Pós-graduação em  
Entomologia, para obtenção do título de  
“Magister Scientiae”.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS-BRASIL  
2004

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e  
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

M183p  
2004  
Madureira, Marcelo Silva, 1978-  
Plantas com nectários extraflorais são protegidas por  
formigas? / Marcelo Silva Madureira. – Viçosa : UFV,  
2004.  
26f. : il. ; 29cm.

Orientador: José Henrique Schoereder.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de  
Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 22-26.

1. Formiga - Ecologia. 2. Formiga - Comportamento  
agressivo. 3. Mutualismo (Biologia). 4. Relação inseto-  
planta. 5. Nectários. I. Universidade Federal de Viçosa.  
II. Título.

CDD 20.ed. 595.796045

MARCELO SILVA MADUREIRA

PLANTAS COM NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS SÃO  
PROTEGIDAS POR FORMIGAS?

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Entomologia, para obtenção do título de “Magister Scientiae”.

APROVADA: 30 de julho de 2004

---

Carlos Frankl Sperber  
(Conselheiro)

---

Og Francisco Fonseca de Souza  
(Conselheiro)

---

Renata Maria Strozi Alves Meira

---

Flávia Maria da Silva Carmo

---

José Henrique Schoereder  
(Orientador)

## AGRADECIMENTOS

Ao José Henrique, pelos ensinamentos, pela amizade e pela orientação para a realização deste trabalho. Valeu mesmo Zhé!!!

À toda equipe do laboratório de Ecologia de Comunidades pela companhia por todo este tempo, pela amizade, pelas brincadeiras e pelas gargalhadas regadas com muita cerveja.

À minha família, Diva, André, Jamille e Camilla pelo apoio nesta fase oportuna de estudos.

À Mariana pelo carinho, companheirismo nos bons e maus momentos e por ser você.

Às amigas, Carla Ribas e Tathiana Sobrinho, e aos amigos Cristiano Andrade e Leandro Souto pela ajuda nas coletas de campo, críticas e sugestões ao texto, confecção de gráficos e acima de tudo pela amizade de vocês. Abração.

Ao Professor Carlos Sperber pelas críticas, idéias e incentivos.

Às Professoras Flávia M. da Silva Carmo e Renata M. Strozi Alves Meira por aceitarem o convite e participarem da banca examinadora.

Ao Professor Og DeSouza pela avaliação e pelas sugestões para este trabalho.

Ao Sr. José Mário pelas sugestões ao texto e para a hora "h".

Ao amigo Amílcar Saporetti, pela ajuda com o material vegetal.

À Dona Paula por me socorrer com as matrículas que eu sempre deixava para a última hora.

Ao amigo Frederico Neves pelas sugestões de leitura.

Ao Fabiano Gumier pelo help na BAN 666 e por todos os anos de amizade.

Ao amigo Fredson Chaves pelas idéias com a análise de sobrevivência.

Ao amigo Flávio Cardoso pela montagem do guarda-chuva entomológico.

Aos colegas e amigos da entomologia, Antônio, Ulysses, Janina, Walter, Carina, Iracenir, César, Bianca, Ana Vitta, Ana Paula, Fred, Tito, Eugênio, Carla Galbiati, Teresa, Maria Célia... pela companhia nas atividades acadêmicas e principalmente extra-acadêmicas nesta temporada.

Aos professores da Entomologia por contribuírem com a minha formação.

## **BIOGRAFIA**

Marcelo Silva Madureira, filho de Edvalda Laranjeira e Silva e Manoel Madureira da Silva, nasceu no dia 18 de agosto de 1978 em Bom Jesus da Lapa-BA.

Em setembro de 2002, concluiu a graduação em Ciências Biológicas e iniciou o curso de mestrado em Entomologia na Universidade Federal de Viçosa, submetendo-se à defesa de tese em 30 de julho de 2004.

## ÍNDICE

	Página
RESUMO.....	v
ABSTRACT.....	vi
INTRODUÇÃO.....	1
MATERIAIS E MÉTODOS.....	4
RESULTADOS.....	9
DICUSSÃO.....	14
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	22

## RESUMO

MADUREIRA, Marcelo Silva. MSc. Universidade Federal de Viçosa. Julho, 2004. **Plantas com nectários extraflorais são protegidas por formigas?** Orientador: José Henrique Schoereder. Conselheiros: Carlos Frankl Sperber e Og F. Fonseca de Souza.

Nectários extraflorais (NEFs) são glândulas de néctar não relacionadas com o processo de polinização da planta e são frequentemente visitados por várias espécies de formigas. Estudos mostram que formigas nectarívoras expulsam herbívoros e aumentam o sucesso reprodutivo de plantas que possuem NEFs. Este trabalho foi realizado com o objetivo de responder à pergunta: por que plantas com NEFs são protegidas por formigas? Para isto foram testadas as hipóteses de que (i) plantas com NEFs atraem mais formigas que plantas sem NEFs (ii) resultando em uma maior proporção de iscas atacadas e (iii) redução do número de insetos herbívoros nestas plantas. Os resultados mostram que plantas com NEFs atraíram mais formigas que plantas sem NEFs. Entretanto, um maior número de formigas não resultou em uma maior proporção de iscas atacadas e nem causou redução do número de herbívoros em plantas com nectários extraflorais. A identidade das espécies de formigas que visitam NEFs, densidade local de plantas e herbívoros e razão custo-benefício da relação formiga-planta são discutidas como explicações para os resultados encontrados.

## ABSTRACT

MADUREIRA, Marcelo Silva. MS. Universidade Federal de Viçosa. July, 2004. **Are extrafloral Nectary-Bearing Plants protected by ants?** Adviser: José Henrique Schoereder. Committee members: Carlos Frankl Sperber and Og F. Fonseca de Souza.

Extrafloral nectaries (EFN) are nectar glands not related with the process of plant pollination and are frequently visited by several ant species. Studies have demonstrated that nectarivorous ants drive herbivores away and increase reproductive success of EFN-bearing plants. The present study has been carried out to answer the following question: Why do EFN bearing plants are protected by ants? To answer this question the hypotheses that (i) EFN-bearing plants attract more ants than plants that do not have EFNs, (ii) this higher attraction of ants results in more baits attacked in EFN-bearing plants, and (iii) resulting in lower herbivore abundance in these plants. The results showed that EFN-bearing plants had more ants than plants without EFNs. However, this higher abundance of ants did not result in a higher proportion of baits attacked, nor caused a reduction of herbivores in EFN-bearing plants. The identity of ant species that visit EFNs, the local density of plants and herbivores and the cost-benefit ratio of the relationship ant-plant are discussed as possible explanations to the results found.

# PLANTAS COM NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS SÃO PROTEGIDAS POR FORMIGAS ?

MADUREIRA, M.S

## INTRODUÇÃO

Mutualismo é um tipo de interação ecológica que tal como a competição e a predação, é reconhecida como um processo estruturador de comunidades (Traveset, 1999). O estudo de interações mutualísticas é importante tanto em ecologia aplicada quanto em ecologia teórica, uma vez que contribui para o entendimento dos padrões de distribuição e abundância das espécies, um dos principais objetivos da ecologia. Em termos práticos, as informações obtidas podem ser úteis no controle de pragas e, por conseguinte, no aumento da produtividade, já que, por exemplo, várias espécies de insetos que interagem mutualisticamente com plantas atuam como polinizadores ou como inimigos naturais de herbívoros (Janssen et al., 1998; Rickson & Rickson, 1998). Além disso, o conhecimento dessas interações mostra-se fundamental em biologia da conservação, pois a ruptura de mutualismos pode resultar na perda de espécies em um determinado local (Traveset, 1999).

Nectários extraflorais (NEFs) são órgãos ou tecidos vegetais especializados em secretar substâncias compostas de açúcares, aminoácidos e proteínas, conhecidas como néctar extrafloral (Elias 1983), podendo ocorrer em estruturas vegetativas e reprodutivas das angiospermas, mas geralmente não são relacionados com o processo de polinização da planta

(Elias 1983). Segundo Oliveira & Pie (1998) a abundância de plantas com nectários extraflorais varia de 15 a 31% em áreas de cerrado e estas plantas são visitadas por várias espécies de formigas que se alimentam de néctar extrafloral. Davidson (1997) sugere que formigas que se alimentam de néctar extrafloral podem regular a comunidade de outros artrópodes. Dessa forma, a presença de NEFs mantém formigas por mais tempo e em maior número nas plantas que os possuem mantendo em baixas densidades as populações de suas presas e herbívoros.

Em vários estudos (Fonseca, 1994; Gaume et al., 1998; Sobrinho et al., 2002) esta relação entre formigas e plantas com nectários extraflorais foi considerada como mutualística e sustenta a chamada “hipótese protecionista” (Bentley 1977). De acordo com esta hipótese, as formigas que se alimentam nos NEFs podem expulsar ou preda insetos herbívoros que eventualmente se instalem na planta. O caso clássico de mutualismo formiga-planta é descrito para plantas do gênero *Acacia* (Leguminosae) e formigas do gênero *Pseudomyrmex* (Bentley, 1977). As formigas habitam os espinhos da planta, alimentam-se do néctar extrafloral produzido nos pecíolos e dos corpos protéicos de Beltian localizados nas extremidades das folhas. Por sua vez, as formigas impedem que outras plantas (trepadeiras, por exemplo) envolvam ou mesmo cresçam perto da planta hospedeira, diminuindo assim a competição por recursos. Além disso, as formigas expulsam os insetos herbívoros que eventualmente se instalam na planta.

Diversos autores (Agrawal, 1998; Koptur & Truong, 1998; Oliveira et al., 1999; Sobrinho et al., 2002) destacam a importância dos NEFs como atrativo para formigas e, portanto, fundamentais na proteção conferida às plantas por estes insetos. Embora uma relação positiva entre o número de formigas atraídas por plantas com NEFs e uma maior defesa para estas plantas seja intuitivamente evidente, poucos estudos demonstram empiricamente esta relação (Heil & McKey, 2003). Se plantas com nectários extraflorais atraem mais formigas, pode-se esperar então uma maior proteção por parte destas, pois quanto mais formigas maior a probabilidade de encontro e ataque aos insetos herbívoros. Formigas são consideradas um importante grupo de predadores de vários artrópodes (Hölldobler & Wilson, 1990 Floren et al., 2002) e em consequência disto, espera-se que em plantas com nectários extraflorais, a abundância de herbívoros diminua com o aumento da abundância de formigas.

Alguns autores (Oliveira et al., 1987; Smiley 1986, Ness 2003, dentre outros) estudaram a relação de uma espécie de planta possuidora de NEFs com formigas, gerando resultados específicos para essas plantas. Por outro lado, o estudo de interações entre formigas e nectários extraflorais em várias espécies de plantas é importante no sentido de permitir uma generalização dos resultados encontrados.

Este trabalho foi realizado com o objetivo de responder à pergunta: "Por que plantas com nectários extraflorais são visitadas por formigas?". Para isto foram testadas as seguintes hipóteses:

H<sub>1</sub>: Plantas com NEFs atraem maior número de formigas que plantas sem NEFs;

H<sub>2</sub>: Formigas visitantes de plantas com NEFs são mais agressivas que formigas de plantas sem NEFs.

H<sub>3</sub>: A presença de formigas em plantas com NEFs diminui o número de insetos herbívoros;

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

### **Área de estudo**

As coletas foram realizadas no Parque Nacional da Serra do Cipó, município de Santana do Riacho-MG (19° 30'S; 43° 44'W) de janeiro a fevereiro de 2004. A vegetação deste local é de cerrado e caracteriza-se pela alta radiação solar e solos com baixa capacidade de retenção de água (Goodland & Ferri, 1979). O clima da região é sazonal, apresentando uma estação seca de quatro meses (maio a agosto) e uma estação chuvosa de setembro a abril. Janeiro é frequentemente o mês mais chuvoso sendo agosto o mais seco. A precipitação anual é de 1450mm e a temperatura oscila entre 17 e 21°C (Fernandes et al., 1997).

A coleta de dados foi feita em uma área de formação vegetal aberta, caracterizada pela baixa densidade de arbustos e poucas plantas de porte arbóreo. Foram escolhidos arbitrariamente 21 arbustos com e 31 arbustos sem nectários extraflorais respectivamente. Plantas com afídeos

foram evitadas pois estes insetos sugam seiva da planta hospedeira e excretam líquido açucarado, do qual formigas se alimentam. Dessa forma os afídeos poderiam ser responsáveis pela presença de formigas nas plantas e não os nectários extraflorais.

Para verificar se as plantas amostradas possuíam nectários extraflorais as mesmas foram identificadas por um especialista ou separadas por morfoespécies. Na maioria das plantas os nectários eram bem visíveis como glândulas no pecíolo ou como glândulas translúcidas na lâmina foliar. Todas as plantas amostradas estavam em fase vegetativa e das plantas com nectários extraflorais as mais frequentes foram *Qualea grandiflora*, *Qualea parviflora* (com nectários no pecíolo), *Stryphnodendron adstringens* (Barbatimão, com nectários nas ráquis) e *Lafoensia paccari* (nectários na lâmina foliar).

### **Coleta das formigas, insetos herbívoros e variáveis ambientais.**

As formigas presentes nas plantas com e sem NEFs foram coletadas usando um funil de tecido com abertura superior de 60cm de diâmetro e a inferior de 10cm a qual possui um recipiente plástico com solução alcoólica (70%). As plantas foram agitadas dentro deste funil e as formigas e outros insetos das mesmas caíram no recipiente plástico.

As formigas foram triadas, montadas e identificadas até gênero com auxílio das chaves contidas em Bolton (1994) e, quando possível, até espécie com base na morfologia externa dos indivíduos, por comparação com exemplares da coleção de referência do Laboratório de Ecologia de

Comunidades da Universidade Federal de Viçosa. Além da presença ou ausência de nectários extraflorais outro fator que pode afetar o número de formigas nos arbustos estudados é o tamanho destes. Plantas maiores representam um maior espaço para forrageamento e podem conter mais recursos para formigas, por exemplo, pequenos artrópodes, pólen, hifas e microorganismos (Hunt, 2003). Então, para calcular o tamanho das plantas foram medidas a altura dos arbustos e largura (transversal e longitudinal) da copa destes. Estas medidas foram multiplicadas e usadas como estimativa do tamanho das plantas que foi uma das variáveis explicativas para o teste da primeira hipótese.

**H<sub>1</sub>: Plantas com NEFs atraem mais formigas que plantas sem NEFs.**

Para verificar se o número de formigas em plantas com NEFs é maior que em plantas sem NEFs foi feita uma análise de covariância na qual a variável resposta foi o número de formigas e as variáveis explicativas foram o tamanho do arbusto, a presença ou ausência de NEFs e a interação entre essas variáveis. O modelo completo foi ajustado usando erros Poisson (Crawley 2002) e a estrutura de erros foi analisada após as variáveis explicativas serem retiradas uma a uma. A análise foi feita usando o programa computacional R (Ihaka & Gentleman 1996).

**Hipótese 2 : Formigas em plantas com NEFs são mais agressivas que as formigas de plantas sem NEFs.**

Essa hipótese foi testada analisando a agressividade (porcentagem de iscas vivas atacadas) das formigas diante de formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*). Em alguns trabalhos (Freitas & Oliveira, 1996; Oliveira, 1997) cupins foram usados como iscas neste tipo de experimento. Neste estudo optou-se por formigas cortadeiras, pois estas naturalmente atacam folhas e portanto podem representar melhor os possíveis insetos herbívoros que atacam as plantas estudadas (Madureira & Sobrinho 2002). Além disso, formigas que se alimentam de néctar extrafloral protegem plantas hospedeiras contra o ataque de formigas cortadeiras (Farji Brener et al., 1992; Vasconcelos e Casimiro, 1997 Alvarez et al., 2001). Para observar a agressividade das formigas, foram selecionados quatro ramos de cada planta e uma isca foi colada em cada ramo. Em seguida, registrou-se o número de iscas atacadas, que podia variar de 0 a 4, e o tempo gasto para os ataques em cada isca por parte das formigas presentes nas plantas com e sem NEFs. O tempo máximo de observação por planta foi de 15 minutos e considerou-se como iscas atacadas as formigas cortadeiras que foram mordidas e/ou expulsas dos ramos das plantas.

Para testar se houve diferença na agressividade das formigas em plantas com e sem NEFs foi feita uma análise de sobrevivência com distribuição de Weibull (Crawley 2002). Nesta análise a variável resposta foi a porcentagem de iscas vivas, ou seja, aquelas que não foram atacadas e as variáveis explicativas foram o tempo gasto até o ataque e a presença ou

ausência de NEFs. A análise foi feita usando o software R (Ihaka & Gentleman 1996).

**Hipótese 3: A presença de formigas em plantas com NEFs diminui a quantidade de insetos herbívoros.**

Esta hipótese foi testada usando os insetos herbívoros que caíram no funil de tecido na coleta de formigas. O reconhecimento do hábito alimentar dos insetos foi feito com base na descrição das famílias e subfamílias contidas em Borror (1992). Para verificar se o número de insetos herbívoros em plantas com NEFs foi menor que a quantidade de insetos herbívoros em plantas sem NEFs foi feita uma análise de covariância na qual a variável resposta foi o número de insetos herbívoros e as variáveis explicativas foram o número de formigas, tamanho dos arbustos, presença ou ausência de NEFs e a interação entre elas. A variável tamanho dos arbustos foi incluída na análise pois plantas maiores provavelmente suportam maior número de herbívoros, posteriormente, o efeito dessa variável foi retirado a fim de se testar o efeito das outras variáveis que podem explicar a redução do número de herbívoros. O modelo completo foi ajustado usando erros Poisson (Crawley 2002) e a estrutura de erros foi analisada após as variáveis explicativas serem retiradas uma a uma. A análise foi feita usando o software R (Ihaka & Gentleman 1996).

## RESULTADOS

Foram coletadas 12 espécies de formigas sendo que oito foram comuns entre plantas com e sem NEFs, três foram exclusivas de plantas sem NEFs e uma foi exclusiva de plantas com nectários extraflorais. Das espécies que atacaram as iscas só *Pheidole* sp.3 não foi comum para os dois tipos de plantas (Figura 1). Os insetos herbívoros coletados foram comuns para os dois tipos de plantas e são listados na tabela 1.

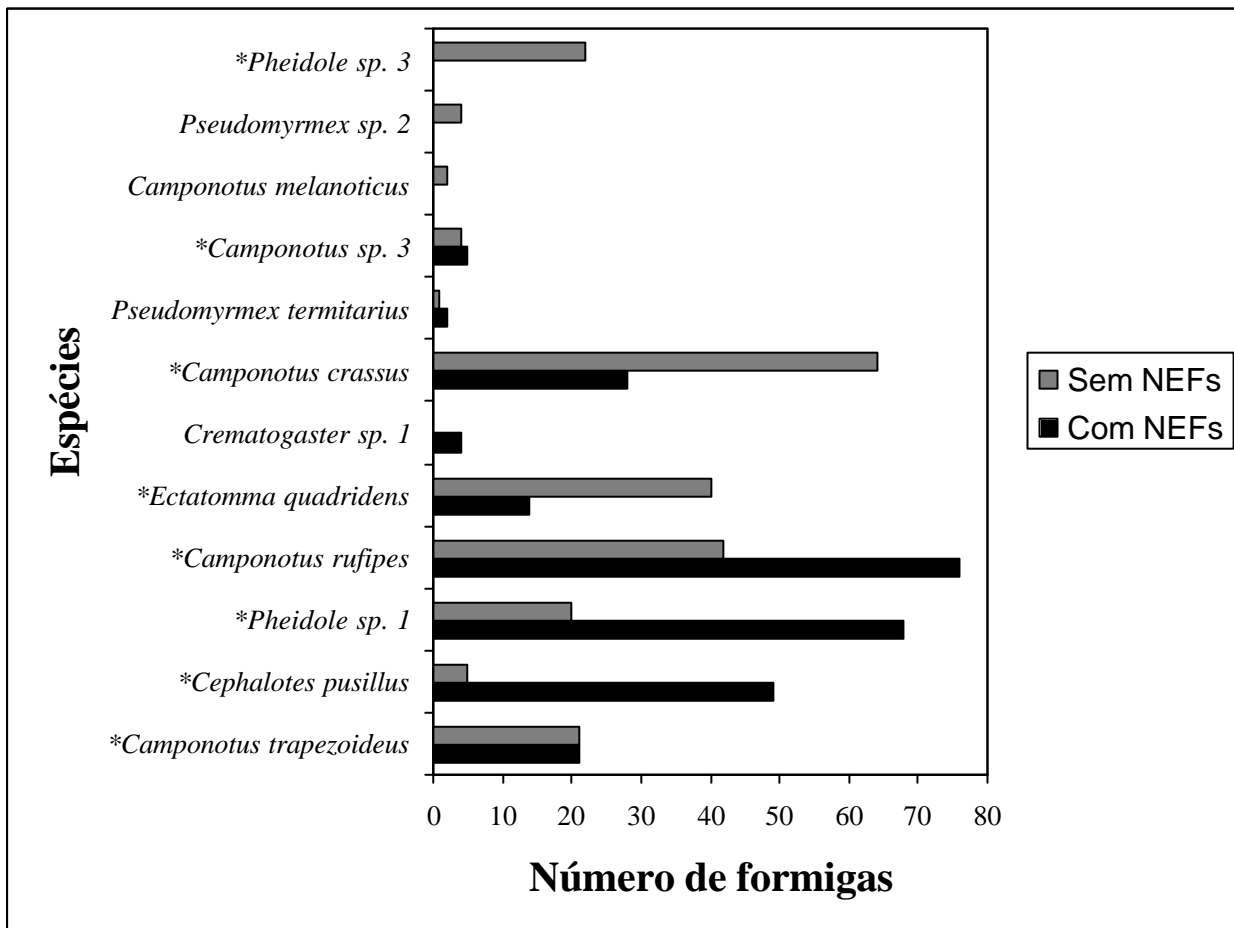


Fig.1: Número de formigas encontradas em plantas com e sem nectários extraflorais. As espécies marcadas com asterisco (\*) atacaram as iscas vivas.

<b>Ordem</b>	<b>Família</b>
Coleoptera	Chrysomelidae      Curculionidae      Elateridae Scarabaeidae      (Melolonthinae      Rutelinae) Tenebrionidae
Hemiptera	Coreidae, Miridae, Scutelleridae, Tingidae.
Homoptera	Cicadellidae, Membracidae
Lepidoptera	Larvas não identificadas

Tabela1. Ordens, famílias e subfamílias de Scarabaeidae de insetos herbívoros encontrados em plantas com e sem nectários extraflorais.

### **H<sub>1</sub>: Nectários extraflorais e quantidade de formigas**

Após a análise de resíduos verificou-se que os dados referentes a esta hipótese ficaram mais bem ajustados à distribuição binomial negativa. O número de formigas em plantas com nectários extraflorais foi significativamente maior que em plantas sem nectários extraflorais ( $\chi^2=50.785$ ,  $p=0.006$ ,  $gl=49$ . Fig. 2). A quantidade de formigas não variou significativamente com o tamanho da planta ( $\chi^2 =58.458$ ,  $p=0.281$ ,  $gl=50$ ) nem com a interação entre tamanho da planta e presença ou ausência de NEFs ( $\chi^2 =50.568$ ,  $p=0.642$ ,  $gl=48$ ).

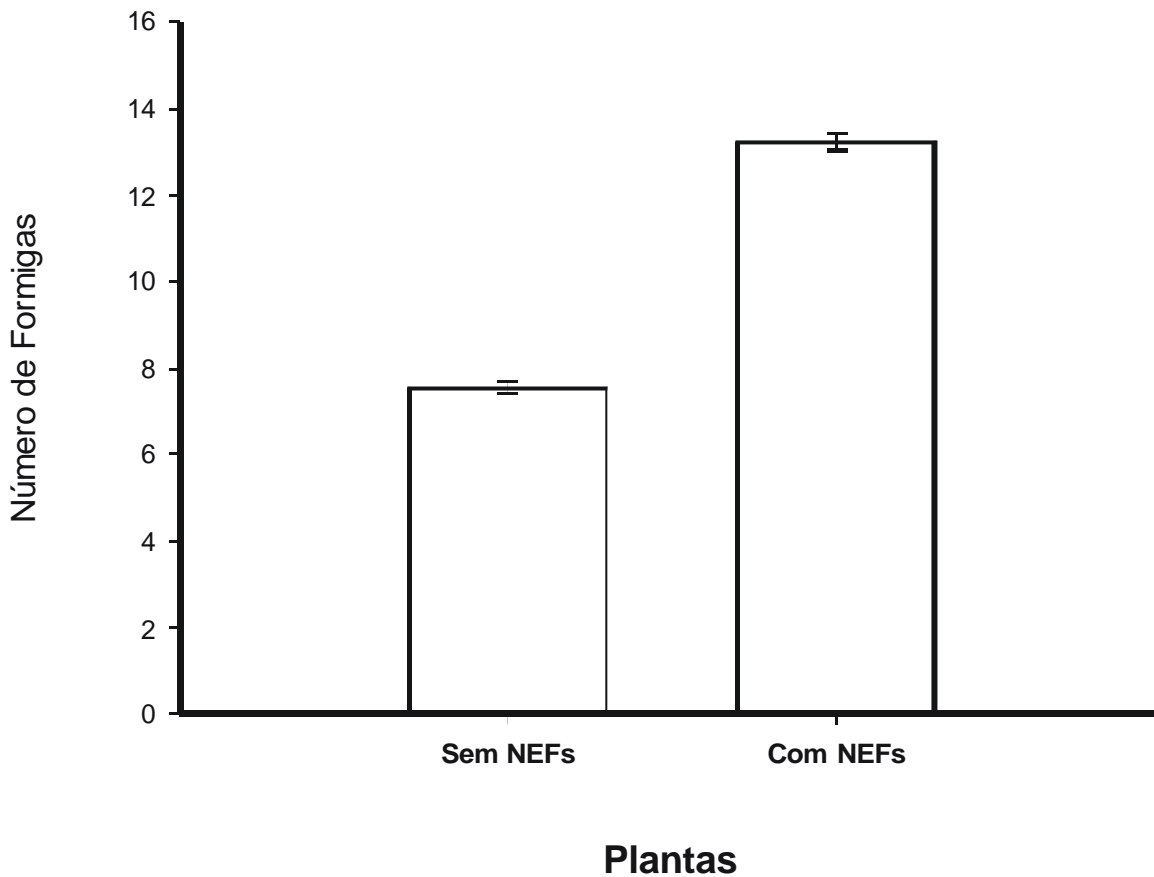
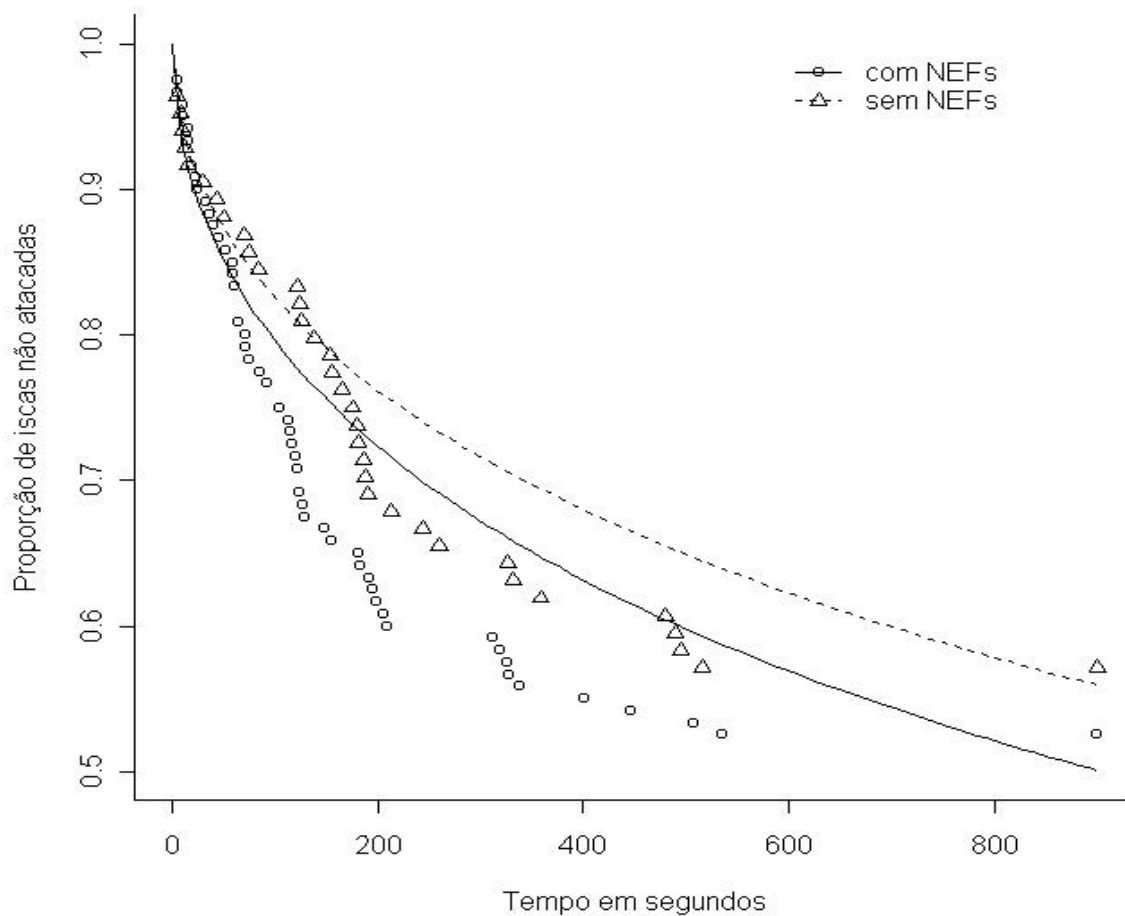


Figura 2- Número de formigas presentes em plantas com e sem NEFs. Plantas com nectários extraflorais atraíram mais formigas ( $\chi^2=50.785$ ,  $p=0.006$ ,  $gl=49$ ).

### **H<sub>2</sub>: Agressividade das formigas**

A agressividade das formigas em plantas com nectários extraflorais não foi significativamente diferente da agressividade das formigas em plantas sem NEFs ( $\chi^2 = 0.68$ ,  $p=0.410$ ,  $gl=1$ . Fig. 3). Isto significa que a porcentagem de iscas atacadas e o tempo gasto para o ataque são estatisticamente iguais para os dois tipos de tratamentos.



**Figura 3** – Proporção de iscas não atacadas em relação ao tempo gasto para o ataque. Curvas geradas pelo modelo de Weibull  $e^{-\mu^{-\alpha} t^\alpha}$ ;  $t$ = tempo para o ataque em segundos,  $\mu$ = tempo médio para o ataque em segundos,  $\alpha$ = parâmetro de forma ( $\alpha= 0,505$ ). Não houve diferença significativa na proporção de iscas atacadas entre plantas com e sem NEFs ( $\chi^2 =0,68$ ,  $p=0,410$ ,  $gl=1$ ).

### H<sub>3</sub>: Presença de formigas e número de insetos herbívoros

Após as análises de resíduos verificou-se que os dados referentes a esta hipótese ficaram mais bem ajustados à distribuição

binomial negativa. O número de herbívoros em plantas com nectários extraflorais não foi significativamente diferente do número de herbívoros em plantas sem NEFs ( $\chi^2 = 74.770$ ,  $p=0.164$ ,  $gl=48$ ). A abundância de insetos herbívoros nas plantas foi independente do número de formigas ( $\chi^2 = 76.718$ ,  $p=0.862$ ,  $gl=50$ ), do tamanho dos arbustos ( $\chi^2 = 76.706$ ,  $p=0.913$ ,  $gl=49$ ) e da interação entre as variáveis ( $\chi^2 = 54.597$ ,  $p=0.675$ ,  $gl=44$ ; Figura 4).

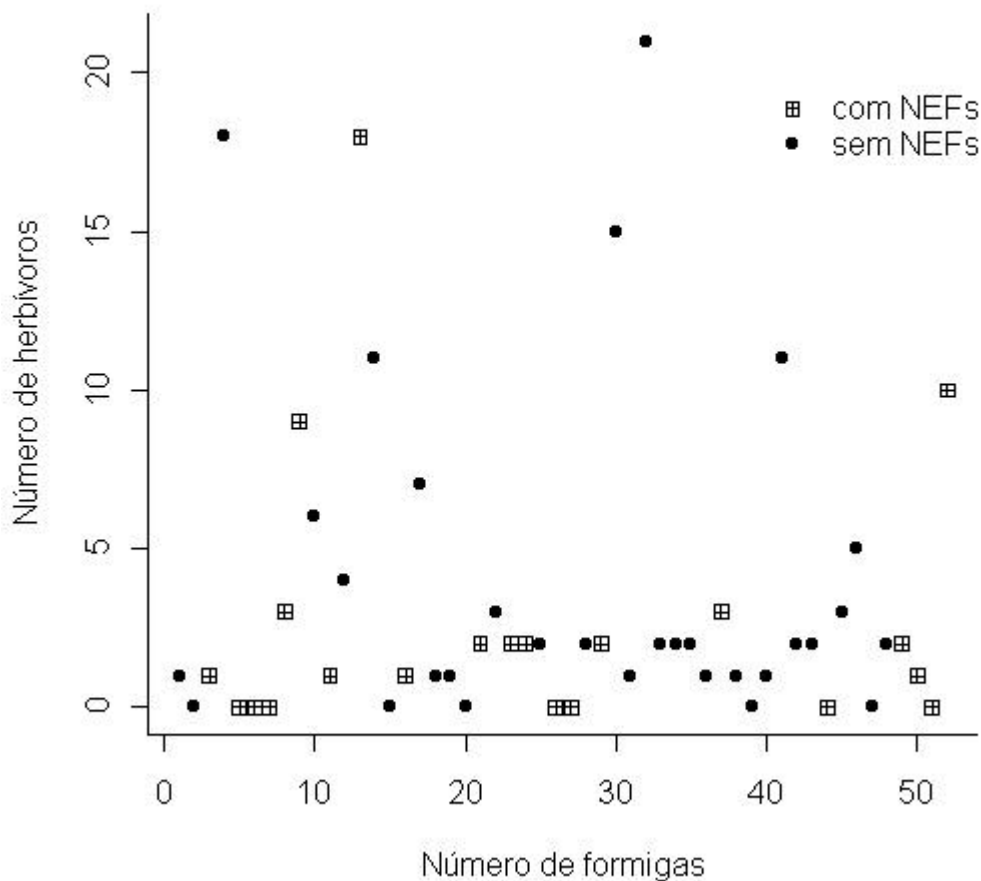


Figura 4 Número de insetos herbívoros em plantas com e sem NEFs em relação ao número de formigas. Um aumento do número de formigas não influenciou o número de insetos herbívoros ( $\chi^2=31.90$ ,  $p=0.593$ ,  $gl=48$ ).

## **DISCUSSÃO**

Os resultados mostram que o tamanho das plantas não influenciou a abundância de formigas e que somente a presença ou ausência de nectários extraflorais explica a quantidade destas nas plantas. Isto evidencia o papel ecológico dessas glândulas em cerrado como recurso alimentar para formigas, uma vez que estas são o grupo mais abundante em plantas com NEFs (Oliveira & Brandão, 1991). No entanto, ao contrário do esperado, uma maior abundância de formigas em plantas com nectários extraflorais não resultou em uma maior proporção de iscas atacadas e não causou uma diminuição do número de insetos herbívoros. Estes resultados discordam da hipótese proposta por Davidson (1997) de que formigas podem regular a abundância de herbívoros em plantas com NEFs.

Por outro lado, as curvas de sobrevivência para os dois tipos de plantas apresentam concavidade voltada para cima (Fig.3), isto significa que a percepção e ataque contra as iscas é rápida (maioria das iscas atacadas no início da cronometragem) e igual para formigas em plantas com e sem nectários extraflorais. Dessa forma pode-se dizer que as formigas em plantas sem NEFs apresentaram maior agressividade, uma vez que estando em menor quantidade atacaram a mesma proporção de iscas em comparação com formigas em plantas com NEFs. Estes resultados indicam que possuir

NEFs não implica em benefícios para plantas já que não houve diferença de agressividade das formigas em plantas com e sem NEFs.

### **Por que formigas não reduziram o número de herbívoros em plantas com nectários extraflorais?**

Apple & Feener (2001) sugerem que a abundância ou uma presença constante de formigas em plantas com nectários extraflorais não são os únicos fatores que determinam a qualidade da proteção por formigas. A identidade das espécies que visitam nectários extraflorais também pode ser importante, pois formigas de diferentes espécies apresentam estratégias diferentes de forrageamento e, conseqüentemente, diferenças na agressividade diante das iscas. Neste sentido, a razão de não haver diferença na proporção de iscas atacadas e ausência de redução do número de herbívoros por formigas entre os dois tipos de plantas, pode estar ligada ao fato de que praticamente as mesmas espécies atacaram as iscas em plantas com e sem NEFs ( Figura 1).

De acordo com Morais et al. (1999), a abundância de lagartas (Lepidoptera) em áreas de cerrado é menor em estações chuvosas. Neste sentido, se a abundância de lagartas e outros insetos herbívoros é baixa, já que as coletas foram feitas em estação de chuva, formigas visitantes podem

não beneficiar plantas com nectários extraflorais nestas épocas. Este processo pode justificar a semelhança do número de herbívoros entre plantas com e sem NEFs. Desta forma, a abundância de herbívoros nas plantas aqui estudadas foi tão baixa que pode ter diminuído o número de interações formigas-herbívoros, refletindo na ausência de efeito negativo das formigas no número de insetos herbívoros nas plantas com nectários extraflorais.

Baseado no fluxograma da figura 5, alguns processos podem explicar os resultados encontrados, tais como: variações na qualidade do néctar, densidade de plantas e natureza da interação formiga-planta.

Apesar de plantas com NEFs terem atraído mais formigas (em média 13) em relação a plantas sem NEFs (em média 7), esta quantidade pode ainda não ser suficiente a ponto de conferir uma maior agressividade diante das iscas e levar a um menor número de insetos herbívoros em plantas com nectários extraflorais. Ness (2003) observou que a quantidade de formigas em *Catalpa bignonioides*, uma planta com NEFs, aumenta após danos foliares causados por *Ceratomia catalpae* (Lepidoptera: Sphingidae). A principal razão atribuída a este fenômeno foi um possível aumento no poder de atração do néctar em função de uma maior concentração de açúcar após a herbivoria. As plantas com NEFs aqui estudadas não apresentavam qualquer tipo de injúria foliar (observação pessoal), portanto estas plantas poderiam estar secretando um néctar de menor qualidade para formigas.

Ainda considerando que o número de formigas em plantas com NEFs não foi suficiente para causar diferença na proporção de iscas atacadas e na quantidade de herbívoros, uma outra explicação seria a baixa densidade de plantas do local estudado. Apple & Feener (2001) verificaram que a remoção das plantas vizinhas causou uma redução do número de formigas em plantas com nectários extraflorais. Isto mostra que a vegetação adjacente facilita o acesso de formigas a plantas com NEFs.

Em mirmecófitas as formigas habitam, patrulham todas as suas partes e se alimentam exclusivamente na planta. Ao contrário, as plantas deste estudo não possuem nenhuma estrutura que sirva de local de nidificação para formigas (domácias, espinhos, hastes ocas, etc.) e em plantas desse tipo as formigas freqüentemente concentram-se em partes onde há produção de néctar extrafloral (Giusto et al., 2001). Devido a isto, é provável que haja uma baixa probabilidade de encontro entre formigas e herbívoros nestas plantas explicando então a ausência de redução do número de herbívoros por parte das formigas.

Interações mutualísticas são associações dinâmicas que variam dependendo da relação custo-benefício para cada parte envolvida (Mondor & Addicott; 2003). A plasticidade fenotípica de plantas em interações mutualísticas permite a estas produzirem uma "recompensa" para o parceiro quando os benefícios de sua presença superam os custos desta produção (Doebeli & Knowton, 1998; Roberts & Sheratt, 1998). Uma vez que a produção de néctar de boa qualidade tem um custo fisiológico muito alto

(Pleasants & Chaplin, 1983; Southwick, 1984; Harder & Barret, 1992), plantas podem diminuir seus custos produzindo néctar extrafloral mais atrativo somente quando a herbivoria é alta. Assim, admitindo-se a baixa herbivoria no local estudado, é possível que as plantas não estejam produzindo néctar extrafloral de boa qualidade, resultando na baixa agressividade das formigas e na ausência de efeito negativo destas na quantidade de herbívoros. Neste sentido, os resultados observados neste estudo seriam características naturais e inerentes a este tipo de interação.

### **Interação entre formigas e plantas com NEFs: Existe um mutualismo ?**

A principal hipótese que explica a evolução e manutenção do mutualismo entre formigas e plantas com nectários extraflorais é baseada em coevolução difusa (Fox 1981). Neste sentido, nectários extraflorais podem ter surgido como resultado de uma fissão da epiderme foliar de algumas espécies de plantas, causando um efluxo do conteúdo do floema que foi consumido por formigas. Plantas que tinham essa característica e visitadas por formigas podem ter recebido proteção contra herbívoros, aumentando assim suas chances de sobrevivência e reprodução (Koptur 1984). No entanto, a relação mutualística até aqui considerada pode não existir no local amostrado. Desta forma, as plantas aqui estudadas não estariam sujeitas a uma pressão seletiva (herbivoria) e assim, possuir nectários extraflorais não aumentaria o valor adaptativo das mesmas. De fato, muitas espécies de plantas com NEFs não dependem da proteção de formigas para sobrevivência ou reprodução (Tempel, 1983) e vários estudos têm demonstrado ausência de benefícios para plantas com nectários

extraflorais visitadas por formigas (Heads & Lawton, 1985; Mackay & Whalen, 1998; Rashbrok et al., 1992; Freitas et al., 2000). Outro fator que pode indicar a inexistência de mutualismo é que formigas coletadas no presente estudo são generalistas e não usam essas plantas como única fonte de alimento. Assim, pode-se dizer que este tipo de interação entre plantas com NEFs e formigas não é tão intensa a ponto de conferir vantagens para os parceiros em potencial.

De acordo com a hipótese exploracionista (Bentley 1977) pode-se dizer que as interações aqui observadas seriam um tipo de comensalismo no qual plantas com NEFs seriam um local de forrageamento das formigas que eventualmente se alimentam de outros artrópodes nestas plantas. Neste sentido, uma possível explicação para a manutenção de nectários extraflorais nas plantas observadas é que a função destas glândulas seria eliminar o excesso de açúcares acumulados em órgãos em desenvolvimento, tais como folhas jovens (Milburn 1975). No entanto, Baker et al. (1978) estudando NEFs de *Ricinus communis* não encontraram resultados que corroboram esta hipótese e poucos estudos são feitos abordando esta idéia (Sullender 1998).

## **CONCLUSÕES**

Este estudo mostra que a produção de néctar extrafloral, independente da espécie da planta, é responsável por uma maior atração de

formigas. No entanto uma conseqüente redução do número de herbívoros por parte destas pode ser mais evidente em condições de maior pressão de herbivoria. Estudos em períodos mais longos podem elucidar esta questão e demonstrar de uma forma mais geral quais são os processos responsáveis pela proteção de plantas com NEFs por formigas.

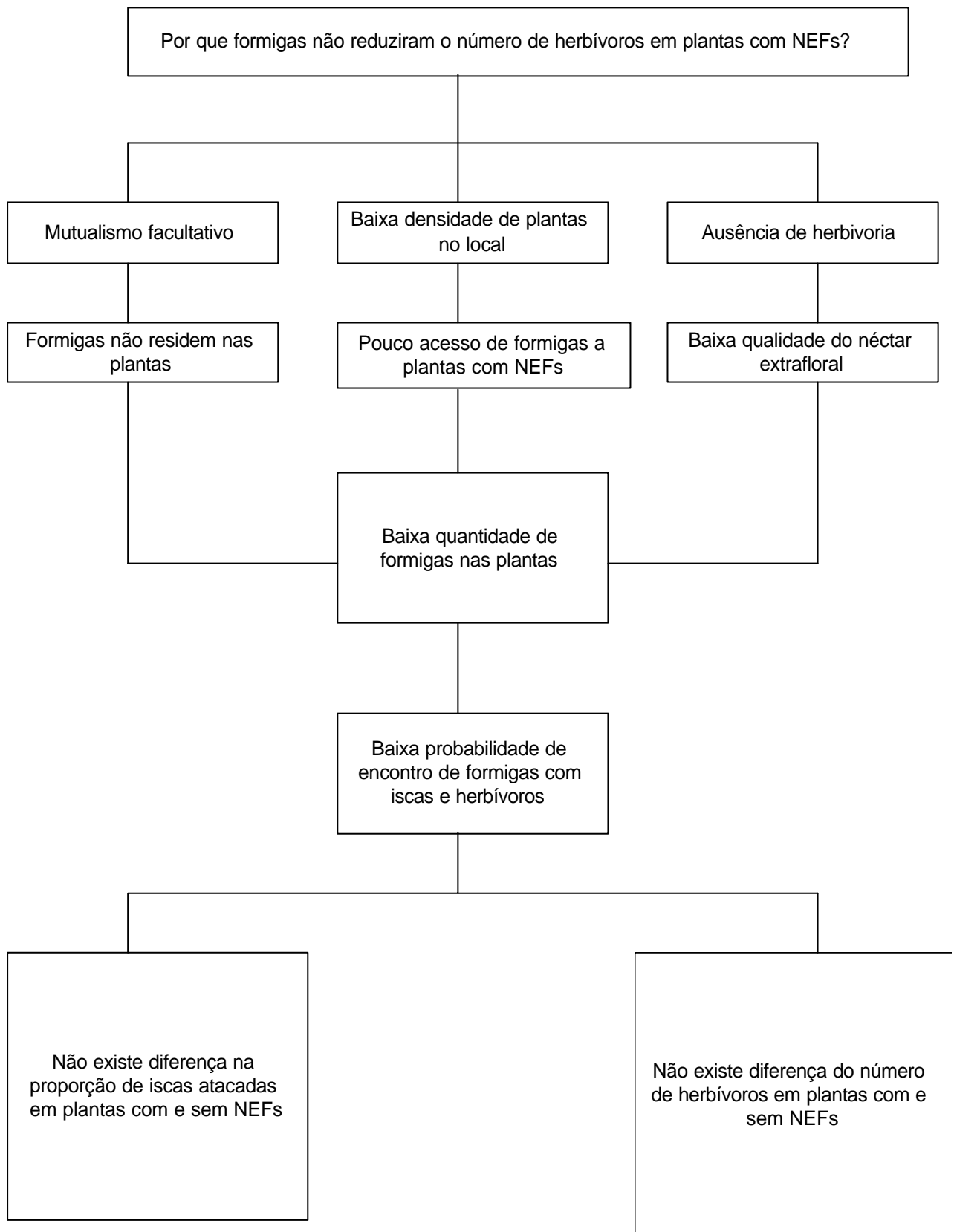


Figura 5- Fluxograma de processos que podem explicar porque formigas não protegem plantas com nectários extraflorais.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRAWAL, A. A. 1998. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a neotropical ant plant. *Ecology* 79(6):2100-2112

ALVAREZ, G., ARMBRECHT, I., JIMÉNEZ, E., ARMBRECHT, H., ULLOA-CHACÓN, P. 2001. Ant -plant association in two *Tococa* species from a primary rain forest of Colombian Chaco (Hymenoptera: Formicidae) *Sociobiology* 38:585-602.

APPLE, J.L., FEENER, D.H. 2001. Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectaries attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia* 127: 409-416.

BAKER, D.A., HALL, J.L., THORPE, J.L. 1978. A study of the extrafloral nectaries of *Ricinus communis*. *New Phytol.* 81: 129-157.

BENTLEY, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 407-428.

BOLTON, B. 1994. Identification guide to the ant genera of the world. London, Harvard University Press, 222 p.

BORROR, D.J., TRIPLEHORN, C.A., JOHNSON, N.F. 1992. An introduction to the study of insects. Saunders College Publishing. 875p.

CRAWLEY, M.J. 2002. Statistical computing: an introduction to data analysis using S-plus. John Wiley & Sons, Chichester.

DAVIDSON, D.W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biol. J. Linn. Soc.* 61: 153-181.

DOEBELI, M. & KNOWTON, N. 1998. The evolution of interespecific mutualisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95, 8676-8680.

ELIAS, T.S. 1983. Extrafloral nectaries: Their structure and ditribution. In: *The biology of nectaries*. Bentley, B. & Elias, T.S. Columbia University Press. New York. 259 pp.

FARJI BRENER, A.G., FOLGARAIT P., PROTOMASTRO J. 1992. Asociación entre el arbusto *Capparis retusa* (Capparacidae) y las hormigas *Camponotus blandus* y *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Biol. Trop.* 40: 341-344.

FERNANDES, G.W., ARAÚJO, L.M., CARNEIRO, M.A.A., CORNELISSEN, T.G., BARCELOS-GRECO, M.C., LARA, A.C.F.

RIBEIRO, S.P. 1997. Padrões de riqueza de insetos em gradientes altitudinais na Serra do Cipó, Minas Gerais. Contribuição ao conhecimento ecológico do cerrado: trabalhos selecionados do 3º Congresso de Ecologia do Brasil. (ed. By L.L. Leite and C.H. Saito) pp.191-195, Universidade de Brasília, Brasília.

FLOREN, A., BIUN, A., LINSENMAIR, KE. 2002. Arboreal ants as a key predators in tropical lowland rain forest trees. *Oecologia* 131: 137-144.

FONSECA, CR. 1994. Herbivory and longlived leaves of an Amazonian ant-tree. *J. Ecol.* 82: 833-842.

FOX, L.R. 1981. Defenses and dynamics in plant-herbivore systems. *Am. Zool.* 21: 853-864.

FREITAS, A.V.L. & P.S. OLIVEIRA.1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *J. Anim. Ecology* 65: 205-210.

FREITAS, L., GALETTO, L., BERNADELLO, G., PAOLI, A.A.S. 2000. Ant exclusion and reproduction of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Flora* 195: 398-402.

GAUME, L., McKEY, D., TERRIN, S. 1998. Ant-plant-homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 265: 596-75.

GIUSTO, B.D., ANSTETT,M.C., DOURIAS, E., McKEY, D.B. 2001.Variation in the effectiveness of biotic defense: The case of an opportunistic ant-plant protection mutualism. *Oecologia* 129: 367-375.

GOODLAND,R., & FERRI, M.G. 1979. *Ecologia do Cerrado*. Itatiaia, Belo Horizonte.

HARDER, LD. & BARRET, SCH. 1992. The energy cost of bee pollination for *Pontederia cordata*. *Funct. Ecol.* 6: 226-233.

HEADS, P.A. & LAWTON, JH. 1985. Bracken, ants, and extrafloral nectaries.III. How insects herbivores avoid ant predation. *Ecol. Entomol.* 10, 29-42.

HEIL, M & McKEY, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 425-453.

HÖLLDOBLER, B & WILSON, E.O. 1990. *The ants*. Berlin/Heildeberg/ New York: Springer 732 pp.

HUNT, JH. 2003. Cryptic herbivores of the rain forest canopy. *Science* 300: 916-917.

IHAKA, R. & GENTLEMAN, R. 1996. R: a language for data analyses and graphics. *Journal of Computational and Graphics Statistics* 5: 229-314.

JANSSEN, A.,A. PALLINI, M.VENZON, & M.W. SABELIS.1998. Behaviour and indirect interactions in food webs of plant-inhabiting arthropods. *Experim. Appl. Acarol.* 22: 497-521.

KOPTUR, S.1984. Experimental evidences for defense of *Inga* (Mimosoideae) saplings by ants. *Ecology* 65: 1787-1793.

KOPTUR, S., TRUONG, N. 1998. Facultative ant-plant interactions: Nectar sugar preferences of introduced pest ant species in South Florida. *Biotropica* 30:179-189.

MACKAY, D.A., & WHALEN, M.A. 1998. Associations between ants (Hymenoptera: Formicidae) and *Adriana* Gaudich. (Euphorbiaceae) in East Gippsland. *Aust. J. Entomol.* 37: 335-339.

MADUREIRA, M.S & SOBRINHO, T.G. 2002. Evidência de mutualismo entre *Qualea cordata* (Vochysiaceae) e *Cephalotes* sp. (Formicidae). *Revista Academia Insecta* ([www.insecta.ufv.br](http://www.insecta.ufv.br)) Vol 2 (2). Dez-2002.

MILBURN, J.A.1975. Pressure flow. *Encyclopedia of Plant Physiology*. N.S. Vol. 1. (eds. M.H. Zimmerman and J.A. Milburn). Springer-Verlag, Berlin, Heildeberg, New York.

MONDOR, E.B. & ADDICOTT, J.F. 2003. Conspicuous extra-floral nectaries are inducible in *Vicia faba*. *Ecol. Let.* 6: 495-497.

MORAIS, H.C., DINIZ, I.R., SILVA, D.M.S.1999. Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Rev. Biol. Trop.* 47(4): 1025-1033.

NESS, J.H. 2003. *Catalpa bignonioides* alters extrafloral nectar production after herbivory and attracts ant bodyguards. *Oecologia*, 134: 210-218.

OLIVEIRA, P.S., A.F. DA SILVA & A.B MARTINS.1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74: 228-230.

OLIVEIRA, P.S.1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Cariocar brasiliense* (Cariocaceae). *Funct. Ecol.* 11: 323-330.

OLIVEIRA, P.S & BRANDÃO, C.R.F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in Brazilian cerrados, p.198-212. In: D.F. Cutler & C.R. Huxley (eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford, Oxford University press, 601 p.

OLIVEIRA, P.S & PIE, M.R. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *An. Soc. Entomol. Brasil.* 27(2): 161-176.

OLIVEIRA, P.S., RICO-GRAY, V., DIAZ-CASTELAZO, C., CASTILLO-GUEVARA, C. 1999. Interactions between ants, extrafloral nectaries and insects herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivores deterrence by visiting ant increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Funct. Ecol.* 13: 623-631.

PLEASANTS, J.M & CHAPLIN, S.J. 1983. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia*, 59: 232-238.

RASHBROOK, V.K., S.G. COMPTON & J.H. LAWTON. 1992. Ant-herbivory interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology* 73: 2167-2174.

RICKSON, F.R & RICKSON M.M. 1998. The cashew nut, *Anacardium occidentale* (Anacardiaceae), and its perennial association with ants: extrafloral nectary location and the potential for ant defense. *Am. Jour. Bot.* 85: 835-849.

ROBERTS, G. & SHERRATT, T. 1998. Development of cooperative relationships through increasing investment. *Nature* 394, 175-179.

SMILEY, J.T. 1986. Ant constancy at *Passiflora* extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. *Ecology* 67: 516-521.

SOBRINHO, T.G., J.H. SCHOEREDER, L.L. RODRIGUES & R.G. COLLEVATTI. 2002. Ant visitation (Hymenoptera: Formicidae) to extrafloral nectaries increases seed set and seed viability in the tropical weed *Triumfetta semitriloba*. *Sociobiology* 39: 353-368.

SOUTHWICK, E.E. 1984. Photosynthate allocation to floral nectar a neglected energy investment. *Ecology*, 65, 1775-1779.

SULLENDER, D.W. 1998. A natural history of extrafloral nectar-collecting ants in the Sonoran desert. Rice University in: [www.ruf.rice.edu/~bws/efns.html](http://www.ruf.rice.edu/~bws/efns.html)

TEMPEL, A.S. 1983. Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) and nectar feeding ants: a nonmutualistic interaction. *Ecology* 64: 1411-1422.

TRAVESET, A.1999. La importancia de los mutualismos para la conservación de la biodiversidad en ecosistemas insulares. *Rev Chil. Hist. Nat.* 72: 527-538.

VASCONCELOS, H.L. & CASIMIRO, A.B.1997. Influence of *Azteca alfari* ants on the exploitation of *Cecropia* trees by a leaf-cutting ant. *Biotropica* 32: 100-111.