

Interação entre formigas, herbívoros e nectários extraflorais em *Tocoyena formosa* (Cham. & Schlechtd.) K. Schum. (Rubiaceae) na vegetação do cerrado

Jean Carlos Santos¹
Kleber Del-Claro¹

INTERACTIONS BETWEEN ANTS, HERBIVORES AND EXTRAFLORAL NECTARIES IN *Tocoyena formosa* (CHAM. & SCHLECHTD.) K. SCHUM. (RUBIACEAE) IN CERRADO VEGETATION

ABSTRACT: Extrafloral nectar is a common reward that plants offer to animals. Although *Tocoyena formosa* has been defined as a cerrado plant without extrafloral nectaries, ants feed on its floral nectaries. In this study we investigated, if ants visiting the nectaries of *Tocoyena* may benefit the plant. We tagged individuals without leaves or reproductive structures. Treatment plants received an ant exclusion resin and control plants were maintained in their natural state. We quantified data on leaf herbivory, fruit production, presence of ants and herbivores. The results showed that after flowers were visited by its pollinators the corolla falls but the floral nectary continues active effectively attracting ants. There was

¹ Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais - Instituto de Biologia - Universidade Federal de Uberlândia; CP 593, 38400-902 - Uberlândia, MG. delclaro@ufu.br

no statistical difference in folivory. Although plants with ants have presented heavier fruits, these differences were not statistically significant. The *Ectatomma* spp. was the most efficient in buds and fruits protection than ants absence. Although, our results did not present statistical difference between plants with and without ants, we suggested that new investigations can show temporal and spatial variation in this system.

Key words: *Tocoyena*, Rubiaceae, ants, herbivory, ant-plant interaction.

INTRODUÇÃO

Nectários extraflorais (NEFs) são glândulas secretoras de néctar não envolvidas diretamente com a polinização (FIALA & MASCHWITZ, 1991). Estas estruturas podem ocorrer em todas as partes aéreas da planta e associadas a órgãos reprodutivos (KEELER, 1977; KEELER & KAUL, 1984; MORELLATO & OLIVEIRA, 1994). O néctar extrafloral é uma substância rica em açúcares, aminoácidos, vitaminas, água e outros compostos orgânicos (BENTLEY, 1977b; BAKER *et al.*, 1978). É, portanto, um valioso recurso alimentar para muitos artrópodes (RUHREN & HANDEL, 1999), principalmente formigas dos taxa Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae (OLIVEIRA & BRANDÃO, 1991).

Plantas com NEFs já foram descritas em mais de 93 famílias de Angiospermas (ELIAS, 1983), aproximadamente 2200 espécies (KEELER, 1989), e em Pteridófitas (SCHIMID, 1988; KOPTUR *et al.*, 1998) sendo comumente encontradas em ambientes tropicais (PEMBERTON, 1998). Na flora arbórea dos cerrados do Sudeste do Brasil, os NEFs estão presentes entre 15 a 22% das espécies e, no Centro-Oeste, entre 21 a 26% das espécies (OLIVEIRA & LEITÃO-FILHO, 1987; OLIVEIRA & OLIVEIRA-FILHO, 1991).

Vários estudos têm quantificado a importância da defesa por formigas nas plantas que possuem NEFs (BENTLEY, 1977a, b; HORVITZ & SCHEMSKE, 1984; DEL-CLARO *et al.*, 1996). Entretanto, há casos em que o benefício da presença de

formigas não foi evidenciado (O'DOWD & CATCHPOLE, 1983; RASBROOK *et al.*, 1992). Nestas interações, poucos estudos reconhecem que a qualidade do benefício recebido pelas plantas depende das espécies de formigas e dos herbívoros associados (HORVITZ & SCHEMSKE, 1984; BRONSTEIN, 1994, 1998; DEL-CLARO, 1998).

Para entendermos melhor a interação entre formigas, herbívoros e plantas com NEFs, no cerrado, procuramos estudar *Tocoyena formosa* (Cham. & Schlechtd.) K. Schum. (Rubiaceae) que tem distribuição desde o Paraguai até as Guianas, atravessando o Brasil (SILBEBAUER-GOSTTSBERGER *et al.*, 1992). Os indivíduos de *T. formosa* ocorrem como arbustos, bem como árvores, com altura média de 1,7m. As folhas são pecioladas, com o limbo alcançando até 25cm de comprimento e 15cm de largura. Apresentam inflorescências multiflorais com flores grandes, tubulosas, de coloração amarelada ou branca amarelada. A floração ocorre de outubro a dezembro e, algumas vezes, até janeiro (SILBEBAUER-GOSTTSBERGER *et al.*, 1992). O principal polinizador dessa espécie é a mariposa-falcão *Agrius cingulatus* (SILBEBAUER-GOSTTSBERGER, 1972). O fruto formado é uma baga globosa, mostrando nitidamente os restos do cálice (FERRI, 1969). Após a queda da corola, o ovário exposto mantém o disco nectarífero da base do cálice produtivo. Especula-se que esses nectários possam, a partir da queda da corola, assumir a função de um nectário extrafloral.

Neste estudo, procuramos responder às seguintes questões. (1) Após a fecundação da flor, nectários florais de *T. formosa* podem atuar como nectários extraflorais? (2) Quais as espécies de formigas, herbívoros e outros insetos que visitam a planta? (3) As formigas atraídas pelos nectários de *T. formosa* produzem algum efeito sobre a herbivoria foliar e a produção de frutos?

MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos de campo foram realizados na área da reserva de cerrado sentido restrito, (GOODLAND, 1971) do clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), Uberlândia - Sudeste do Brasil (18°57'S; 48°12'W), entre os

meses de julho a dezembro de 1998. Nos três primeiros meses, os horários de observações foram entre 08:00h e 11:00h (N = 8 visitas). Nos meses seguintes, foram feitas observações entre 14:00h e 17:00h (N = 8 visitas) e apenas uma visita realizada no período noturno entre 18:00h e 22:00h. Estabeleceu-se, assim, o total de 17 visitas ao campo e 52 horas de observações. Segundo a classificação de Köppen, o clima predominante na área de cerrado é do tipo AW megatérmico, com estações de seca e chuva bem definidas, podendo ocorrer altas temperaturas no verão (acima de 35°C) e geadas no inverno (DEL-CLARO *et al.*, 1996). As médias de precipitação e temperatura anual na área de estudo podem chegar a 1550mm e 22°C, respectivamente (ROSA *et al.*, 1991).

Foram selecionados aleatoriamente 50 indivíduos de *T. formosa*, todos de estatura similar (0,5 – 1,5m) e desenvolvimento, divididos, por sorteio, em dois grupos: tratamento e controle. As plantas do grupo controle (N = 35) foram mantidas em seu estado natural. No grupo tratamento (N = 15) excluímos manualmente as formigas e aplicamos uma resina, Tanglefoot®, a 20 cm do solo. Esta resina é atóxica, não afeta as plantas, e atua como uma barreira física impedindo o acesso de formigas à planta (DEL-CLARO *et al.*, 1996). Semanalmente, foram quantificadas e qualificadas as espécies de insetos herbívoros e formigas presentes em cada indivíduo de cada grupo. Monitorou-se o comportamento dos insetos e suas interações com a planta e seus visitantes. Herbívoros e formigas de plantas não experimentais foram coletados para identificação das espécies.

Dados gerais da fenologia, como período de predomínio de folhas, número de flores e frutos, foram tomados durante todo o experimento para cada planta experimental. A herbivoria inicial, quantificada no mês de agosto, foi considerada zero devido ao fato das plantas começarem a rebrotar após um período sem folhas. Em dezembro, foram colhidas seis folhas de cada planta, oriundas de diferentes partes (duas da base, duas do meio e duas do ápice). Posteriormente, todas as folhas foram prensadas, secas e quantificada a herbivoria foliar final através do método da "grade milimetrada". Nesta técnica, a lâmina foliar é desenhada em um papel milimetrado e quantificada a proporção da área herbivorada e não herbivorada (DEL-CLARO *et al.*, 1996).

No final de dezembro, todos os frutos, maduros ou não, foram colhidos no mesmo dia, secos em uma estufa regulada a 100°C de temperatura por uma semana e pesados em seguida. Os botões florais, flores e frutos foram quantificados durante todo o período para posterior verificação da influência das formigas sobre a reprodução da espécie vegetal estudada.

Para avaliar o efeito da presença de formigas na produtividade e reprodução de *T. formosa*, nós dividimos o número de frutos formados pelo número de botões produzidos de cada planta para se determinar a razão e proporção reprodutiva da espécie. O teste "U" de Mann-Whitney (ZAR, 1984) foi empregado para a comparação de médias.

RESULTADOS

Os nectários de *T. formosa* continuaram ativos mesmo após a queda da corola até o final da frutificação e efetivamente atraíram várias formigas que visitaram as plantas (Figura 1).

Figura 1. Formigas *Zacryptocerus pusillus* visitando um nectário extrafloral em *Tocoyena formosa* (Rubiaceae).

Foram observadas 22 espécies de formigas visitando *T. formosa* no período diurno e noturno (Tabela 1). *Camponotus* foi o gênero mais abundante nas plantas, seguido por *Zacryptocerus pusillus*, *Pseudomyrmex* e *Ectatomma* (Tabela 1). Todas as formigas visitaram preferencialmente os nectários, em todos os estágios de desenvolvimento. *Pseudomyrmex* spp. forrageavam com maior frequência as folhas das plantas (Tabela 2). Os indivíduos amostrados de *T. formosa* apresentaram brotos e crescimento vegetativo em agosto. Em setembro, haviam plantas com folhas bem desenvolvidas e botões florais (70% dos indivíduos). Em outubro, ocorreu o período de floração (60% dos indivíduos). A frutificação iniciou-se em novembro (60% dos indivíduos) (Figura 2). Gradualmente as plantas perderam todos os seus frutos e folhas até começarem a brotar novamente em meados de julho do ano seguinte.

Tabela 1. Frequências de formigas visitantes, diurnas e noturnas, em *Tocoyena formosa* (Rubiaceae), na vegetação do cerrado (C.C.P.I.U.) em Uberlândia - MG.

Sub-família Espécie	Atividade Diurna (D) ou Noturna (N)	Porcentagem (%) do total de plantas visitadas
Formicinae		
<i>Camponotus crassus</i> (Mayr, 1887)	D	36,180
<i>Camponotus</i> aff. <i>blandus</i> (Fr. Smith, 1858)	D	11,560
<i>Camponotus pallescens</i> (Mayr, 1887)	N	0,002
<i>Camponotus rengerii</i> (Emery, 1894)	N	0,502
<i>Camponotus abdominalis</i> (Fabr., 1804)	N	0,002
<i>Camponotus</i> sp.1	D	4,271
<i>Camponotus</i> sp.2	D	0,002
<i>Camponotus</i> sp.3	D	0,002
<i>Brachymyrmex</i> sp.1 (Mayr.)	D	3,266
<i>Brachymyrmex</i> sp.2 (Mayr.)	N	0,002
Myrmicinae		
<i>Zacryptocerus pusillus</i> (Klug, 1824)	D	13,820
<i>Wasmannia</i> sp.	D	2,764
Sp.1	D	0,002
Ponerinae		
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Forel)	D	1,507
<i>Ectatomma quadridens</i> (Fabr., 1793)	D	7,538
<i>Ectatomma</i> sp. (Fr. Smith)	D	0,002
<i>Pachycondyla villosa</i> (Fr. Smith)	D	0,002
Pseudomyrmicinae		
<i>Pseudomyrmex</i> aff. <i>gracilis</i> (Fabr., 1804)	D	6,784
<i>Pseudomyrmex</i> aff. <i>pallidus</i> (Fr. Smith, 1855)	D	4,523
<i>Pseudomyrmex</i> sp. (Lund)	D	0,002
Dolichoderinae		
Sp.1	D	4,774
Sp.2	D	0,002

Tabela 2. Frequências de formigas em nectários e em folhas de *Tocoyena formosa*, na vegetação do cerrado (C.C.P.I.U.) em Uberlândia - MG.

Jean Carlos Santos e Kleber Del-Claro

Espécie	Posição das Formigas na Planta	
	Nectários	Folhas
<i>Camponotus</i> spp.	59,60%	40,40%
<i>Zacryptocerus</i> spp.	89,13%	10,87%
<i>Ectatomma</i> spp.	93,93%	06,07%
<i>Pseudomyrmex</i> spp.	04,35%	95,65%

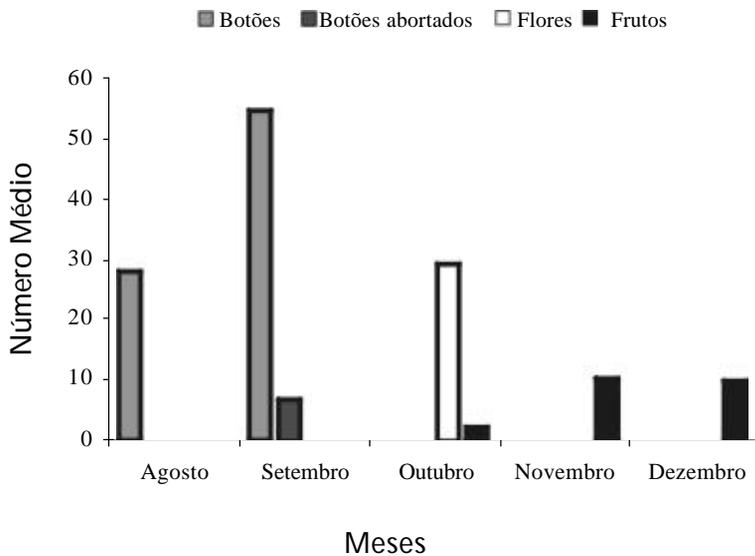


Figura 2. Fenologia dos indivíduos de *Tocoyena formosa* (N = 50), entre os meses de agosto e dezembro de 1998, na reserva de cerrado C.C.P.I.U., Uberlândia - MG.

As formigas foram atraídas por *T. formosa* em três situações: (1) Pelos nectários florais de botões e flores, onde o néctar era colhido entre o cálice e a corola. (2) Após a fecundação e queda da corola, quando o cálice persistia e o néctar continuou sendo produzido nos discos nectaríficos (consideramos a partir deste momento esses nectários como extraflorais. Essas glândulas permaneceram ativas durante todo o desenvolvimento dos frutos até o fim da frutificação.) (3) Por nectários provenientes de abortos de botões florais. A base do cálice também permanecia produzindo néctar (consideramos esses nectários também como extraflorais.) Os abortos florais aconteceram em 60% dos indivíduos amostrados, no total de 208 botões abortados ($X = 7$ D.P. ± 7 ; $N = 29$).

As formigas que visitaram nectários de *T. formosa* não influenciaram a reprodução da planta. Comparando a herbivoria foliar, peso dos frutos, relação frutos/botões e número de herbívoros do grupo controle e do tratamento, verificamos que não houve diferenças significativas entre os dois grupos de plantas (Tabela 3). Apesar de não existirem diferenças significativas nos dados, constatamos uma variação na média a favor de plantas controle. Com exceção da taxa de herbivoria foliar que não apresentou variação na média.

Tabela 3. Comparação da herbivoria foliar (%), peso dos frutos (g), proporção de frutos formados por botões produzidos (frutos/botões) e do número médio de herbívoros entre plantas controle e tratamento de *Tocoyena formosa* (Rubiaceae), na vegetação de cerrado, Uberlândia - MG.

	Herbivoria Foliar ($X \pm$ D.P.)	Peso dos frutos ($X \pm$ D.P.)	Frutos/botões ($X \pm$ D.P.)	Número de herbívoros ($X \pm$ D.P.)
Plantas Controle (N=35)	12,713 \pm 6,956	2,575 \pm 2,292	0,152 \pm 0,168	8,085 \pm 5,293
Plantas Tratamento (N=15)	12,989 \pm 7,059	1,797 \pm 1,649	0,112 \pm 0,124	15,800 \pm 17,685

Os dados não diferem estatisticamente (teste "U" de Mann – Whitney, $p < 0,05$. X = média e D.P. = desvio-padrão).

Não observou-se diferença significativa quando comparados os gêneros de formigas visitantes. No entanto, verificamos que plantas utilizadas por *Ectatomma* (Ponerinae) apresentaram média maior no peso dos frutos e na relação frutos/botões florais, quando comparadas com o grupo tratamento (Tabela 4).

Tabela 4. Comparação da herbivoria foliar (%), peso dos frutos (g), proporção de frutos formados por botões produzidos (frutos/botões) e do número médio de herbívoros entre diferentes gêneros de formigas em plantas de *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) na vegetação de cerrado, Uberlândia - MG.

Espécie	Herbivoria foliar (X ± D.P.)	Peso dos frutos (X ± D.P.)	Frutos/botões (X ± D.P.)	Número de herbívoros (X ± D.P.)
<i>Zacryptocerus</i> spp. (N = 5)	15,197 ± 7,372	2,110 ± 2,280	0,077 ± 0,071	9,800 ± 4,549
<i>Camponotus</i> spp. (N = 21)	11,279 ± 4,934	2,507 ± 2,475	0,139 ± 0,167	8,142 ± 5,092
<i>Ectatomma</i> spp. (N = 5)	14,824 ± 12,821	3,265 ± 1,572	0,271 ± 0,235	4,400 ± 4,449
Outros (N = 4)	14,493 ± 7,628	2,653 ± 2,699	0,164 ± 0,138	10,250 ± 7,544

Os dados não diferem estatisticamente (teste "U" de Mann - Whitney, $p < 0,05$. X = média e D.P. = desvio-padrão).

H herbívoros pertencentes a cinco ordens (Tabela 5), atacaram as plantas em diferentes partes e estruturas. Espécies das ordens Homoptera e Coleoptera foram mais representativas nas plantas. Dentre os herbívoros, três espécies: *Copturus* sp. (Coleoptera: Curculionidae), *Omophoita* sp. (Coleoptera: Alticinae) e *Pseudasellodes warren* (Geometridae: Sterrhinae) destacaram-se pela abundância e frequência. A primeira espécie consome frutos e as outras são folívoras. Formigas *Atta* foram responsáveis por desfolhamento total em 15 indivíduos.

Além de herbívoros, observou-se que outros visitantes não agrediram as plantas em nenhum momento. Coleópteros, hemípteros, himenópteros, dípteros, lepidópteros e blatódeos foram vistos visitando as plantas, preferencialmente nos nectários, tanto florais quanto extraflorais (Tabela 6). A principal espécie

Tabela 5. Abundância de insetos herbívoros em plantas de *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) de grupos controle e tratamento, na vegetação do cerrado (C.C.P.I.U.) em Uberlândia - MG.

Ordem	Plantas Controle	Plantas Tratamento
Coleoptera	109	167
Hemiptera (Homoptera)	58	201
Hemiptera (Heteroptera)	14	21
Lepidoptera	56	65
Hymenoptera	08	26
Orthoptera	12	13
Total	257	493

Tabela 6. Abundância de insetos visitantes em indivíduos de plantas dos grupos controle e tratamento, em *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) na vegetação do cerrado na reserva do C.C.P.I.U. em Uberlândia – MG.

Ordem	Plantas Controle	Plantas Tratamento
Coleoptera	21	26
Hemiptera (Heteroptera)	29	29
Blattodea	08	0
Diptera	07	06
Hymenoptera	14	51
Lepidoptera	0	03
Total	95	130

visitante foi *Conoproctus biplagiatus* Boh. 1836 (Coleoptera: Curculionidae). Aranhas também foram muito frequentes tanto nas plantas controle (N = 16) como no grupo tratamento (N = 15).

DISCUSSÃO

Os nectários florais de *T. formosa*, após a polinização da planta e queda da corola, agem funcionalmente como nectários extraflorais. Segundo a definição de FIALA & MASCHWITZ (1991), nectários florais de *T. formosa* podem atuar como NEFs por não estarem mais envolvidos com a polinização e exercerem outra função. Neste caso, mesmo sendo morfologicamente um nectário floral, funcionalmente esses nectários passariam a ser denominados extraflorais. Es-

tudos indicam que formigas se alimentam de néctar floral sem nenhuma restrição (KOPTUR & TRUONG, 1998). Assim sendo, *T. formosa* possui um mecanismo alternativo para defesa contra herbívoros, aproveitando suas glândulas florais.

Formigas *Camponotus* foram as visitantes mais frequentes em *T. formosa*, o que confirma a superioridade destas espécies em plantas com nectários extraflorais no cerrado (OLIVEIRA *et al.*, 1987; OLIVEIRA & BRANDÃO, 1991; OLIVEIRA *et al.*, 1995; MORELLATO & OLIVEIRA, 1994; DEL-CLARO *et al.*, 1996). Embora não conclusivos, devido ao fato da não observância de diferenças significativas, os resultados sugerem que formigas visitantes dos NEFs conferem proteção a *T. formosa*. Principalmente porque visitavam preferencialmente os nectários localizados nos botões e frutos da planta e excluíram mais herbívoros nesta região do que nas folhas (Tabela 2). Como consequência, as plantas com formigas apresentaram melhor desempenho no peso de frutos e na relação frutos/botões e menor número de herbívoros. Isso também justifica a não variação da média da herbivoria foliar. Segundo OLIVEIRA (1997), quanto mais próximas as formigas estão dos NEFs, maior é a proteção.

Plantas com *Ectatomma* spp. apresentaram média de frutos mais pesados devido ao comportamento agressivo e estacionário destas formigas sobre os NEFs. Estatisticamente, não houve diferenças significativas, pois o número amostral foi muito baixo (N = 5 plantas). Ao contrário da *Ectatomma* spp., as formigas pertencentes ao gênero *Camponotus* são mais ativas e gastavam mais tempo patrulhando folhas e se afastando mais dos botões e frutos (Tabela 2). Pelo seu comportamento agressivo sobre os herbívoros, nas folhas, *Camponotus* spp. apresentou menor média de índice de folivoria do que outras formigas. Estudos indicam que *Camponotus* spp. seja a mais eficiente na exclusão de potenciais herbívoros em folhas (OLIVEIRA *et al.*, 1987; OLIVEIRA, 1997; DEL-CLARO, 1998).

Espécies de formigas visitantes exercem predação e benefícios diferenciais para as plantas (DEL-CLARO, 1998) por moléstia e injúria sobre os herbívoros (FUENTE & MARQUIS, 1999). Estes benefícios podem variar entre microhabitats, com a agressividade da espécie de formiga, com as estratégias defensivas apresentadas pelos insetos herbívoros, bem como com a espécie de planta (OLIVEIRA & PIE, 1998; FUENTE &

MARQUIS, 1999; DEL-CLARO & SANTOS, 2000). Além disso, pode haver uma variação espacial (BARTON, 1986) e temporal do efeito das formigas em plantas com NEFs (BRONSTEIN, 1994).

O efeito das formigas na produtividade das plantas não pode ser detectado estatisticamente devido ao baixo número amostral de plantas. Muitos experimentos reconhecem que a produtividade é maior em plantas com presença de formigas (COSTA *et al.*, 1992; DEL-CLARO *et al.*, 1996; OLIVEIRA, 1997). Outros discutem que o número e as espécies de formigas visitantes são também fatores determinantes em diversas populações de plantas (CUSHMAN & ADDICOTT, 1991; BRONSTEIN, 1994, 1998; OLIVEIRA & PIE, 1998; DEL-CLARO & SANTOS; 2000). Há a possibilidade da existência de uma compensação biológica, não detectada estatisticamente, em que plantas com maior produtividade possuam maior sucesso reprodutivo e ecológico que outras, com isso formigas seriam eficientes mecanismos anti-herbívoros garantindo às plantas que são visitadas uma adaptação melhor ao ataque de herbívoros. Visto que a herbivoria foliar pode afetar tanto diretamente quanto indiretamente a planta, influenciando a fenologia e caracteres florais, produzindo assim uma variação negativa no 'fitness' da planta (BRODY, 1997; STRAUSS, 1997). Outro importante fator, que não se pode analisar, é a proteção de formigas contra a ação de herbívoros fitófagos que não deixam sinal de mastigação nas folhas. Por último, há também a possibilidade, das formigas serem simplesmente exploradoras do néctar nesse sistema (O'DOWD & CATCHPOLE, 1983; RASHBROOK *et al.*, 1992), não beneficiando *T. formosa*.

Formigas podem abordar muitos herbívoros sobre a planta, mas nem sempre estes são predados. Em resposta, os herbívoros como *Copturus* sp. (Coleoptera: Curculionidae), *Omophoita* sp. (Coleoptera: Alticinae) e *Pseudasellodes warren* (Geometridae: Sterrhinae), desenvolveram vários mecanismos morfológicos e comportamentais para evitar o ataque das formigas e inimigos naturais sobre suas plantas hospedeiras (BEGOSSI & BENSON, 1988; DEL-CLARO, 1991; OLIVEIRA & PIE, 1998). Os indivíduos de *Omophoita* sp. além de ficarem camuflados nas folhas de *T. formosa*, também se refugiavam das formigas saltando na vegetação próxima de onde

retornavam apenas quando não se sentiam mais ameaçados.

Esse estudo foi um dos pioneiros a relatar este tipo de interação entre formigas e nectários florais em plantas do cerrado. Os resultados reforçam a idéia de que algumas plantas possuem mecanismos alternativos que atraem formigas que as protejam contra herbívoros. Na medida em que este é um dos primeiros estudos a abordar a função dos nectários florais de uma planta de cerrado após sua polinização, abre novos caminhos para futuras investigações que poderão explorar mais o tema.

AGRADECIMENTOS

J. C. Santos e K. Del-Claro agradecem a C. Campaner e a V. Becker pela identificação dos insetos. A F. Pedroni e a R. Fusconi, pelas sugestões e críticas do manuscrito. Ao C.C.P.I.U. por nos permitir trabalhar em sua reserva. Um especial agradecimento aos amigos do Laboratório de Ecologia Comportamental e Interações e do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Uberlândia, pela ajuda e colaboração neste trabalho. A FAPEMIG projeto nº. 093/99, PIBIC/IC. Ao CNPq processo 101109/00-8, bolsa 03/00 – 02/02 e processo 522168/95-7, bolsa de PQ.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAKER, H.G.; P.A. OPLER & I. BAKER. 1978. A comparison of the amino acid complements of floral and extrafloral nectars. **Bot. Gaz.** **139**(3): 322 – 332.
- BARTON, A.M. 1986. Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. **Ecology.** **67**(2): 495 – 504.
- BEGOSSI, A. & W.W. BENSON. 1988. Host plants and defense mechanisms in *Oedionychina* (Alticinae). p. 57 – 71 *In*: P. JOLIVET. , E. PETITPIERRE. & T. H. HSIAO. (eds.). **Biology of Chrysomelidae**. Kluwer Academic Publisher, London.
- BENTLEY, B.L. 1977a. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* L. (Bixaceae). **J. Ecol.** **65**: 27 - 38.
- BENTLEY, B.L. 1977b. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **8**: 407 - 428.

- BRODY, A.K. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. **Ecology**. **78**(6): 1624 – 1631.
- BRONSTEIN, J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. **Trends Ecol. Evol.** **9**: 214 – 217.
- BRONSTEIN, J.L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. **Biotropica**. **30**(2): 150 – 161.
- COSTA, F.M.C.B.; A.T. OLIVEIRA-FILHO & P.S. OLIVEIRA. 1992. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. **Ecol. Entom.** **17**: 363 - 365.
- CUSHMAN, J.H. & J.F. ADDICOTT. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms, p. 92 – 103. *In*: C.R. HUXLEY & D.F. CUTLER (eds.). **Ant-plant interactions**. Oxford, Oxford Univ. Press, England.
- DEL-CLARO, K. 1991. Notes on mimicry between two tropical beetles in south – eastern Brazil. **J. Trop. Ecol.** **7**: 407 - 410.
- DEL-CLARO, K. 1998. A importância do comportamento de formigas e interações: formigas e tripes em *Peixotoa tomentosa* (Malpighiaceae), no cerrado. **Revista de Etologia. (n. especial)**: 3 - 10.
- DEL-CLARO, K. & J.C. SANTOS. 2000. A função de nectários extraflorais em plantas do cerrado, p. 84 – 89. *In*: T.B. CAVALCANTI *et. al.* (ed.). **Tópicos atuais em botânica**. Brasília, Embrapa ed. 400p.
- DEL-CLARO, K.; V. BERTO & W. RÉU. 1996. Effect of herbivore deterrence by ants increase fruit set in an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). **J. Trop. Ecol.** **(12)**: 887 - 892.
- ELIAS, T.S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution, p. 174 – 203. *In*: B. L. BENTLEY & T.S. ELIAS (eds.). **The Biology of nectaries**. Columbia Univ. Press, New York, 259p.
- FERRI, M.G. 1969. **Plantas do Brasil: espécies do cerrado (Plants of Brazil: species of the cerrado)**. Ed. Edgard Bliicher Ltda. São Paulo. 244p.
- FIALA, B. & U. MASCHWITZ. 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. **Biol. J. Linnean Soc.** **44**: 287 - 305.
- FUENTE, M.A.S. DE LA & R. MARQUIS. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a

- Neotropical rainforest tree. **Oecologia**. **118**: 192 – 202.
- GOODLAND, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. **J. Ecol.** **59**: 411 - 419.
- HORVITZ, C.C. & D.W. SCHEMSKE. 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. **Ecology**. **65**(5): 1369 - 1378.
- KEELER, K.H. 1977. The extrafloral nectaries of *Ipomoea carnea* (Convolvulaceae). **Amer. J. Bot.** **64**: 1184 – 1188.
- KEELER, K.H. 1989. Ant-plant interactions, p. 207 – 242. *In*: W. G. ABRAHAMSON (ed.). **Plant-Animal Interactions**. McGraw Hill, New York, 481p.
- KEELER, K.H. & R.B. KAUL. 1984. Distribution of defense nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). **Amer. J. Bot.** **71**(10): 1364 – 1372.
- KOTPUR, S. & N. TRUONG. 1998. Facultative ant-plant interactions: Nectar sugar preferences of introduced pest ant species in South Florida. **Biotropica**. **30**(2): 179 – 189.
- KOPTUR, S.; V. RICO-GRAY & M. PALACIOS-RIOS. 1998. Ant protection of nectaried fern *Polypodium plebeium* in central Mexico. **Amer. J. Bot.** **85**(5): 736 – 739.
- MORELLATO, L.P.C. & P.S. OLIVEIRA. 1994. Extrafloral nectaries in the tropical tree *Guarea macrophylla* (Meliaceae). **Can. J. Bot.** **72**: 157 - 160.
- O'DOWD, D.J. & E.A. CATCHPOLE. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp. - ant interactions. **Oecologia** **59**: 191 - 200.
- OLIVEIRA, P.S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Funct. Ecol.** **11**: 323 – 330.
- OLIVEIRA, P.S. & H.F. LEITÃO-FILHO. 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. & A.T. OLIVEIRA-FILHO. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in Western Brazil, p. 163 – 175. *In*: P.W. PRICE; T.M. LEWINSOHN; G.W. FERNANDES & W.W. BENSON (eds.). **Evolutionary ecology of plant-animal interactions: tropical and temperate comparisons**. New York, John Wiley & Sons, 639p.
- OLIVEIRA, P.S. & C.R.F. BRANDÃO. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerra-

- dos, p. 198 – 212. *In*: D.F.CUTLER & C.R. HUXLEY (eds.). **Ant-Plant Interactions**. Oxford Univ. Press, Oxford, 601p.
- OLIVEIRA, P.S. & M.R. PIE. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. **An. Soc. Entomol. Brasil**. **27**(2): 161-176.
- OLIVEIRA, P.S.; A.F. 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.; C. KLITZKE & E. VIEIRA. 1995. The ant fauna associated with the extrafloral nectaries of *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) in an area of cerrado vegetation in Central Brazil. **Entomol. Month. Mag.** **131**: 77 – 82.
- PEMBERTON, R.W. 1998. The occurrence and abundance of plants with extrafloral nectaries, the basis for antiherbivore defensive mutualisms, along a latitudinal gradient in east Asia. **J. Biogeography**. **25**: 661 – 668.
- RASHBROOK, V.K.; S.G. COMPTON & J.H. LAWTON. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. **Ecology**. **73**(6): 2167 - 2174.
- ROSA, R.; S.C. LIMA & W.L. ASSUNÇÃO. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG.). **Sociidade e Natureza**. **56**: 45 - 57.
- RUHREN, S. & S.N. HANDEL. 1999. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. **Oecologia**. **119**: 227 – 230.
- SCHMID, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductive nectaries – Historical perspective and terminological recommendations. **The Botanical Review**. **54**(2): 179 – 232.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1972. Anthese und Bestäubung der Rubiaceen *Tocoyena brasiliensis* und *Tocoyena formosa* aus dem Cerrado Brasiliens. **Österr. Bot. Z.** **120**: 1 – 13.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I.; G. GOTTSBERGER & F. EHRENDORFER. 1992. Hybrid speciation and radiation in the neotropical woody genus *Tocoyena* (Rubiaceae). **Pl. Syst. Evol.** **181**: 143 - 169.
- STRAUSS, S.Y. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. **Ecology**. **78**(6): 1640 – 1645.
- ZAR, J.H. 1984. **Biostatistical analyses**. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall. Xiv + 718p.