



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Departamento de Biologia
Programa de Pós –Graduação em Entomologia

História Natural e Ecologia da Interação entre
***Chamaecrista debilis* (Vogel) Irwin Barneby**
(Caesalpiniaceae), as formigas visitantes de seus
nectários extraflorais e seus herbívoros no cerrado.

ELYNTON ALVES DO NASCIMENTO

Dissertação de Mestrado
apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto – USP, como parte
das exigências para obtenção do
título de MESTRE EM CIÊNCIAS –
Área: ENTOMOLOGIA.

2006
RIBEIRÃO PRETO / SP

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Departamento de Biologia
Programa de Pós-Graduação em Entomologia

**História natural e ecologia da interação entre
Chamaecrista debilis (Vogel) Irwin & Barneby
(Caesalpiaceae), herbívoros e formigas visitantes de
nectários extraflorais no cerrado.**

ELYNTON ALVES DO NASCIMENTO

Orientador: Prof. Dr. Kleber Del Claro

Dissertação de Mestrado apresentada à
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto – USP, como parte das
exigências para obtenção do título de
Mestre em Ciências. Área: ENTOMOLOGIA.

RIBEIRÃO PRETO

2006

Dedico aos meus pais, Alceu e Terezinha, figuras essenciais em minha vida, à Giovanna, pelo amor e companheirismo, à minha família, aos amigos e aos professores.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, pela vida, pela minha família maravilhosa e pelos amigos inesquecíveis.

Aos meus pais, Alceu e Terezinha, pela educação a mim conferida, que auxiliou a moldar meu caráter, sempre prezando pelo respeito ao próximo, porém sempre de cabeça erguida, fatores que me permitiram chegar até aqui. Agradeço ainda pela confiança, por todo tipo de apoio dado, e por cada sacrifício por eles realizados para dar a melhor criação possível para mim e minha irmã.

À Giovanna, pelo amor, carinho, apoio e cumplicidade, e à sua família, que me permitiram me sentir em casa em Ribeirão Preto.

À minha irmã, Elaine, por sempre me ajudar desde pequeno, sempre acreditando na minha capacidade, e também ao meu cunhado, por fazê-la feliz.

À minha avó Irene, figura simplesmente maravilhosa, um exemplo de vida, que criou seus filhos e muitos dos netos de maneira a enfrentarem as adversidades da vida.

À minha eterna orientadora Ivana de Freitas Barbola, por me inserir no mundo da Entomologia, mesmo em uma Universidade sem nenhuma tradição neste campo. Agradeço pelo seu jeito sereno e cativante de ser, o que me estimulou a trabalhar com insetos e pela sua sincera amizade.

Ao meu orientador, Kleber Del Claro, pela confiança, que, acreditando no meu potencial aceitou orientar-me, apostando na minha aplicação.

À CAPES pela bolsa concedida.

Ao professor Carlos Alberto Garófalo, por me acolher em seu laboratório, tratando-me como um dos seus orientados, sempre dando atenção e apoio quando necessário.

À Renata, secretária da pós-graduação, por sempre ajudar quando preciso.

Aos professores dos tempos de colégio, especialmente aos professores Mário Lopes e Heleno que, foram os mais admirados por mim, obrigado pelos ensinamentos e amizade.

Aos professores da graduação, em especial à Marcos Pillegi, Rosângela Capuano Tardivo, Mara de Almeida, e, logicamente à Ivana, obrigado pelos ensinamentos e amizade.

Aos professores de pós-graduação, em especial à Cláudio Gilberto Froehlich, pelo qual aprendi a ter profunda admiração, por sua simplicidade, simpatia e conhecimento.

A todos os amigos mais antigos, em especial à Guilherme Madureira, amigo para todas as horas, pela grande amizade desde a infância.

Aos amigos feitos na graduação, principalmente a Gilberto Stadler, Márcio Marques de Moraes, Carlos Henrique Schneider e Maria Leandra Terêncio. Obrigado pelo companheirismo.

Aos amigos feitos na pós-graduação, Cleber Macedo Polegatto, Guilherme Abadd Silveira, Luis Carlos Pinho, Rodolfo Mariano Lopes da Silva, Tatiana Felipotti, Vanessa Suzuki Kataguirí, Viviana Moreto, e todos os outros com os quais estudei ou partilhei experiências.

Novamente à Cleber Macedo Polegatto, Guilherme Abbad Silveira e Rodolfo Mariano Lopes da Silva, pela vital ajuda no campo, acompanhando-me sempre que necessário, muitas vezes deixando seus afazeres de lado. Sinceramente agradeço.

Mais uma vez ao Cleber, pelos lindos desenhos feitos especialmente para essa dissertação.

Ao Edílson, por dirigir várias vezes o veículo de campo e pela ajuda no campo.

Ao professor Antônio Domingos Brescovit, pela identificação das espécies de aranhas e atenção dispensada.

Ao professor Carlos Campaner, pela identificação das espécies de coleópteros.

Ao colega Sidnei Mateus, pela identificação das espécies de abelhas e vespas.

Ao colega Rodrigo Feitosa, pela identificação e confirmação das espécies de formigas.

À colega Viviane Scalon, da UNESP, pela confirmação da identificação de *Chamaecrista debilis*.

Ao IF, por permitir que este trabalho fosse realizado.

À VCP Florestal por ceder os dados meteorológicos.

E a todos, que das mais diversas maneiras contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

	Pág.
Resumo	x
Abstract	xi
1. Introdução	1
2. Objetivos	7
3. Material e métodos	8
3.1 Experimento I	10
3.2 Experimento II	12
4. Resultados	15
4.1. Clima e Fenologia	15
4.2. Herbívoros	19
4.3. Visitantes Florais	22
4.4. Visitantes dos Nectários Extraflorais (NEFs)	24
4.5. Insetos associados às galhas	28
4.6. Hemípteros	30
4.7. Predadores não-formicídeos	34
4.8. Outros insetos	38
4.9. Herbivoria	39
4.9.1. Experimento I	39
4.9.2. Experimento II	40
5. Resultados	42
6. Conclusão	51
7. Referências bibliográficas	53

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Mapa ilustrando a região onde foram realizados os estudos	8
Figura 2. Área de estudo e detalhes da planta de <i>Chamaecrista debilis</i>	10
Figura 3. Dados meteorológicos de 2004 para o município de Luiz Antônio	16
Figura 4. Fenologia para <i>Chamaecrista debilis</i> no ano de 2004	16
Figura 5. Dados meteorológicos de 2005 para o município de Luiz Antônio	17
Figura 6. Fenologia para <i>Chamaecrista debilis</i> no ano de 2005	18
Figura 7. Herbívoros associados a <i>Chamaecrista debilis</i>	21
Figura 8. Besouros buprestídeos visitantes florais	23
Figura 9. Número médio de <i>C. cingulatus</i> visitantes dos NEFs	25
Figura 10. Himenópteros alimentando-se em NEFs	27
Figura 11. Desenho mostrando insetos nas galhas	29
Figura 12. Adulto de Sesiidae emergido a partir de galha de <i>Ch. debilis</i>	30
Figura 13. <i>Camponotus blandus</i> atendendo hemípteros e larvas de Syrphidae predando Diaspididae	30
Figura 14. <i>Misumenops</i> sp. predando larva de Lepidoptera	35
Figura 15. <i>Latrodectus geometricus</i> predando <i>Ectatomma</i> sp.	35
Figura 16. Diferentes confecções de teias de aranhas em <i>Ch. debilis</i>	36
Figura 17. Diferentes arquiteturas de teias de aranhas em <i>Ch. debilis</i>	37
Figura 18. Média de herbivoria – Experimento I	39
Figura 18. Média de herbivoria – Experimento II	41

LISTA DE TABELAS

	Pág.
Tabela 1. Visitantes florais de <i>Chamaecrista debilis</i>	22
Tabela 2. Lista de espécies de formigas associadas aos NEFs	26
Tabela 3. Insetos coletados em <i>Chamaecrista debilis</i>	31
Tabela 4. Espécies de aranhas encontradas em <i>Ch. debilis</i>	38
Tabela 5. Visitantes florais de espécies de <i>Chamaecrista</i> no cerrado	45

RESUMO

Neste estudo foi avaliado o grau de proteção conferido à *Chamaecrista debilis* a partir das formigas visitantes dos seus nectários extraflorais (NEFs), que são estruturas não envolvidas diretamente na polinização e que representam uma importante fonte alimentar para vários grupos de artrópodes. Foram utilizados dois experimentos, no primeiro foram escolhidas e marcadas 20 plantas, sendo 10 destinadas ao controle, permanecendo em seu estado natural, e outras 10 denominadas tratamento, onde as formigas presentes foram retiradas, sendo aplicada uma resina na base do caule, afim de impedir o acesso das formigas à planta. Em cada planta de ambos os grupos, foram marcadas 6 folhas, contando-se seus folíolos para acompanhar a herbivoria. No segundo experimento, foram escolhidas 6 plantas, sendo marcados dois ramos em cada uma, um destinado ao controle e outro destinado ao tratamento, onde foi aplicada a resina em sua base e as formigas foram excluídas. Foram marcadas 3 folhas em cada ramo, sendo contado o número de folíolos para acompanhar a herbivoria. No primeiro experimento não objetivou-se determinar a defesa diferencial, dependendo das espécies das formigas associadas aos NEFs, enquanto que no segundo experimento foi avaliada especificamente a defesa conferida por *Camponotus cingulatus*. A fenologia foi acompanhada quinzenalmente, avaliando-se a porcentagem das estruturas da plantas. Formigas, visitantes florais, herbívoros e outros insetos presentes na planta foram coletados. Foram encontradas 15 espécies de formigas associadas aos NEFs da planta, enquanto que os principais herbívoros foram os proscopídeos (Orthoptera). Quinze espécies de visitantes florais foram relatadas, e vários outros grupos estiveram associados à planta, especialmente em relação às galhas. Os resultados dos experimentos demonstraram que a presença das formigas determina uma redução significativa da herbivoria em *Ch. debilis*, nos dois experimentos, sendo que esta defesa amplia-se com o passar do tempo. Todavia, este mutualismo parece ser facultativo, como a maioria destas relações envolvendo plantas com NEFs e organismos associados.

ABSTRACT

In this study was valued the protection degree provided to *Chamaecrista debilis* from ants visiting its extrafloral nectaries (EFNs), that are structures not involved directly to pollination and that are a important food resource to various arthropod groups. Were performs two experiments, in the first one were choosed and marked 20 plants, where 10 were control plants, remaining in to their natural conditions, and the other 10, labeled as treatment, where the ants presents were excluded and applied a resin at the basis of the stem, to prevent the access of the ants. In wich plant of both groups were marked 6 leaves, counting the number of folioles to value the herbivory rates. In the second experiment was choosen six plants, where were marked two branches, one destined to control and the other one to the treatment, where the resin was applied at the basis, to prevent the ants' access to these branches, from where the ants were excluded. Were marked 3 leaves in wich branch counting the number of folioles to value the herbivory rates. In the first experiment was not evalueted the diferencial degree of protection, depending on the ants' species while in the second one was valueted specifically the defense from *Camponotus cingulatus*. The phenology was evalueted each 15 days, considering the porcentage of the plants' structures. Ants, flower visitors, herbivores and other insects presents on the plant were colected. Was found 15 ant species associated to EFNs, while the main herbivore were the Proscopiidae. Fifteen specis of flower visitors were recorded and another various groups were asocieted to plant, specially to the galls. The results of the two experiments showed that the presence of ants provide a significative reduce to herbivory rates in *Ch. debilis*, and this defense grows along the time. However, this mutualism seems to be facultative, like the majotity of these relationships involving EFN plants and associated organisms.

1. Introdução

Estima-se que os primeiros artrópodes recém saídos do oceano já se alimentavam de algas verdes e azuis (JOLIVET, 1998). Considerando-se que as primeiras plantas vasculares apareceram durante a metade do período Siluriano, *i.e.*, há 435 milhões de anos, os primeiros insetos surgidos no Devoniano, (KUKALOVÁ-PECK, 1992; STRONG, *et al.*, 1984), já encontravam disponível este recurso alimentar. Julga-se que os artrópodes alimentavam-se de detritos vegetais mesmo antes do Devoniano, porém dados mais seguros afirmam que a herbivoria teve início aproximadamente na metade deste período (LABANDEIRA, 1998). Esse mesmo autor discute que os primeiros insetos a polinizarem plantas, provavelmente o fizeram de modo accidental. Síndromes de polinização estão bem documentadas para o período Jurássico, porém há evidências de sua ocorrência na metade do Carbonífero, pois artrópodes se alimentavam de esporos e pólen pelo menos desde o começo desse período (LABANDEIRA, 1998).

Assim sendo, a partir do surgimento das Angiospermas, no período Cretáceo, insetos e plantas diversificaram-se amplamente (LABANDEIRA & SEPKOSKI, 1993) e desde então vêm evoluindo mutuamente, de maneira a evitar ou aproveitar a presença um do outro, em um processo denominado coevolução (THOMPSON, 1994; 2005). Exemplos clássicos da coevolução entre animais e plantas envolvem relações harmônicas,

como a polinização e dispersão de sementes, mas também desarmônicas, como a herbivoria (exemplos em CRAWLEY, 1983; DECLARO, 2004).

A grande diversidade de espécies vegetais em comunidades tropicais tem sido atribuída a padrões espaciais de mortalidade de sementes e plantas jovens, resultante da ação de herbívoros, predadores de sementes e patógenos (COLEY & BARONE, 1996; MARQUIS, 2005). Animais pastadores, comedores de brotos, insetos fitófagos e sugadores, animais granívoros, frugívoros, os que se alimentam de raízes, flores e outras estruturas vegetais, são considerados herbívoros (CRAWLEY, 1983).

Algumas vezes a herbivoria pode levar até mesmo à morte da planta hospedeira e sua virtual extinção, desse modo, os vegetais desenvolveram diferentes estratégias para combater a ação dos herbívoros. Estas estratégias podem ser divididas em defesas químicas, como a presença de látex, alcalóides ou outras substâncias que conferem toxidez ou impalatabilidade às plantas e defesas físicas, como a presença de pêlos, espinhos e outras modificações morfológicas (veja revisões desse assunto em CRAWLEY, 1983; FERNANDES, 1994; GULLAN & CRANSTON, 1994; MARQUIS & BRAKER, 1994; AGRAWAL & RÜTTER, 1998). Além disso, as plantas podem apresentar defesas fenológicas ou desenvolvimentais, tais como crescimento vegetativo ou

florescimento em épocas desfavoráveis aos herbívoros (MARQUIS & BRAKER, 1994; FUENTE & MARQUIS 1999; DEL-CLARO & SANTOS, 2000).

A associação com algumas espécies animais, também pode conferir às plantas proteção contra predadores, parasitas, doenças, toxinas e, ocasionalmente, competidores (BOUCHER *et al.*, 1982; HEIL *et al.*, 2003). Mutualismos entre plantas e formigas, por exemplo, são sistemas simbióticos, algumas vezes obrigatórios (BOUCHER *et al.* 1982), nos quais as plantas podem fornecer: 1 - local para nidificação (como troncos ocos, domátias, ramos mortos) e alimento (exudações ou corpúsculos nutritivos) para as formigas; 2 - somente local para nidificação; 3 - somente alimento (JANZEN, 1966). Por outro lado, as formigas associam-se a outros organismos para receber recompensas nutricionais, como: 1 - néctar extrafloral ou outros recursos alimentares de plantas; 2 - *honeydew* de insetos; 3 - secreções de galhas (ABE, 1988).

Apesar de haver estudos que não comprovam a eficiência das formigas contra a herbivoria (*e.g.* O'DOWD & CATCHPOLE, 1983), na maioria dos casos o comportamento predatório e a agressividade das formigas reduzem o nível de dano causado nas plantas pelos herbívoros (FUENTE & MARQUIS, 1999; DEL-CLARO & SANTOS, 2000; DEL-CLARO, 2004). Além da proteção contra predação, as formigas podem atuar na

dispersão de sementes e, de forma menos comum, na polinização (HÖLDOBLER & WILSON, 1990; BRONSTEIN, 1998; PIZO & OLIVEIRA, 2000).

Os nectários extraflorais (NEFs) são glândulas secretoras de néctar que não estão envolvidas de forma direta com a polinização (FIALA & MASCHWITZ, 1991), estando presentes em vários grupos vegetais, localizados em várias partes das plantas. OLIVEIRA & LEITÃO-FILHO (1987), encontraram 34 espécies de plantas pertencentes a 15 famílias portadoras de NEFs em cinco áreas do cerrado no estado de São Paulo, sendo que os NEFs foram encontrados na maioria das vezes na lâmina foliar, sendo do tipo achatado ou elevado. Embora as savanas tropicais sejam uma vegetação abundante no hemisfério sul do planeta, relativamente pouco se sabe sobre sua ecologia, sendo o cerrado um ecossistema muito ameaçado pela exploração agropecuária (OLIVEIRA & MARQUIS, 2002).

O gênero *Chamaecrista* (Caesalpiniaceae) é amplamente distribuído no cerrado, onde existem mais de 100 espécies (CONCEIÇÃO *et al.*, 2001; BORTOLUZZI *et al.*, 2002, MENDONÇA, *et al.*, 1998), das mais de 270 espécies do mundo (IRWIN & BARNEBY, 1982; 1987). Em *Chamaecrista debilis* (Vogel) Irwin & Barneby, os nectários extraflorais encaixam-se na categoria de "nectários elevados", segundo a

classificação de BENTLEY & ELIAS (1983), estando dispostos na base do pecíolo.

Estudos de interações inseto-planta são importantes formas de avaliar processos de coevolução resultantes de pressões seletivas, que determinam o sucesso ou o fracasso das plantas e/ou dos insetos associados no mesmo hábitat, (BRONSTEIN, 1984; 1998; THOMPSON, 1994; 2005; DEL-CLARO, 2004) e seu conhecimento é vital para fornecer subsídios que permitam atividades de conservação da diversidade biológica em ecossistemas naturais e manejo em áreas degradadas. Estas ações são particularmente importantes em áreas de cerrado, que há muito tempo vêm sendo devastadas em todo o Brasil, num processo contínuo e progressivo, sendo que 55% do cerrado já foi desmatado ou transformado para usos humanos (OLIVEIRA & MARQUIS, 2002; MACHADO *et al.*, 2004).

Neste estudo, pretende-se reconhecer o padrão de herbivoria em *Chamaecrista debilis* entendendo se há e quais são os benefícios de sua associação com formigas. Adicionalmente pretende-se compreender como os resultados da associação planta-formigas-herbívoros afetam e são afetados pela fenologia da planta. Serão identificados os visitantes florais e potenciais polinizadores de *Ch. debilis* no cerrado, como forma de contribuir para futuros estudos de relações multi-tróficas, tendo esta espécie como modelo, especialmente no Cerrado, que carece de estudos

acerca da diversidade biológica e sobre o papel dos animais em relação à aptidão das plantas (veja LEWINSOHN *et al.*, 2005; OLIVEIRA & DEL-CLARO, 2005).

2. Objetivos

- Identificar as principais espécies de herbívoros de *Chamaecrista debilis* na área de estudo, relacionando-os com as estruturas que utilizam;
- Identificar as espécies de formigas associadas aos nectários extraflorais de *Ch. debilis*, avaliando seu papel sobre a herbivoria;
- Avaliar o grau de herbivoria foliar para a planta ao longo do tempo com e sem a ação de formigas visitantes dos nectários extraflorais;
- Observar se há relação dos aspectos fenológicos com herbivoria ou com as interações envolvendo herbívoros e formigas, qualificando-as;
- Categorizar as interações inseto - *Ch. debilis*, relacionando o animal com o recurso utilizado.

3. Material e métodos

O estudo foi realizado na Estação Ecológica de Jataí, que consiste em uma unidade de conservação com 9.010,70 ha, (SANTOS *et al.*, 2005) situada no município de Luiz Antônio (21° 36' 54" S e 47° 48' 02" W), Estado de São Paulo, onde há uma grande área de cerrado (*sensu stricto* GOODLAND, 1971), onde o estudo de campo foi efetivamente desenvolvido (Figura 1).

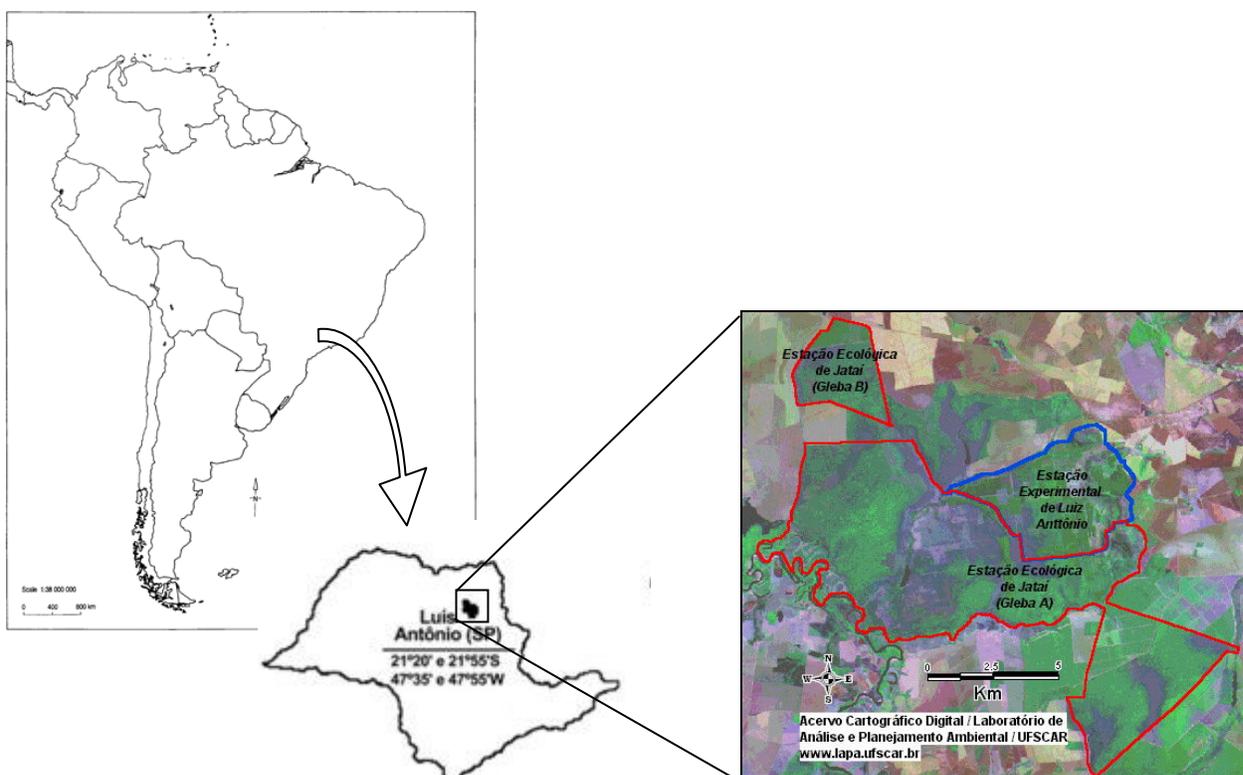


Figura 1. Mapa da Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio – SP) sobreposto à imagem do satélite Landsat 5 (Fonte: www.lapa.ufscar.br - 2005).

Os indivíduos de *Ch. debilis* apresentavam-se em grande parte à beira das estradas que cortam o interior da Unidade de Conservação (Figura 2.A) onde predomina a fisionomia Cerradão (OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002), ou seja, as plantas parecem ter preferência por áreas abertas, pois em outras fisionomias, sem árvores altas, ocorrem de forma aleatória. O porte destas plantas é arbustivo-arbóreo (Figura 2.B), podendo chegar a 2,5 metros de altura. As flores são amarelas e os frutos em forma de vagem (Figura 2.C).

Foram realizados dois experimentos no campo (denominados I e II), com a finalidade de detectar se existe proteção contra herbivoria por parte das formigas associadas aos nectários extraflorais (Figura 2.D), e, nesse caso, qual o grau de defesa. No primeiro experimento não houve a preocupação de se quantificar proteção diferencial, dependendo da variação nas espécies de formigas associadas, mas apenas da presença ou ausência dessas. No segundo experimento foi escolhida uma espécie de formiga, *Camponotus (Myrmothrix) cingulatus*, a mais abundante nas plantas da área de estudo e a espécie mais constante no período de experimentação, para avaliar o impacto diferencial na herbivoria, dependente da espécie de formiga associada. As plantas foram primeiramente marcadas na área de estudo e os experimentos realizados conforme as descrições a seguir.



Figura 2. Área de estudo e detalhes de *Chamaecrista debilis*: A. Vista parcial do local dos experimentos; B. Vista geral de um indivíduo; C. Botões, flores e frutos e D. Nectários extraflorais de *Ch. debilis*, repletos de néctar (setas).

3.1. Experimento I:

Em 11/08/2004 foram escolhidos vinte indivíduos de *Chamaecrista debilis*, todos com aproximadamente a mesma altura (entre 1,5 e 2 metros) e estado fenológico/desenvolvimental, com aproximadamente

1% da planta constituída de flores e botões, 10% de frutos, 20% de folhas jovens e o restante de folhas maduras.

Das 20 plantas, 10 foram destinadas ao controle, onde só receberam marcação, permanecendo em seu estado natural, com livre acesso para as formigas. Os 10 indivíduos restantes, destinados ao tratamento, receberam aplicação quinzenal de resina (Tanglefoot®) na base do caule, que atua como barreira ao acesso das formigas. Marcações para o controle dos indivíduos selecionados foram feitos com crachás de plástico e as estruturas estudadas foram marcadas com linha fina colorida.

Nas plantas tratamento, foram excluídas todas as formigas que estavam presentes no momento da aplicação da resina e em todo o entorno de cada planta foram retiradas quaisquer estruturas que pudessem servir de pontes e restabelecer o acesso das formigas. Foram acompanhados, quinzenalmente, o surgimento e o desenvolvimento de estruturas vegetativas e reprodutivas, tanto das plantas controle como das plantas tratamento, para análise da sua fenologia.

A quantificação da herbivoria foliar, utilizando-se do método da contagem de perda de folíolos, total ou parcial, foi feita mensalmente, durante quatro meses, sendo avaliadas seis folhas de cada planta, escolhidas aleatoriamente, não removidas, somente marcadas por linha

colorida, gerando um N = 60 (folhas/planta) tanto para o grupo controle como para o grupo tratamento.

O número médio de folíolos por folha no início deste experimento foi de 34 para o lote controle e de 33 folíolos para o lote experimento. Todas as folhas marcadas inicialmente em cada planta foram acompanhadas até o final do experimento. Para análise da herbivoria foliar, os dados brutos normalizados (arco seno de x) foram submetidos a ANOVA para medidas repetidas.

3.2. Experimento II:

Em 03/08/2005 Foram escolhidos seis indivíduos da espécie *Chamaecrista debilis*, todos com aproximadamente a mesma altura (entre 1,5 e 2 metros) e estado fenológico/desenvolvimental (aproximadamente 35% da planta correspondente a folhas jovens e 65% de folhas maduras) e com a presença da formiga *Camponotus (Myrmothrix) cingulatus*. Esta espécie de formiga foi escolhida por estar presente nas plantas estudadas de maneira mais constante (e apenas nos seis indivíduos escolhidos), já que no início deste experimento apenas duas plantas tinham a presença de outra formiga (*Camponotus sericeiventris*).

Em cada uma destas seis plantas, foram escolhidos dois ramos, um deles, destinado ao controle, recebeu apenas marcação por crachá de plástico, mantendo-se o acesso livre às formigas. O outro ramo, denominado tratamento, recebeu aplicação periódica de resina atóxica (Tanglefoot®) em sua base, com o mesmo propósito do experimento anterior, de atuar como barreira ao acesso das formigas. Além disso, para os ramos tratamento foram escolhidos os mais isolados para evitar que, por exemplo, formigas pudessem cair de ramos localizados acima, interferindo no experimento.

Nos ramos tratamento foram excluídas todas as formigas que estavam presentes no momento da aplicação da resina e todas as estruturas que pudessem restabelecer o acesso das formigas aos ramos foram retiradas. Foram acompanhados, quinzenalmente, o surgimento e o desenvolvimento de estruturas vegetativas e reprodutivas, em cada planta deste experimento.

A quantificação da herbivoria foliar, utilizando-se do método da contagem de perda de folíolos, total ou parcial, foi feita quinzenalmente, durante cinco quinzenas, sendo avaliadas três folhas de cada ramo, marcadas aleatoriamente com linha fina colorida, não sendo removidas, gerando um $N = 18$ (folhas/planta), tanto para o grupo controle como para o grupo tratamento.

O número médio de folíolos por folha no início deste experimento foi de 33 para os ramos controle e de 33 folíolos para os ramos tratamento. Todas as folhas marcadas inicialmente em cada planta foram acompanhadas até o final do experimento.

Para análise da herbivoria foliar, os dados brutos normalizados (arco seno de x) foram submetidos a ANOVA para medidas repetidas. Em todas as coletas do experimento II foram observadas, analisadas e retiradas, aleatoriamente, galhas presentes na planta, em ramos não experimentais, a fim de identificar no laboratório os insetos e outros artrópodes associados.

Durante a realização dos dois experimentos, visitantes, herbívoros, formigas e aranhas foram coletados, preferencialmente em plantas não experimentais para identificação, registrando-se a ação desenvolvida e a estrutura envolvida. Insetos imaturos também foram coletados e mantidos em laboratório para que completassem seu ciclo de vida e que pudessem ser identificados quando adultos. Quinzenalmente foram tomados dados fenológicos de todas as plantas, tais como presença de folhas jovens, crescimento meristemático, botões, flores ou frutos. Os dados climáticos foram obtidos a partir do Viveiro Luiz Antônio Pesquisa, pertencente à empresa VCP Florestal S.A., situado no município de Luiz Antônio, SP.

4. Resultados

4.1 Clima e Fenologia

No ano de 2004, a pluviosidade apresentou um índice de 980,40 mm, enquanto que a temperatura média foi de 21,21°C e a média da umidade relativa do ar foi 78,59% (Figura 3).

Na análise da fenologia de *Ch. debilis*, durante o experimento I, evidenciou-se que nas plantas onde as formigas estavam presentes os brotos, ou folhas novas, apareceram em uma quantidade superior durante o período experimental, representando, no total, 60,2% das estruturas em plantas controle contra 27,2% em plantas tratamento (figura 4), ao contrário das folhas maduras, que decresceram em porcentagem nas plantas controle ao longo do experimento I. As demais estruturas apresentaram-se do modo equivalente nas plantas controle e tratamento (Figura 4.A e B).

Estritamente durante o período deste experimento, a pluviosidade total foi de 257,5 mm, a temperatura média igual a 21,06°C e a umidade relativa do ar foi de 71,12%.

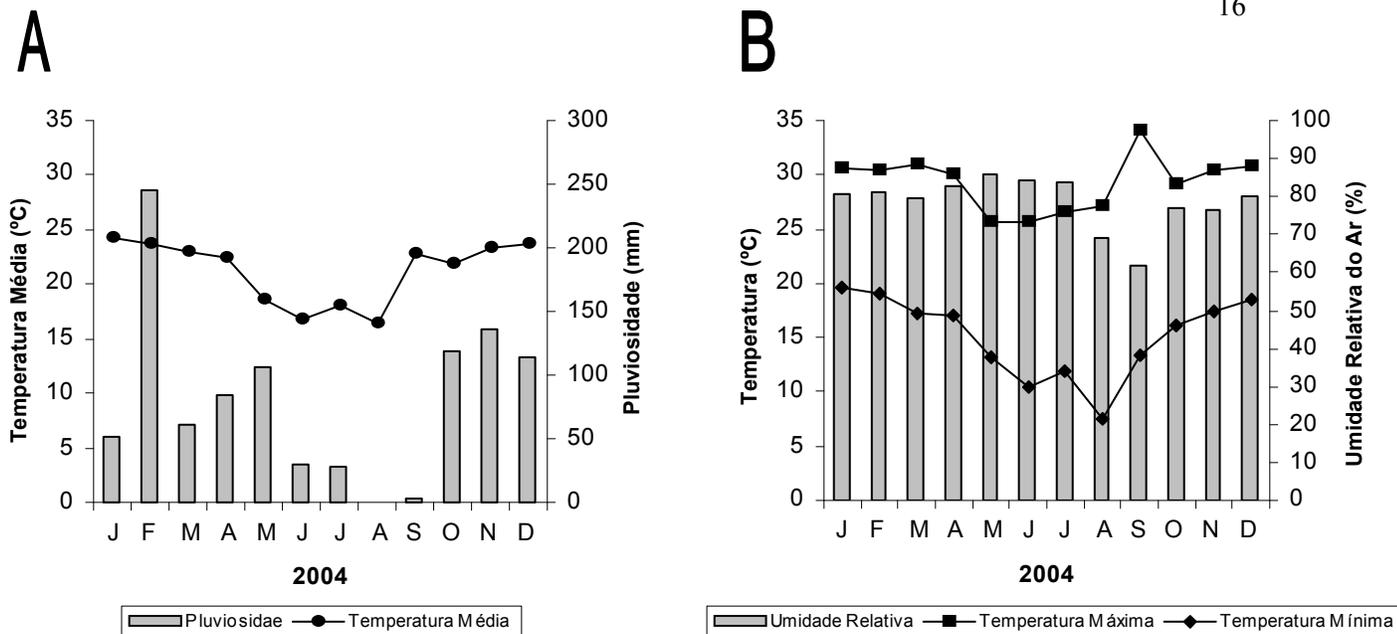


Figura 3. Dados meteorológicos para o ano de 2004: A. Temperatura Média (°C) x Pluviosidade (mm) e B. Temperaturas Máxima e Mínima (°C) x Umidade Relativa do Ar (%). (Fonte: VCP Florestal S. A.).

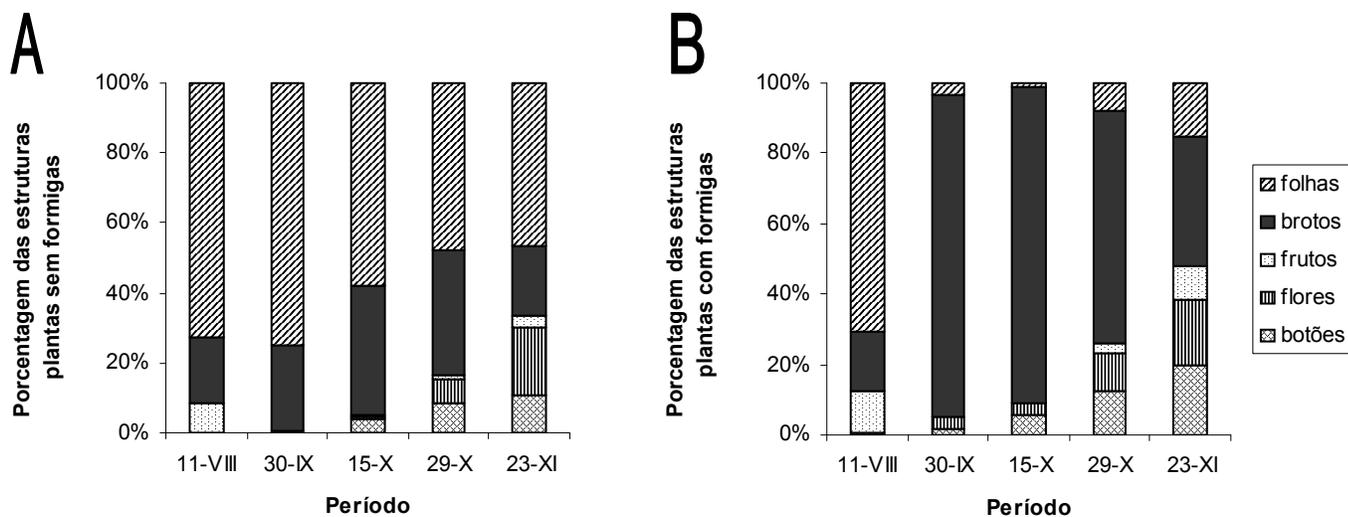


Figura 4. Fenologia de *Ch. debilis* durante o Experimento I, de 11 de agosto a 23 de novembro de 2004: A. Plantas sem formigas (tratamento) e B. Plantas com formigas (controle).

Para o ano de 2005, os dados meteorológicos foram próximos aos registrados para 2004, apresentando pluviosidade igual a 979,80 mm, temperatura média de 21,66°C e média da umidade relativa do ar igual a 78,90% (Figura 5).

No experimento II, a porcentagem de botões, flores e frutos das plantas experimentais foi muito pequena, predominando folhas maduras e brotos ao longo do período experimental (Figura 6), porém esta situação foi diferenciada em plantas não experimentais, onde, a partir de 02-IX, já existiam plantas com flores, onde constatou-se que, aproximadamente, de 40 plantas inspecionadas, 10 apresentavam botões florais, 4 tinham flores e frutos.

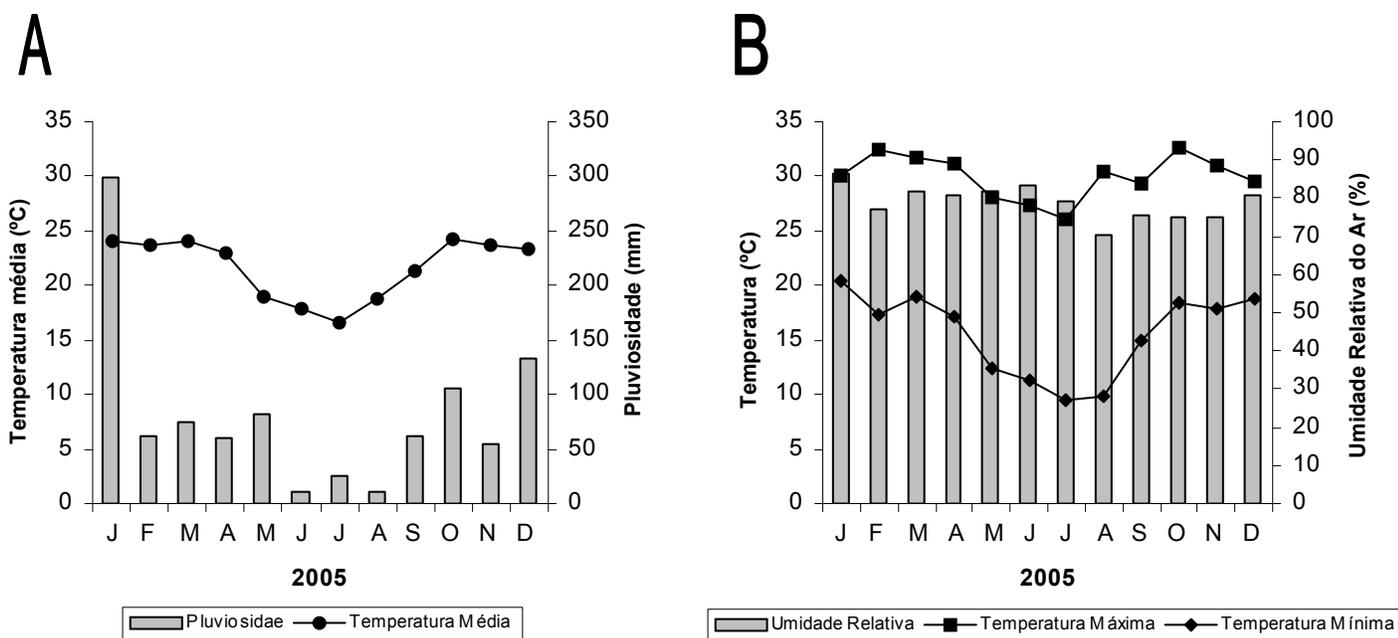


Figura 5. Dados meteorológicos para o ano de 2005: A. Temperatura Média (°C) x Pluviosidade (mm) e B. Temperaturas Máxima e Mínima (°C) x Umidade Relativa do Ar (%). (Fonte: VCP Florestal S. A.).

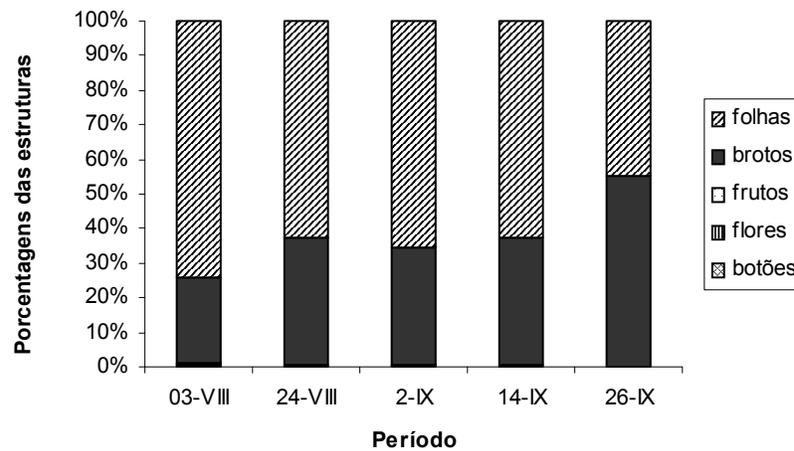


Figura 6. Fenologia de *Ch. debilis* durante o Experimento II, de 03 de agosto a 26 de outubro de 2005.

Estritamente durante o período deste experimento, a pluviosidade total foi de 72,40 mm, a temperatura média igual a 20,08°C e a umidade relativa do ar foi de 72,84%.

4.2. Herbívoros

Os herbívoros encontrados foram principalmente indivíduos das ordens Lepidoptera (larvas), Coleoptera, Hemiptera (dentre eles, Aphididae, em brotos) e Orthoptera (Proscopiidae). De maneira geral, as larvas de Lepidoptera foram observadas mais freqüentemente em *Ch. debilis* quando as formigas não estavam presentes nas plantas. Houve casos em que as lagartas teceram teias, juntando folíolos, onde ficavam praticamente encasuladas e protegidas do ataque de predadores.

As lagartas foram encontradas nas folhas das plantas e também em botões florais, sendo que duas morfoespécies de Tineoidea alimentavam-se essencialmente dos folíolos enquanto que outras duas espécies de Lepidoptera, da família Noctuidae, se alimentavam somente dos botões florais (Figura 7.A e 7.B).

Foi encontrada uma relação interessante de cerambicídeos com outros insetos. Estes besouros (*Oxymerus aculeatus*) foram observados raspando a epiderme do caule da planta, o que fazia com que a seiva ficasse exposta, atraindo outros insetos, como muitos indivíduos de *Trigona* sp. e moscas da família Calliphoridae, além de formigas *Camponotus blandus*. Estas formigas alimentavam-se da seiva exposta no caule até mesmo da seiva presente na região do aparelho bucal dos cerambicídeos, parecendo não representar qualquer ameaça para estes coleópteros ou para as abelhas (Figura 7.C).

Por outro lado, foram observadas situações onde outra espécie de Cerambycidae e uma de Scarabaeidae foram atacadas e expulsas das plantas pelas formigas, contanto, neste caso as formigas eram *Camponotus cingulatus*. Além disso, indivíduos de *Trigona* sp. também foram observados, em duas situações, sendo afugentadas por *C. cingulatus* quando a seiva do caule estava exposta, atraindo as abelhas, que não eram permitidas pousar onde a formiga estava. Em outra situação, indivíduos de *C. cingulatus* aproveitaram-se da seiva exposta no caule pela ação de *Trachyderes succinta* (Cerambycidae), ora afugentando o besouro, ora forrageando em conjunto (Figura 7.D)

Dentre os herbívoros, os proscopídeos (Orthoptera) foram observados realizando folivoria em cinco ocasiões, produzindo grande perda de área foliar. Estes insetos devoravam aproximadamente um folíolo a cada 10 segundos (Figura 7.E), porém não foram observados freqüentemente em plantas com *C. cingulatus*, ou seja, preferiam plantas sem formigas.

Todavia, foi realizada uma observação de um proscopídeo em uma planta com *C. cingulatus*, sendo que o ortóptero mantinha-se nos folíolos, movimentando-se constantemente, evitando o contato direto com as formigas (Figura 7.F). Duas espécies de *Agrilus* (Buprestidae) foram encontradas alimentando-se das pétalas de *Ch. debilis* enquanto copulavam, mas provavelmente não comiam as pétalas inteiras.



Figura 7. Herbívoros associados à *Ch. debilis*: A e B. Lagartas de Lepidoptera (Noctuidae, spp. indet.) alimentando-se de botões florais; C. *Camponotus blandus* (setas) forrageando junto com *Oxymerus aculeatus* (Cerambycidae); D. *Camponotus cingulatus* afugentando *Trachyderes succinta* (Cerambycidae); E. Proscopídeo realizando herbivoria em folíolo; F. Proscopídeo evitando o contato com *C. cingulatus* (seta).

4.3. Visitantes florais

Os visitantes florais foram essencialmente himenópteros, principalmente Apidae, mas também Halictidae, Anthophoridae, Colletidae e Vespidae (Tabela 1). Estes indivíduos em geral, produziam vibrações durante a visitação à flor.

Tabela 1. Visitantes florais de *Chamaecrista debilis* no cerrado da E.E. Jataí – Luiz Antônio, SP.

	Táxon	Ação	Recurso utilizado
<u>Hymenoptera</u>			
Apidae	<i>Trigona hyalinata</i> (Lepeletier, 1836)	visitante floral	flor
Apidae	<i>Tetragona clavipes</i> (Fabr., 1804)	visitante floral	flor
Apidae	<i>Paratrigona lineata</i> (Lepeletier, 1836)	visitante floral	flor
Apidae	<i>Eulaema nigrita</i> Lepeletier, 1841	visitante floral	flor
Apidae	<i>Bombus morio</i> (Swederus, 1787)	visitante floral	flor
Anthophoridae	aff. <i>Ptilotopus</i> sp. Klug	visitante floral	flor
Anthophoridae	<i>Centris tarsata</i> Smith, 1874	visitante floral	flor
Anthophoridae	<i>Xylocopa muscaria</i> (Fabr., 1775)	visitante floral	flor
Colletidae	<i>Hylaeus</i> sp. Fabricius	visitante floral	flor
Halictidae	<i>Pseudaugochlora</i> sp. Michener, 1954	visitante floral	flor
Halictidae	<i>Pseudaugochloropsis graminea</i> (Fabr., 1804)	visitante floral	flor
Vespidae	<i>Popolybia paulista</i> Ihering, 1896	visitante floral	flor
<u>Coleoptera</u>			
Buprestidae	<i>Agrilus</i> sp.	alimentação/cópula	flor (pétalas)
Buprestidae	<i>Agrilus</i> cf. <i>octopunctatus</i> Gory	alimentação/cópula	flor (pétalas)
Buprestidae	<i>Tetragonoschema</i> sp.	alimentação/cópula	flor (pétalas)

Enquanto que duas espécies de Buprestidae do gênero *Agrilus* foram observadas alimentando-se das pétalas das flores de *Ch. debilis*,

outra espécie, *Tetragonoschema* sp, foi observada somente no interior das flores. Estes besouros copulavam sobre as flores, podendo ser potenciais espécies polinizadoras, já que também freqüentavam o interior dessas estruturas (Figura 8). Foi observado uma situação onde um indivíduo de *Polybia paulista*, durante uma visita floral, foi predado por uma aranha do gênero *Misumenops* (Thomisidae), que apresentava coloração semelhante à da flor.



Figura 8. Besouros da família Buprestidae visitantes florais: A. e B. casal de *Agrilus* sp. copulando e fêmea forrageando. C. e D. *Agrilus* cf. *octopunctatus* em flor de *Ch. debilis*.

4.4. Visitantes dos Nectários Extraflorais (NEFs)

Foram encontradas 15 espécies de formigas visitantes de NEFs, distribuídas em cinco subfamílias (Tabela 2.) Além das formigas, outros himenópteros como *Trigona hyalinata* (Figura 10.C), *Tetragona clavipes* (Apidae), *Polybia paulista* e *P. occidentalis* (Vespidae), além de dípteros da família Tephritidae, foram encontrados alimentando-se do néctar extrafloral. Estes dípteros apresentaram um comportamento interessante, movimentando-se entre os NEFs, sempre evitando o contato com as formigas, porém, quando encontravam um outro Tephritidae, realizavam um breve “combate”, não permitindo que o intruso permanecesse em sua área de forrageio.

Dentre as formigas, a espécie mais constante foi *C. cingulatus*, (média de 3,08 formigas por planta durante as três últimas vistorias do experimento II – Figura 9), uma espécie de formiga agressiva (obs. pess.) que apresentou operárias e soldados visitando NEFs (Figura 10.A e 10.B). Essa formiga foi vista várias vezes ($N > 10$) atacando outros organismos que estavam na mesma planta, ao contrário de *C. blandus* e *C. crassus*, que não foram vistas apresentando este comportamento agressivo.

No primeiro dia do experimento II foi observado que algumas plantas, que estavam no início de seu desenvolvimento, com cerca de

cinquenta centímetros de altura e coloração avermelhada nos ramos, apresentavam um grande número de *C. cingulatus*, chegando a serem contadas 15 formigas em uma só planta.

Em todo o período experimental, não foram vistos, ao mesmo tempo em uma mesma planta, indivíduos de espécies diferentes do gênero *Camponotus*, nem mesmo *Camponotus* com outras formigas de igual tamanho corporal, como *Ectatomma*. Apenas em uma situação foi observado indivíduos de *Ectatomma* e *Atta* na mesma planta. Enquanto as *Atta* desfolhavam a planta, as formigas do gênero *Ectatomma* não utilizavam os NEFs.

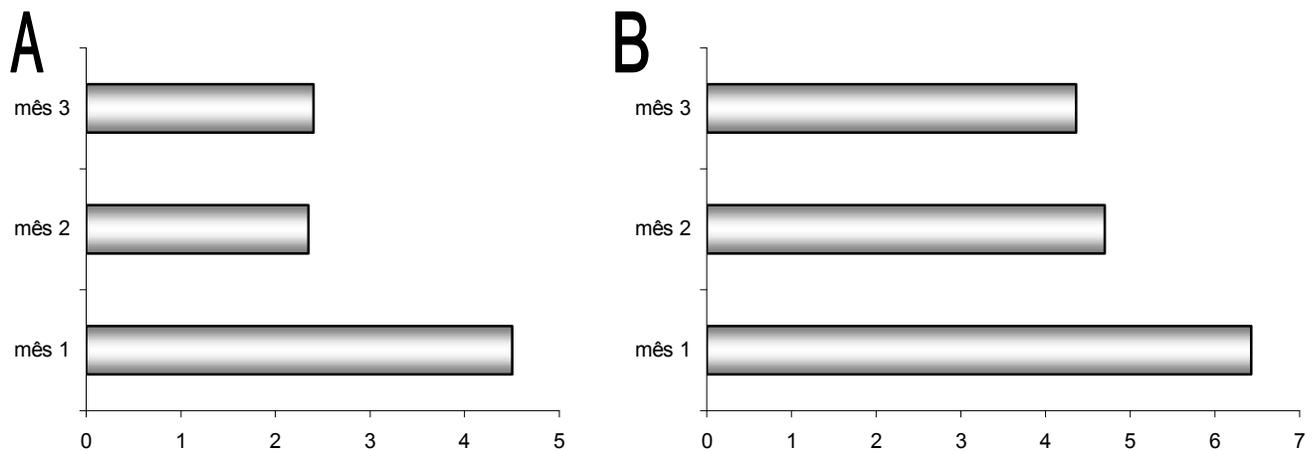


Figura 9. Número médio de formigas *Camponotus cingulatus* visitantes de NEFs em *Chamaecrista debilis* durante o Experimento II: A. Considerando todas as plantas (N=20); B. Considerando apenas plantas que efetivamente estavam sendo visitadas por formigas em cada mês (mês 1, N = 14; mês 2, N = 10; mês 3, N = 11).

Combinações de *Camponotus* com outros gêneros de formigas, de tamanho corporal inferior (Fig. 10.D, 10.E e 10.F), foram comuns.

Foram feitas pelo menos 40 observações no experimento I e 30 observações durante o experimento II, isso levando em conta somente as plantas envolvidas com os testes experimentais.

Tabela 2. Lista das espécies de formigas associadas aos nectários extraflorais de *Chamaecrista debilis*.

Táxon	Ação	Recurso utilizado
Dolichoderinae		
<i>Dorymyrmex</i> sp.	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
Ectatomminae		
<i>Ectatomma opaciventre</i> Roger, 1861	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
<i>Ectatomma permagnum</i> (Forel, 1908)	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
<i>Ectatomma planidens</i> Borgmeier, 1939	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1791)	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
Formicinae		
<i>Brachymyrmex</i> sp.	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
<i>Camponotus blandus</i> (Fr. Smith, 1858)	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral e exposto do caule
<i>Camponotus crassus</i> (Mayr, 1887)	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral e exposto do caule
<i>Camponotus sericeiventris</i> Guérin, 1838	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
<i>Camponotus cingulatus</i> Mayr, 1862	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral e exposto do caule
Myrmicinae		
<i>Cephalotes clipeatus</i> (Fabr., 1804)	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
<i>Crematogaster</i> sp.	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
Pseudomyrmecinae		
<i>Pseudomyrmex</i> aff. <i>gracillis</i> (Fabr., 1804)	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral
<i>Pseudomyrmex</i> aff. <i>pallidus</i> (Fr. Smith, 1855)	alimentação/patrolhamento	Néctar extrafloral

No início do mês de Outubro de 2005, também foi observada a presença de indivíduos de Mutilidae visitando os nectários extraflorais, o que pode indicar a existência de um competidor pelo recurso.

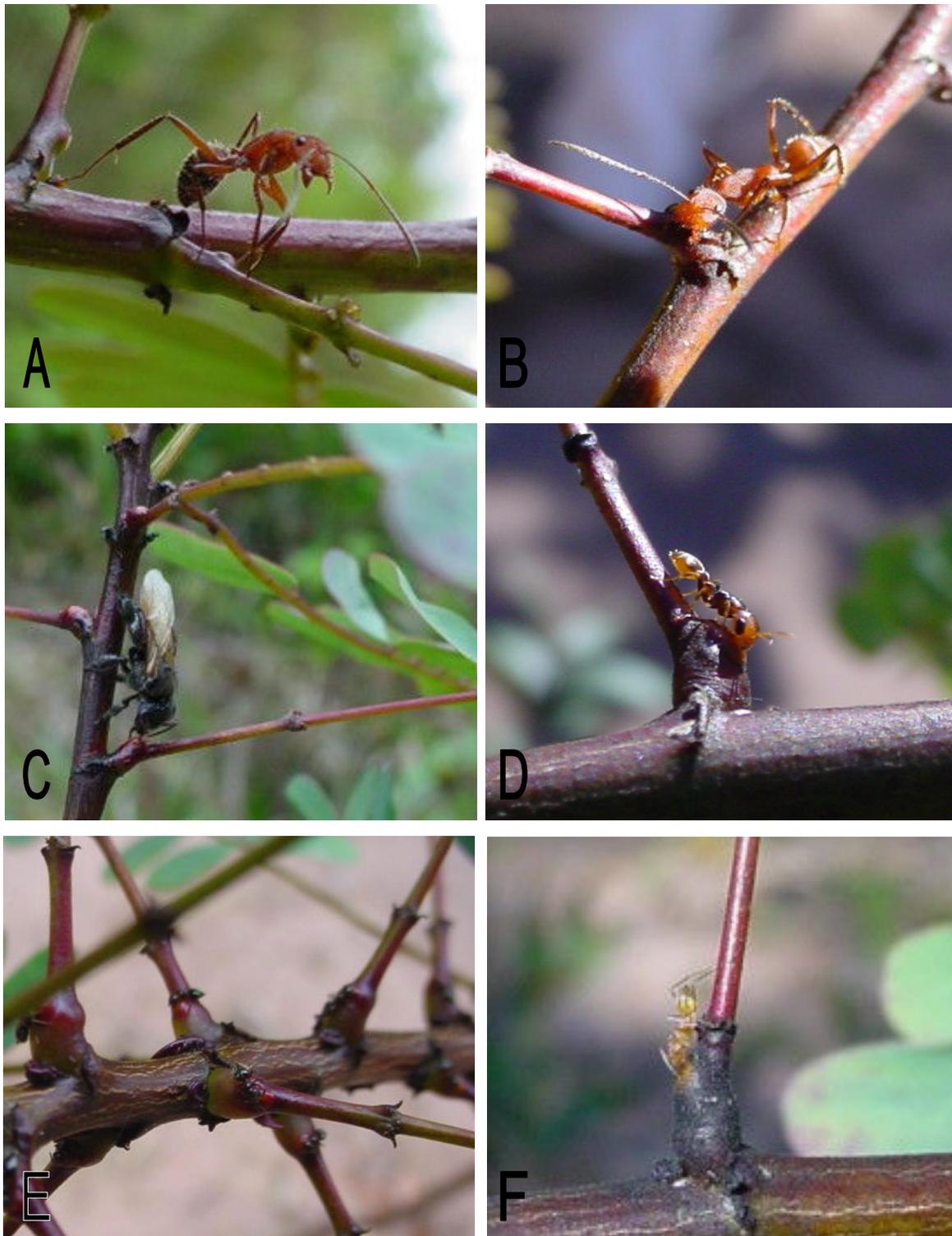


Figura 10. Himenópteros alimentando-se em NEFs: A. *Camponotus cingulatus* apresentando comportamento agressivo e B. Alimentando-se em NEF; C. *Trigona hyalinata*; D. *Pseudomyrmex* sp.; E. *Crematogaster* sp. (note a presença de um indivíduo por NEF) e F. *Brachymyrmex* sp.

4.5. Insetos associados às galhas

Ao longo dos experimentos, foi observado que vários indivíduos de *Ch. debilis* apresentavam galhas, sendo que, enquanto alguns indivíduos tinham poucas galhas (ca. 3 galhas/indivíduo), em outros essas estruturas foram numerosas e apresentaram-se agregadas, impossibilitando sua individualização. Aproximadamente 20 galhas foram retiradas das plantas e observadas no campo e no laboratório, revelando a presença de insetos (e também ácaros) que se utilizam destas estruturas. Nas galhas novas, ainda verdes, não foi encontrado nenhum animal (provavelmente ovos pequenos), enquanto nas galhas já “maduras”, foram encontrados besouros da família Scolytidae, Staphylinidae, Tenebrionidae, Anthribidae e Ostomatidae, tisanópteros, hemípteros (Anthocoridae), psocópteros, larvas e pupas de Lepidoptera, além de vários ácaros, entre outros, listados na Tabela 3, estando alguns esquematizados na Figura 11.

Foi observado um indivíduo de Chalcididae (Hymenoptera), além de um adulto de Sesiidae (Lepidoptera), com aparência e comportamento muito próximos de uma vespa, que pareciam procurar por sítios de oviposição sobre galhas de uma planta. Em duas galhas foram encontradas larvas, que foram mantidas em laboratório, onde empuparam e de onde emergiram adultos de Sesiidae (Figura 12).

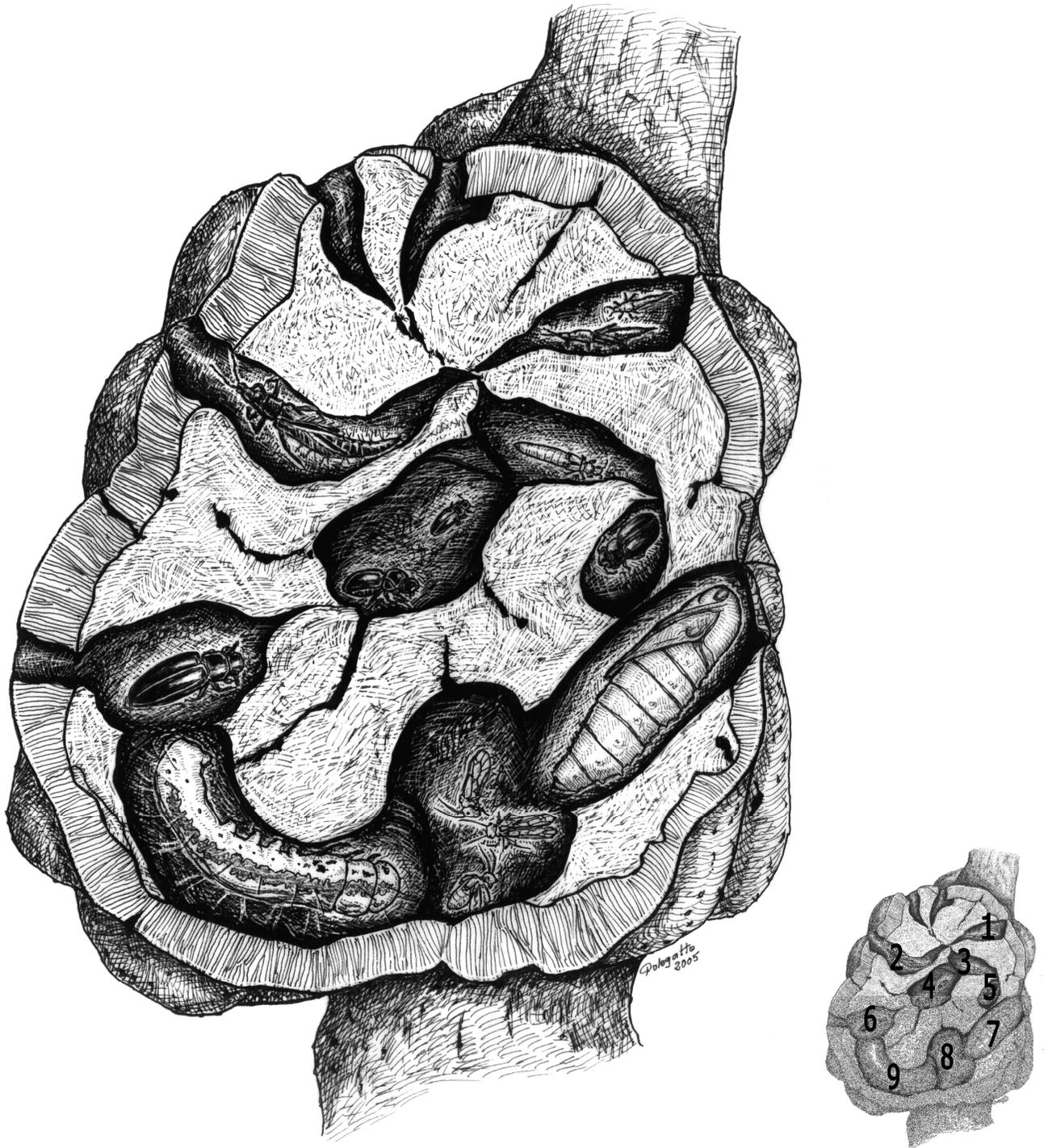


Figura 11. Desenho esquemático mostrando alguns insetos presentes nas galhas de *Ch. debilis*, conforme miniatura: 1. Ninfas e 2. Adulto de Thysanoptera; 3. Staphylinidae; 4. Anthribidae; 5. Tenebrionidae; 6. Ostomatidae; 7. Pupa de Lepidoptera; 8. Ninfa e adultos de Psocoptera e 9. Larva de Lepidoptera. Desenho: Cleber M. Polegatto.



Figura 12. Adulto de Sesiidae emergido a partir de galha de *Chamaecrista debilis*. Desenho: Cleber M. Polegatto.

4. 6. Hemípteros

Indivíduos imaturos de Hemiptera (Diaspididae) foram encontrados em grande quantidade em *Ch. debilis* sendo atendidos por *C. blandus* (Figura 13.A).

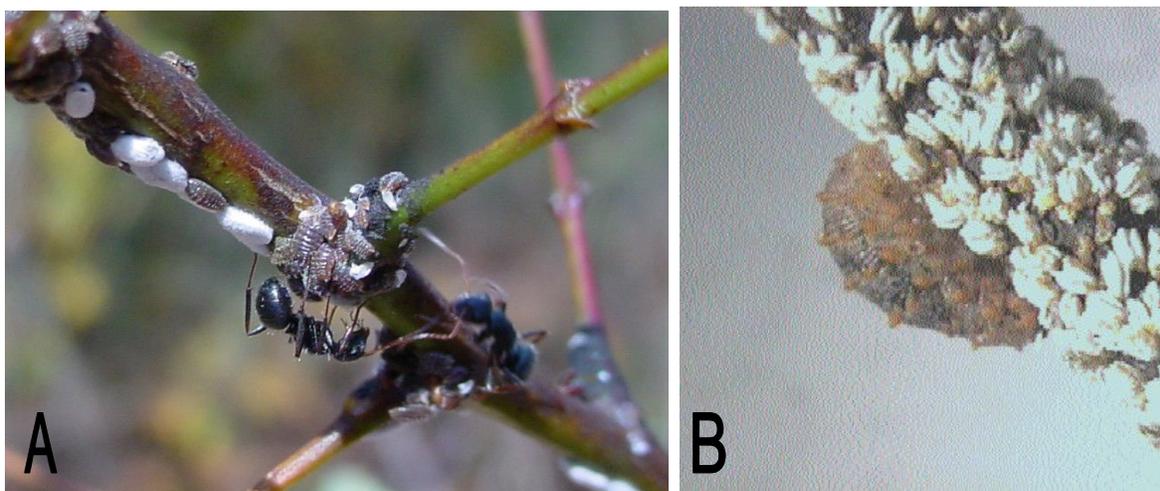


Figura 13. A. *Camponotus blandus* atendendo hemípteros (Coccoidea – Diaspididae) em *Ch. debilis* e B. Larva de Syrphidae predando Diaspididae.

Foram observadas outras duas morfoespécies de Diaspididae em *Ch. debilis*. Ramos retirados das plantas e trazidos ao laboratório revelaram que os indivíduos de uma morfoespécie eram parasitados em grande número por microhimenópteros da superfamília Chalcidoidea.

Os hemípteros da outra morfoespécie serviam como fonte alimentar de larvas de dípteros sirfídeos que foram coletadas alimentando-se dos hemípteros (Figura 13.B). Estas larvas empuparam na própria planta, de onde foram coletadas para possível emergência do adulto no laboratório. De doze pupas coletadas, nenhum sirfídeo emergiu, em seu lugar, emergiram himenópteros parasitóides (em seis casos). Abrindo-se as pupas, foi constatado que em dois casos os adultos estavam quase formados e no restante haviam parasitóides que não vingaram sendo encontrados até sete himenópteros em uma pupa.

Tabela 3. Insetos coletados em *Chamaecrista debilis* (exceto formigas associadas aos NEFs e abelhas visitantes florais) (os símbolos: “?” indicam táxon, ação e/ou recurso utilizado não determinados; e “*” indicam provável ação desenvolvida).

	Táxon	Ação	Recurso utilizado
<u>Diptera</u>			
	Asilidae	oviposição*	folhas
	Calliphoridae	alimentação	seiva exposta do caule
	Syrphidae	Larvas	Diaspididae/ramos
	Tephritidae	predação/ empupamento	néctar extrafloral
		alimentação	
<u>Coleoptera</u>			
	Anthribidae	sp. 1	galhas
	Cerambycidae	<i>Oxymerus aculeatus</i> Dup.	caule

Cerambycidae		<i>Trachyderes succincta</i> (L.)	alimentação/cópula	ramos
Chrysomelidae		<i>Chlamisus</i> sp. Rafinesque, 1815	?	fruto
Chrysomelidae	Eumolpinae	Aff. <i>Eumolpus</i> sp. Illiger, 1798	?	folhas
Chrysomelidae	Alticinae		?	folhas
Coccinellidae		Larva	predação	Diaspididae
Curculionidae		sp. 1	?	caule/folhas
Elateridae		sp. 1, sp. 2	?	caule
Nitidulidae		sp. 1	alimentação	caule
Ostomatidae		sp. 1	?	galhas
Scarabaeidae		<i>Macrodactylus pumillio</i> Burm., 1855	herbivoria*	pétalas
Scarabaeidae		sp. 1, sp. 2	?	folhas
Scolytidae		sp. 1	alimentação/ proteção	galhas
Staphylinidae		sp. 1	alimentação/ proteção*	frutos
Staphylinidae		sp. 2, sp. 3	alimentação/ proteção*	galhas
<u>Thysonoptera</u>				
		sp. 1, sp.2	alimentação/ proteção*	galhas
		sp. 3, sp. 4	?	folhas/frutos
<u>Neuroptera</u>				
Chrysopidae		Ovos, adultos	oviposição/eclosão	folhas
<u>Mantodea</u>				
		5 morfoespécies	predação*	-
<u>Psocoptera</u>				
Adultos, ninfas		sp. 1	?	galhas
Ovos, ninfas		sp. 2	?	frutos
<u>Orthoptera</u>				
Proscopiidae		5 morfoespécies	alimentação/cópula	folíolos
<u>Lepidoptera</u>				
Noctuidae (larva)		sp. 1	alimentação/proteção	folíolos
Noctuidae (larva)		sp. 2, sp. 3	alimentação	botões florais
Noctuidae	adulto	<i>Erebus</i> sp.	alimentação	galhas
Nymphalidae	adulto	Aff. <i>Siderone</i> Hübner, 1819	alimentação	galhas
Psychidae			proteção/alimentação*	ramos
Sesiidae		Adultos/ larvas	oviposição/proteção	galhas
Tineoidea (larva)		sp. 1	alimentação/proteção	folíolos
larvas		?	alimentação/proteção	galhas

Hemiptera

Heteroptera	Anthocoridae	imaturos	?	galhas
	Coreidae	sp. 1, sp. 2	?	ramos
	Coreidae	sp. 3	alimentação	galhas
	Coriscidae	sp. 1	?	folhas
	Miridae	sp. 1	?	folhas
	Scutelleridae	sp. 1	?	caule
Auchenorrhyncha	Membracidae	<i>Enchenopa</i> sp.	alimentação	ramos
Sternorrhyncha	Aphididae		alimentação	brotos
	Diaspididae	sp. 1, sp. 2, sp. 3	alimentação	néctar
	Ortheziidae	sp. 1	alimentação	seiva - caule

Hymenoptera

Apidae		<i>Tetragona clavipes</i>	alimentação	néctar extrafloral
Apidae		<i>Trigona hyalinata</i>	alimentação	néctar extrafloral
Apidae		<i>Trigona hyalinata</i>	alimentação	seiva exposta do caule
Chalcidoidea	Chlacididae	sp. 1	<i>drumming*</i>	galhas
Chalcidoidea		sp. 1	?	galhas
Chalcidoidea		sp. 2	parasitando	ovos de Homoptera
Chalcidoidea		sp. 3, sp. 4	parasitando	Syrphidae (pupas)
Formicidae		<i>Camponotus blandus</i>	alimentação	néctar exposto do caule
Formicidae		<i>Camponotus crassus</i>	alimentação	néctar exposto do caule
Formicidae		<i>Camponotus cingulatus</i>	alimentação	néctar exposto do caule
Formicidae		<i>Crematogaster</i> sp.	?	galhas
Ichneumonidae		sp. 1	parasitando	Syrphidae (pupas)
Mutilidae		sp. 1	alimentação	néctar extrafloral
Vespidae		<i>Polybia occidentalis</i>	alimentação	néctar extrafloral
Vespidae		<i>Polybia paulista</i>	alimentação	néctar extrafloral

4.7. Predadores não-formicídeos

Insetos da ordem Mantodea foram vistos cinco vezes em indivíduos de *Ch. debilis*, porém nunca foram observados predando outros invertebrados. Também foi constatada a presença larvas de besouro da família Coccinellidae e de moscas da família Syrphidae, ambas predando morfoespécies diferentes de homópteros da família Diaspididae.

Aracnídeos de oito famílias diferentes foram encontrados nas plantas (Tabela 4), principalmente das famílias Thomisidae e Theridiidae. Os Tomisídeos se destacam por utilizar a coloração das flores para predação de visitantes florais, como foi observado uma vez em uma flor de *Ch. debilis*. Porém, também foi observado a predação de uma larva de Lepidoptera por uma aranha desta família, que possuía coloração semelhante aos ramos da planta (Figura 14). Indivíduos de *Latrodectus geometricus* foram freqüentemente encontrados em *Ch. debilis*, inclusive predando *Ectatomma* sp. (Figura 15).

Como estas aranhas permanecem nos folíolos, não têm contato direto com as formigas. Inclusive, as diversas espécies de aranhas utilizam várias arquiteturas para construir seus ninhos, sempre utilizando-se dos ramos e folíolos da planta (Figuras 16 e 17).



Figura 14. *Misumenops* sp. (Thomisidae) predando larva de Lepidoptera (não identificada) em ramos de *Ch. debilis*.



Figura 15. *Latrodectus geometricus* (Theridiidae) com sua presa: *Ectatomma* sp. em ramos secos de *Ch. debilis*.

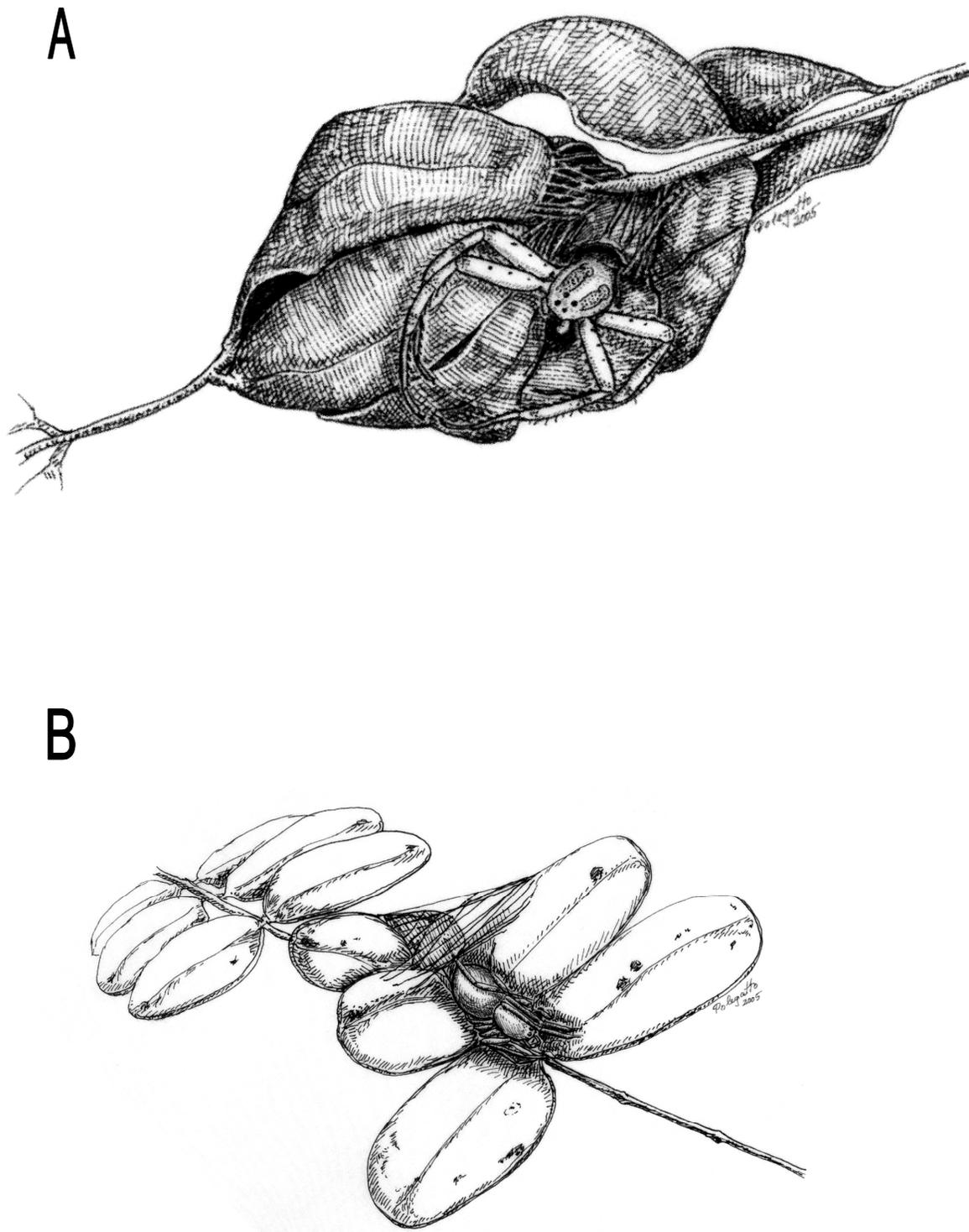


Figura 16. Diferentes tipos de confecção de ninho de aranhas: A. *Misumenops* sp. (Thomisidae) e B. *Cheiracanthium inclusum* (Miturgidae), utilizando-se dos folíolos de folhas de *Ch. debilis* para construir os ninhos. Desenho: Cleber M. Polegatto.

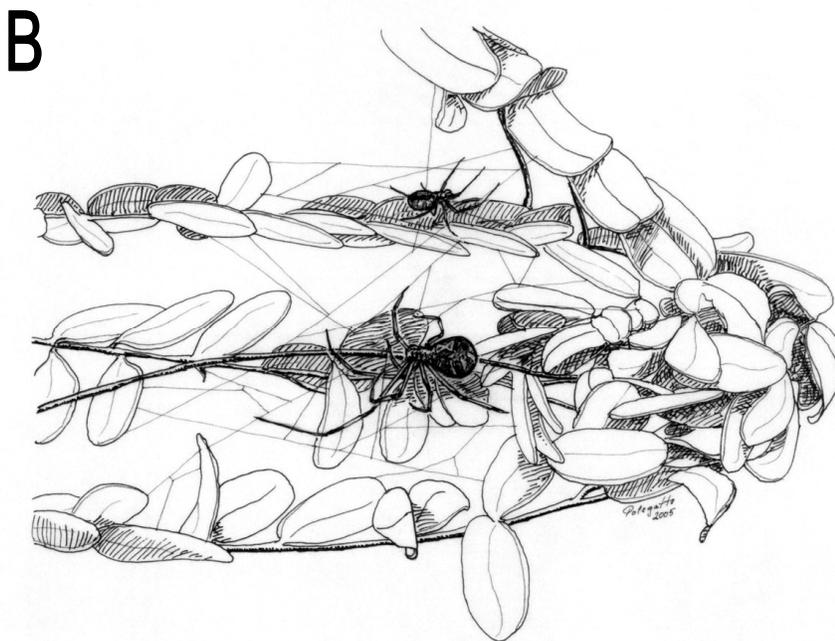


Figura 17. Diferentes tipos de arquiteturas de teias utilizadas por *Latrodectus geometricus*: A. Utilizando-se dos folíolos secos em ramos desfolhados e B. Macho (menor) e fêmea (maior). Desenho: Cleber M. Polegatto.

Tabela 4. Espécies de aranhas encontradas em *Chamaecrista debilis*.

<u>Família</u>	<u>Espécie</u>	<u>Família</u>	<u>Espécie</u>
Anyphaenidae	<i>Teudis</i> sp.	Salticidae	sp.1
Araneidae	Jovem	Theridiidae	jovem
Araneidae	sp. 1	Theridiidae	sp. 1
Araneidae	<i>Alpaida</i> sp.	Theridiidae	sp. 2
Araneidae	<i>Alpaida truncata</i> Keyserling, 1865	Theridiidae	<i>Latrodectus geometricus</i>
Araneidae	<i>Parawixia</i> sp.	Theridiidae	<i>Thwaitesia</i> sp.
Miturgidae	Jovem	Thomisidae	<i>Misumenops</i> (jovem)
Miturgidae	sp. 1	Thomisidae	<i>Misumenops</i> sp.1
Miturgidae	<i>Cheiracanthium inclusum</i>	Thomisidae	<i>Misumenops</i> sp.2
Oxyopidae	Jovem		

4.8. Outros insetos

Além dos táxons supracitados, outros insetos foram encontrados em *Ch. debilis*. Um díptero da família Asilidae foi observado somente uma vez, provavelmente tentando realizar oviposição sobre as folhas da planta. Besouros da família Elateridae, Chrysomelidae, Scarabaeidae, além de heterópteros foram observados, porém sem ação definida sobre a planta. Crisopídeos e suas oviposições características foram encontrados de maneira mais freqüente.

4.9. Herbivoria

4.9.1. Experimento I.

A ANOVA para medidas repetidas indicou que a diferença entre os grupos tratamento e controle foi significativa tanto com relação ao tempo de experimentação ($F=7,704$; g.l.=3, $p<0,001$), e presença ou ausência de formigas ($F=2855,547$; ; g.l.=1 $p<0,001$), quanto pela interação entre esses fatores ($F=6,793$; g.l.=3; $p<0,001$).

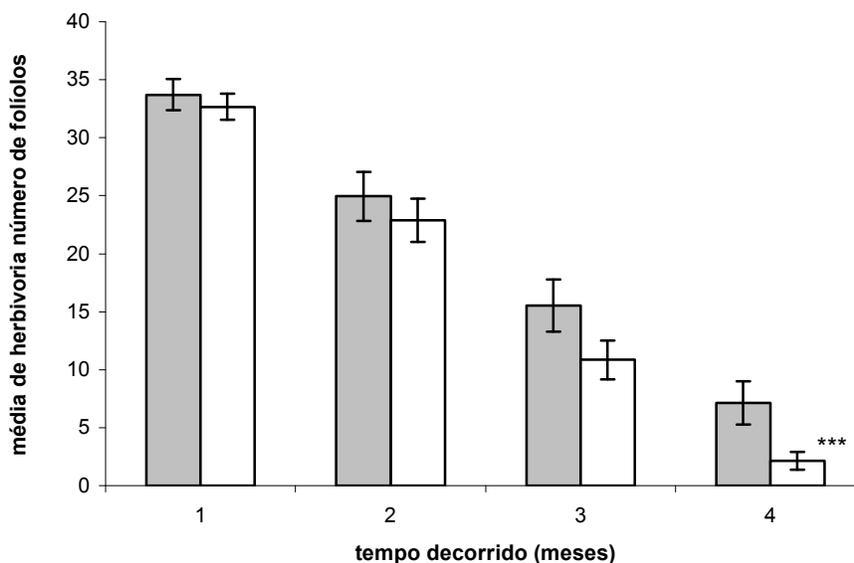


Figura 18. Média de herbivoria (média do número de folíolos restantes ao longo do tempo) de *Ch. debilis*, em plantas com formigas (controle, barras escuras) e sem formigas (tratamento, barras claras) ao longo de quatro meses de experimento. (N = 60). Diferença significativa ($p < 0,001$; Anova para medidas repetidas), sinalizada na figura por "***".

Quanto maior o tempo de permanência das formigas em *Ch. debilis*, menor o grau de herbivoria foliar, ou seja, há uma proteção progressiva à planta por parte das formigas, conforme indica o gráfico da Figura 18, onde os folíolos das plantas controle mantiveram-se em uma média maior ao longo do tempo, ao contrário das plantas sem formigas

4.9.2. Experimento II.

No segundo experimento, realizado exclusivamente com plantas onde estavam presentes *Camponotus cingulatus*, os testes confirmaram os resultados anteriores. A ANOVA para medidas indica que a manutenção do número de folíolos nas plantas (N=18), dependeu dos três fatores: 1- do tempo de experimentação (F=4,236; g.l.=4, p<0,001), 2- da presença ou ausência de *C. cingulatus*. (F=530,755; g.l.=1; p<0,001) e, 3- da interação entre os fatores biótico (formigas) e abiótico (tempo) (F=5,790; g.l.=4; p<0,001) (Figura 19).

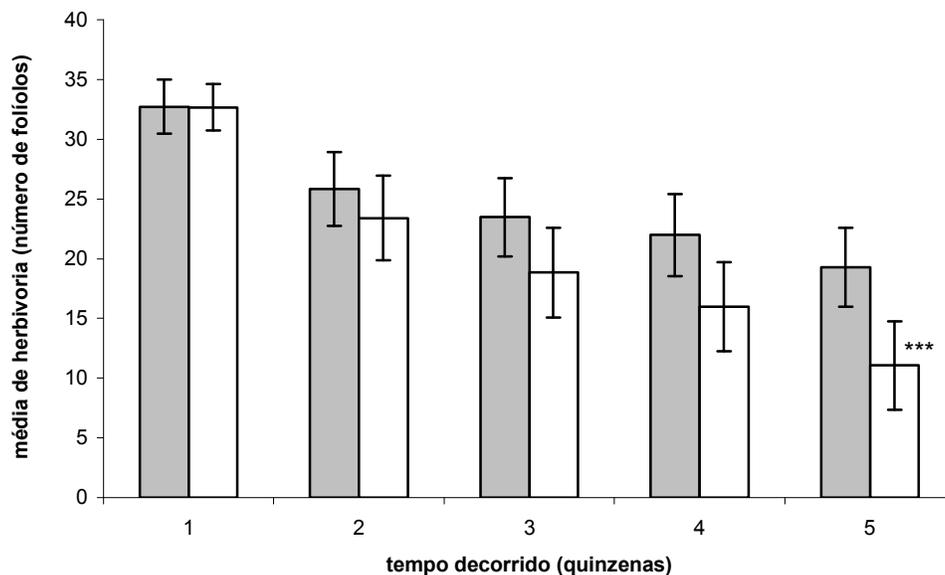


Figura 19. Média de herbivoria (média do número de folíolos restantes ao longo do tempo) de *Ch. debilis*, em ramos com *Camponotus cingulatus* (controle, barras escuras) e sem formigas (tratamento, barras claras) ao longo de cinco quinzenas de experimento. (N=18). Diferença significativa ($p < 0,001$; Anova para medidas repetidas), sinalizada na figura por "***".

5. Discussão

Estudos recentes têm mostrado que a abundância e diversidade das associações formigas-plantas são particularmente significativas na região tropical (OLIVEIRA & OLIVEIRA-FILHO, 1991; RICO-GRAY, 1993; DEL-CLARO *et al.*, 1996; OLIVEIRA & PIE, 1998). A atividade das formigas sobre a vegetação pode gerar uma enorme variedade de interações formigas-plantas-herbívoros (BEATTIE, 1985; DAVIDSON & MCKEY, 1993; BRONSTEIN, 1998; DEL-CLARO, 2004). As observações de história natural, fenologia e herbívoros associados a *Ch. debilis* no cerrado indicam que esta espécie parece se enquadrar nessa discussão. Plantas de cerrado parecem apresentar uma grande diversidade de herbívoros que se contrasta com a baixa abundância de cada espécie, principalmente no que se refere a lepidópteros (PRICE *et al.*, 1995). Mais uma vez esse “padrão” parece se repetir para *Ch. debilis*, pois não observou-se nenhuma espécie de herbívoro, ou outros animais em associação, com exceção das formigas, que sejam especialmente abundantes (exceto algumas infestações por hemípteros, ora amplamente parasitados por himenópteros ou predados por larvas de Syrphidae, ora atendidos por formigas). Os táxons de Lepidoptera registrados nesse estudo vêm aumentar a lista das espécies e famílias já conhecidas para essa família de plantas no cerrado. DINIZ & MORAIS

(1995) identificaram *Chamaecrista clausenii* (Benth.) e *Chamaecrista* sp. como hospedeiras de larvas de lepidópteros das famílias Lycaenidae, Pieridae, Hesperidae, Gelechiidae, Limacodidae, Noctuidae, Saturniidae e Tortricidae em cerrados de Brasília.

Analisando abelhas visitantes florais no cerrado, PEDRO (1992) no município de Cajuru, SP; CARVALHO & BEGO (1996) em Uberlândia, MG; e MATEUS (1998) na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP, relataram que a família Anthophoridae parece ser a que apresenta um maior número de espécies de abelhas que visitam as flores do cerrado, seguida por Megachilidae, Halictidae e Apidae. Esses dados corroboram, o que em escala menor, observou-se para *Chamaecrista debilis*. Na Tabela 5, pode-se observar as espécies de abelhas observadas por outros autores que visitam *Chamaecrista* na vegetação de cerrado.

CARVALHO & BEGO (1997) encontraram de uma a três espécies de abelhas visitantes florais de Caesalpinaceae em Uberlândia, MG. Muitos dos gêneros encontrados em *Ch. debilis* também foram encontrados por BALESTERI & MACHADO (1998) visitando flores de *Caesalpinia peltophoroides*, como *Bombus* e *Trigona* (Apidae), *Xylocopa* (Anthophoridae) e *Polybia* (Vespidae). Espécies de *Centris*, gênero encontrado em *Ch. debilis*, também são importantes visitantes florais de outras espécies de *Chamaecrista*, segundo AGUIAR *et al.* (2003), em diferentes biomas, como na caatinga (*Ch. belemii*, *Ch. nictitans*, e *Ch.*

pascuorum), em campos rupestres (*Ch. cipoana* e *Ch. papillata*) e em restingas (*Ch. racemosa*). Comparações entre as faunas de herbívoros e visitantes florais de um mesmo táxon vegetal, podem ser importantes ferramentas para uma melhor compreensão da importância e do quão abrangentes podem ser as relações tróficas que se estabelecem a partir de um único produtor primário (THOMPSON, 2005). O estudo dessas relações é uma importante ferramenta para a identificação dos conjuntos de sistemas ecológicos que possam vir a substanciar a determinação de uma dada área, como prioritária ou não, para questões conservacionistas (veja OLIVEIRA & DEL-CLARO, 2005 e citações). Em uma perspectiva mais recente e realista, a biodiversidade deve ser vista e avaliada também se considerando a extrema riqueza inerente às interações animais-plantas, incluindo além das relações tróficas (PRICE, 2002), aspectos das histórias de vida, biologia e comportamento das espécies relacionadas (OLIVEIRA & DEL-CLARO, 2005).

Pequenas variações climáticas podem ter impacto significativo sobre os resultados finais de interações ecológicas (MARQUIS & BRAKER, 1994; DEL-CLARO & OLIVEIRA, 2000). Contrariando o esperado, florescimento de Novembro a Julho e frutificação de Janeiro a Dezembro (BATALHA & MANTOVANI 2000), na área de estudo *Ch. debilis* floresceu em Agosto (em 2004) e Setembro (em 2005), anos com condições meteorológicas semelhantes.

Tabela 5. Abelhas visitantes florais registradas para espécies de *Chamaecrista* em áreas de cerrado em Cajuru-SP (PEDRO, 1992) e Luiz Antônio-SP (MATEUS, 1998 e este trabalho, 2006); (1- *Chamaecrista* sp. - provavelmente *Ch. debilis*; 2- *Ch. debilis*; 3- *Ch. desvauxii* (Collad.) Killip; 4- *Ch. flexuosa* (L.) Greene; 5- *Ch. nictitans* (L.) Moench).

<u>Família</u>	<u>Espécie de abelha</u>	<u>Planta visitada</u>	<u>Trabalho de referencia</u>
Anthophoridae	<i>Bombus morio</i> (Swederus, 1787)	1,2	MATEUS(1998), este trabalho (2006)
	<i>Centris tarsata</i> Smith, 1874	2	este trabalho (2006)
	<i>Exomalopsis fulvofasciata</i> Smith, 1879	3,5	PEDRO (1992), MATEUS(1998)
	<i>Epicharis flava</i> (Friese, 1900)	1	MATEUS(1998)
	<i>Epicharis minima</i> Friese, 1904	1	MATEUS(1998)
	<i>Epicharis schrottky</i> Friese, 1899	1	MATEUS(1998)
	<i>Paratetrapedia</i> sp.	1	MATEUS(1998)
	Aff. <i>Ptilotopus</i>	2	este trabalho (2006)
	<i>Xylocopa suspecta</i> Moure & Camargo, 1988	1	PEDRO (1992), MATEUS(1998)
	<i>Xylocopa muscaria</i> (Fabr., 1775)	2	este trabalho (2006)
Apidae	<i>Tetragona clavipes</i> (Fabricius, 1804)	2,5	PEDRO (1992), este trabalho (2006)
	<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	1,5	PEDRO (1992)
	<i>Trigona hyalinata</i> (Lepeletier, 1836)	2	este trabalho (2006)
	<i>Paratrigona lineata</i> (Lepeletier, 1836)	2	este trabalho (2006)
	<i>Eulaema nigrita</i> Lepeletier, 1841	2	este trabalho (2006)
Colletidae	<i>Ptiloglossa aenigmatica</i> Moure, 1945	4	PEDRO (1992)
	<i>Hylaeus</i> sp.	2	este trabalho (2006)
Halictidae	<i>Pseudaugochloropsis graminea</i> (Fabr., 1804)	2,3	PEDRO (1992), MATEUS(1998), este trabalho (2006)
	<i>Augochlora chapadea</i> (Cockerrel)	3	MATEUS(1998)
	<i>Augochloropsis pandrosos</i> (Schrottky, 1909)	1	MATEUS(1998)
	<i>Augochloropsis sparsilis</i> (Vachal, 1903)	1	MATEUS(1998)
	<i>Caenohalictus incertus</i> Schrottky, 1902	1	MATEUS(1998)
	<i>Pseudaugochlora</i> sp.	2	este trabalho (2006)
Megachilidae	<i>Anthidium sertanicola</i> Moure & Urban 1964	5	PEDRO (1992)

Variações nos períodos de floração e frutificação dos vegetais são comuns, dependendo principalmente de alterações anuais na pluviosidade e temperatura (*e.g.* RAVEN *et al.*, 2001) Esses fatores sugerem que outras interações possam ser identificadas para o sistema envolvendo *Ch. debilis*, formigas e artrópodes associados, dependendo das variações meteorológicas ao longo dos anos.

Os resultados dos experimentos com exclusão de formigas indicam que no seu conjunto ou mesmo de forma isolada (*C. cingulatus*), as formigas atraídas pelos NEFs de *Ch. debilis* têm um efeito positivo e significativo sobre a redução da herbivoria na planta. As observações de ataques a cerambicídeos e escarabeídeos por parte de *C. cingulatus* são muito importantes, já que alguns autores, como BRONSTEIN (1998), argumentam que poucas vezes foi vista a ação efetiva das formigas, atacando potenciais herbívoros, colocando em dúvida a ação protetora das formigas, mesmo quando comprovada indiretamente por experimentos de exclusão de formigas (*e.g.* DEL-CLARO *et al.*, 1996). As teias tecidas por larvas de Lepidoptera e a evitação do contato por parte dos proscopídeos e tefritídeos com as formigas são formas de defesa contra os predadores. Parece ser comum que herbívoros (ou mesmo visitantes de NEFs não-formicídeos) evitem o contato com as formigas. De fato, há espécies de Lepidoptera nas quais fêmeas grávidas de espécies não mirmecófilas, são capazes de reconhecer

plantas visitadas por formigas e evitar a oviposição nestes vegetais (FREITAS & OLIVEIRA, 1996; OLIVEIRA, 1997).

No experimento I, a porcentagem maior de folhas novas, em relação às outras estruturas, em plantas com formigas, pode ser um indicativo de que as defesas são concentradas na estruturas meristemáticas, que são mais vulneráveis e sua perda traria maior prejuízo à planta (HEIL & MCKEY, 2003). RUTTER & RAUSHER (2004) sugeriram que em *Chamaecrista fasciculata*, a alta presença de folhas novas, com grande qualidade nutricional na planta, pode indicar um benefício ainda maior da presença das formigas, associadas aos NEFs, já que em florestas tropicais secas a herbivoria de folhas novas representa o dobro da de folhas maduras (COLEY & BARONE, 1996). Deve-se ressaltar que os dois experimentos quantificando a herbivoria na presença ou ausência de formigas começaram durante a estação seca, compreendendo o início da estação úmida, quando a taxa de herbivoria e a abundância de herbívoros costuma ser maior na região tropical (MARQUIS & BRAKER, 1994; COLEY & BARONE, 1996). Como este é também o período de maior crescimento vegetativo em *Ch. debilis*, estes fatores ressaltam a importância da associação com formigas para a redução da herbivoria foliar.

A abundância de mutualismos entre formigas e plantas é particularmente notável em habitats tropicais (BRONSTEIN, 1998).

Porém, outros artrópodes podem competir com as formigas pelos NEFs, como abelhas e dípteros (O'DOWD, 1979; HEIL *et al*, 2003), além de, potencialmente, mutilídeos, todos encontrados alimentando-se em NEFs de *Ch. debilis*.

Sem dúvida, o néctar extrafloral não é a única fonte de alimento para as formigas, e sim uma fonte complementar, como citam DAVIDSON *et al*. (2003) e HEIL & MCKEY (2003), onde várias formigas que são associadas às plantas utilizam-se de fonte alimentar "externa", para suprir a falta de proteínas no néctar extrafloral. Para tanto, as formigas buscam recursos como exsudatos de hemípteros, ou predam outros artrópodes (O'DOWD, 1979), como foi observado para *Camponotus cingulatus*, predando cupins logo após a primeira chuva da estação úmida de 2005. As formigas têm o objetivo principal de proteger um recurso alimentar previsível no tempo e no espaço, o néctar extrafloral, protegendo indiretamente a planta quando forrageiam nesse substrato ambiental por proteína. Exemplos de mutualismos facultativos como esse, podem ocorrer mesmo em alguns casos em que a planta possui membracídeos atendidos por formigas (MESSINA, 1981; OLIVEIRA & DEL-CLARO, 2005).

Os predadores não formicídeos encontrados em *Ch. debilis* – Mantodea e Aranae – nunca foram vistos predando outros animais (exceto para *Latrodectus geometricus* e *Ectatomma tuberculatum*). As

aranhas estiveram presentes constantemente e em grande número em *Ch. debilis*, principalmente indivíduos de *L. geometricus* (Theridiidae). Segundo GASTREICH (1999), plantas com aranhas (*Dipoena banksii*: Theridiidae) tem graus maiores de herbivoria, enquanto que RUHREN & HANDEL (1999) comprovaram que aranhas da família Salticidae beneficiaram *Chamaecrista nictitans*, proporcionando a maior produção de sementes do que plantas sem aranhas.

Segundo BRONSTEIN (1998), há três diferentes formas de variação no mutualismo: Aquelas onde diferentes espécies mutualistas conferem diferentes graus de benefício umas às outras; Quando quantidade de mutualistas também é importante para o sucesso da associação; Quando há a necessidade de mutualistas, já que, em certos habitats, as plantas, por exemplo, podem ser mais tolerantes aos danos causados por herbívoros, produzindo níveis maiores de defensivos químicos (MARQUIS, 1992) e até mesmo produzindo recompensas somente quando necessita dos mutualistas (BRONSTEIN, 1998). Em uma mesma comunidade podem existir diferentes necessidades de mutualistas, como, por exemplo, a alocação de recursos para produção de maiores níveis de defesas químicas em detrimento da falta de mutualistas em diferentes situações, espaciais ou temporais, criando, segundo BRONSTEIN (1998), um mosaico de custo-benefício entre os mutualistas. No caso estudado, conseguiu-se determinar que as

formigas efetivamente beneficiam *Ch. debilis*, através da redução da herbivoria e que estas provavelmente se beneficiam com a associação, principalmente através da ingestão de néctar extrafloral (DAVIDSON *et al.*, 2003). Entretanto, as observações naturalísticas de campo, sugerem que essa seja uma relação facultativa, para os dois membros da interação. As interações formigas-plantas-herbívoros ocorrem em todos os ecossistemas terrestres, variando entre facultativas e obrigatórias, porém sendo em sua maioria facultativas (BEATTIE, 1985; DAVIDSON & MCKEY, 1993; BRONSTEIN, 1998).

6. Conclusão

Especialmente em florestas tropicais, as relações evolucionárias entre herbívoros e plantas têm resultado em uma expressiva variedade de adaptações e interações (COLEY & BARONE, 1996). Interações entre formigas e plantas têm propiciado uma grande contribuição para o começo de nosso entendimento sobre o mutualismo (BRONSTEIN, 1998).

Apesar de alguns trabalhos não evidenciarem a proteção às plantas por parte das formigas (*e.g.* O'DOWD & CATCHPOLE, 1983), a maioria dos experimentos de exclusão têm mostrado que as formigas realmente podem beneficiar a planta, normalmente reduzindo o impacto da herbivoria (BRONSTEIN, 1998), comprovando que os benefícios da produção de néctar excedem os custos (RUTTER & RAUSHER, 2004).

Neste estudo, foi comprovado que a presença das formigas em *Chamaecrista debilis* resulta em um grau menor de herbivoria, em relação às plantas sem formigas. Dentre as espécies agressivas de formigas, destaca-se *Camponotus cingulatus*, para qual a proteção à planta foi especificamente comprovada.

O mutualismo pode conferir grandes custos aos parceiros (OLIVEIRA & DEL-CLARO, 2005), incluindo custos de localização, atração e recompensa (DEL-CLARO & OLIVEIRA, 1996), sendo que, para

desenvolver uma estrutura para o entendimento das condições que favoreceram a evolução e manutenção do mutualismo, será crucial identificar estes custos, medindo-os, e estudando os fatores ecológicos que os direcionam, inclusive novas pressões seletivas, que podem modificar a estrutura trófica das interações (BOUCHER *et al.*, 1982; BRONSTEIN, 1998; MCKEY *et al.*, 2005).

7. Referências Bibliográficas

- ABE, Y. 1988. Trophobiosis between the gall wasp *Andricus symbioticus* and the gall-attending ant, *Lasius niger*. Applied Entomological Zoology, 23: 41-44.
- AGRAWAL, A.A. & RUTTER, M.T. 1998. Dynamics anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. Oikos, 83: 227-236.
- AGUIAR, C.M.L.; ZANELLA, F.C.V.; MARTINS, C.F. & CARVALHO, C.A.L. 2003. Plantas visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera: Apidae) na caatinga para obtenção de recursos florais. Neotropical Entomology 32(2): 247-259.
- BALESTERI, F.C.D. M. & MACHADO, V.L.L. 1998. Entomofauna visitante de sibipiruna (*Caesalpinia peltophoroides* Benth.) (Leguminosae) durante seu período de floração. Revta. Bras. Ent. 41(2-4): 547-554.
- BATALHA, M.A.; MANTOVANI, W. & MESQUITA JÚNIOR, H.N. 2001. Vegetation structure in cerrado physiognomies in south-eastern. Braz. J. Biol. 61: 475-483.
- BARROSO, G.M. Sistemática de Angiospermas do Brasil. Imprensa Universitária, V. 2. Viçosa. MG. 1991, 377p.
- BENTLEY, B. & ELIAS, T.S. 1983. The biology of nectaries. Columbia University Press, New York, Pp 174-203.
- BORTOLUZZI, R.L.C.; CAMARGO, R.A. & MIOTTO, S.T.S. O gênero *Chamaecrista* (Breyne) Moench (Leguminosae – Caesalpinioidea) na

região Sul do Brasil. Em resumos, 53º Congr. Nac. Bot., Recife – PE, p. 454. 2002.

BOUCHER, D.H.; JAMES, S. & KEELER, K.H. 1982. The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 315-347.

BRONSTEIN, J.L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30: 150-161.

CARVALHO, A.M.C. & BEGO, L.R. 1996. Studies on Apoidea fauna of cerrado vegetation at the Panga Ecological Reserve, Uberlândia, MG, Brazil. *Revta. Bras. Ent.* 40(2): 147-156.

CARVALHO, A.M.C. & BEGO, L.R. 1997. Exploitation of available resources by bee fauna (Apoidea-Hymenoptera) in the Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia, state of Minas Gerais, Brazil. *Revta. Bras. Ent.* 41(1): 101-107.

COLEY, P.D. & BARONE, A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335.

CONCEIÇÃO, A.S.; QUEIROZ, Z.P. & LEWIS, G.P. Novas espécies de *Chamaecrista* Moench (Leguminosae – Caesalpinoideae) da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Sitintibus série Ciências Biológicas*, v.1, n.2, p. 112-119, 2001.

CRAWLEY, M.J. 1983. *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*. University of California Press. Berkeley.

DEL-CLARO, K. & OLIVEIRA, P.S. 1996. Honeydew flicking by treehoppers provide cues to potential tending ants. *Anim. Behav.* 51: 1071-1075.

- DEL-CLARO, K. & SANTOS, J. 2000. A função dos nectários extraflorais em plantas do cerrado *In*: Temas Atuais em Botânica ed. Brasília: Embrapa, p. 84-89.
- DEL-CLARO, K. 2004. Multitrophic Relationships, Conditional Mutualisms, and the Study of Interaction Biodiversity in Tropical Savannas. *Neotropical Entomology* 33: 665-672.
- DINIZ, I.R. & MORAIS, H.C. 1995. Larvas de Lepidoptera e suas plantas hospedeiras em um cerrado de Brasília, DF, Brasil. *Revta. Bras. Ent.* 39(4): 755-770.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Maracanga* (Euphorbiaceae) in Malasya: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. *Biol. J. Linnean Soc.* 44: 287-305.
- FERNANDES, G.W. 1994. Plant mechanical defenses against herbivory. *Revta. Bras. Ent.* 38(2): 421-433.
- FUENTE, M.A.S. & MARQUIS, R.J. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118:191-202.
- GASTREICH, K.R. 1999. Trait-mediated indirect effects of a theridiid spider on an ant-plant mutualism. *Ecology* 80(3): 1066-1070.
- GULLAN, P.J. & CRANSTON, P.S. 1994. *The insects: An Outline of Entomology*. London: Chapman & Hall.

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

HEIL, M.; HILPERT, A.; KRÜGER, R. & LINSENMAIR, K.E. 2003. Competition among visitors to extrafloral nectaries as a source of ecological costs of an indirect defence. *Journal of Tropical Ecology* 20: 201-208.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. 1990. *The ants*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

IRWIN, H.S. & BARNEBY, R. 1982. The American Cassinae. A synoptical revision of Leguminosae tribe Cassieae subtribe Cassinae in The New World. *Mem. NY Bot. Gard.* 35: 1-918.

IRWIN, H.S. & BARNEBY, R. 1987. Novelties in *Chamaecrista* section *Absus* (Caesalpinaceae). *Brittonia*. 39(1): 7-10.

JANZEN, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: pp. 249-275.

JOLIVET, P. 1998. *Interrelationship Between Insects and Plants*. CRC Press.

- KUKALOVÁ-PECK, J. 1992. Fossil History and the Evolution of Hexapod Structures. *In: The Insects of Australia*. 2ª edição. Vol. I. CSIRO, Melbourne Univ. Press.
- LABANDEIRA, C.C. & SEPKOSKI, J.J. 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science* 261: 310-315.
- LABANDEIRA, C.C. 1998. Early history of arthropod and vascular plant associations. *Annual Review of Earth and Planetary Science* 26: 329-377.
- LEWINSOHN, T.M.; FREITAS, A.V.L. & PRADO, P.I. 2005. Conservation of terrestrial Invertebrates and their habitats in Brazil. *Conservation Biology* 19: 610-615.
- MACHADO, R.B.; RAMOS NETO, M.B.; PEREIRA, P.; CALDAS, E.; GOLÇALVES, D.; SANTOS, N.; TABOR, K. & STEININGER, M. 2004. Estimativas de perda da área do cerrado brasileiro. *Conservation International do Brasil*, Brasília.
- MARCHIORI, J.N.C. *Dendrologia das angiospermas: Leguminosas*. Ed Univ. Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 1997,199p.
- MARQUIS, R.J. & BRAKER, H.E. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact. Pp. 261-281 *in: McDade, L.A.; Mawa, K.S.; Hespenheide, H.A. & Hartshorn, G.S. (eds). La Selva.*

Ecology and natural history of Neotropical rain forest. University of Chicago Press. Chicago. 486 p.

MARQUIS, R.J. 2005. Impacts of herbivores on tropical plant diversity. *In: Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. Burslem, D.; Pinard, M. & Hartley, S. (eds.). Cambridge University Press. Pp. 328-346.

MATEUS, S. 1998. **Abundância relativa, fenologia e visita às flores pelos Apoidea do cerrado da Estação Ecológica de Jataí – Luiz Antônio – SP**. Dissertação de mestrado, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo. 159p.

MCKEY, D.; GAUME, L.; BROUAT, C.; DI GIUSTO, B.; PASCAL, L.; DEBOUT, G.; DALECKY, A. & HEIL, M. 2005. The trophic structure of tropical ant-plant-herbivore interactions: community consequences and coevolutionary dynamics. *In: Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. D. Burslem, M. Pinard & S. Hartley (eds.). Cambridge University Press. Pp. 386-413.

MENDONÇA, R.C., FELFILI, J.M, WALTER B.M.T, SILVA JÚNIOR, M.C., REZENDE, A.V., FILGUEIRAS, T.S., & SILVA, P.E.N. (1998). Flora vascular do cerrado, *in* Sano, S.M., & Almeida, S.P., eds.. Cerrado: ambiente e flora, pp. 288-556. Planaltina, DF, Brazil: EMBRAPA-CPAC.

MESSINA, F.J. 1981. Plant protection as a consequence of ant-membracid mutualism: interactions on Goldenrod (*Solidago* sp.) *Ecology* 62: 1433-1440.

- O'DOWD, D.J. 1979. Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia* 43: 233-248.
- O'DOWD, D.J. & CATCHPOLE, E.A. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp. – ant interactions. *Oecologia* 59: 191-200.
- OLIVEIRA, P.S. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of Cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica* 19: 140-148.
- OLIVEIRA, P.S. & OLIVEIRA-FILHO, A.T. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of Tropical communities in Western Brazil. Pp 163-175. in Price, P. W.; Lewinsohn, T. M.; Femades, G. W. & Benson W. W. (eds). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons Inc. New York.
- 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. & MARQUIS, R.J. *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna*. Columbia University Press, 2002.
- OLIVEIRA, P.S. & FREITAS, A.V.L. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savana. *Naturwissenschaften* 91: 557-570.

- OLIVEIRA, P.S. & DEL-CLARO, K. 2005. Multitrophic interaction in a neotropical savanna: ant-hemipteran systems, associated insect herbivores and a host plant. *In: Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. Burslem, D.; Pinard, M. & Hartley, S. (eds.). Cambridge University Press. Pp. 414-438.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome, p. 91-120. In P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York, 398p.
- PEDRO, S.R.M. 1992. **Sobre as abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em um ecossistema de cerrado (Cajuru, NE do estado de São Paulo): composição, fenologia e visita às flores**. Dissertação de mestrado, Faculdade de Filosofia, Ciência e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo. 200p.
- PIZO, M.A.; OLIVEIRA, P.S. 2000. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic Forest of Southeast Brazil. *Biotropica* 32: 851-861.
- PRICE, P.W.; DINIZ, I.R.; MORAIS H.C. & MARQUES, E.S.A. 1995. The abundance of insect herbivore species in the tropics: High local richness of rare species. *Biotropica* 27: 468-478.
- RAVEN, P.H.; EVERT, R.E. & EICHHORN, S.E. *Biologia Vegetal*. Editora 6ª ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2001.
- RICKLEFS, R.E. 2003. Genetics, evolution and ecological communities. *Ecology* 84: 588-591.

RUHREN, S. & HANDEL, S.N. 1999. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. *Oecologia* 119: 227-230.

RUTTER, M.T. & RAUSHER, M.D. 2004. Natural selection on extrafloral nectar production in *Chamaecrista fasciculata*: the costs and benefits of a mutualism trait. *Evolution* 58:2657-2668.

SANTOS, J.E.; HENKE-OLIVEIRA, C.; TOPPA, R.H. & MOSCHINI, L.E. Disponível em <<http://www.lapa.ufscar.br>>. Acesso em março de 2005.

STRONG, D.R.; LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, R. *Insects on Plants – Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Scientific Publications. 1984. 313 p.

THOMPSON, J.N. 1994. *The Coevolutionary process*. Chicago: University of Chicago Press.

THOMPSON, J.N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. The University of Chicago. 443p.