



Universidade Federal de Uberlândia



Instituto de Biologia

Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos

Naturais

**Ecologia das interações entre formigas e a
mirmecófita *Tococa guianensis* no Cerrado
Brasileiro**

Sinara Cristina de Moraes

UBERLÂNDIA

Maio - 2006

Sinara Cristina de Moraes

**Ecologia das interações entre formigas e a
mirmecófita *Tococa guianensis* no Cerrado
Brasileiro**

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

Orientador

Prof. Dr. Heraldo Luís de Vasconcelos

UBERLÂNDIA

Maio – 2006

Sinara Cristina de Moraes

**Ecologia das interações entre formigas e a
mirmecófita *Tococa guianensis* no Cerrado
Brasileiro**

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

Aprovada em 30 de maio de 2006.

Prof. Dr. Heraldo Luís de Vasconcelos
(Orientador)

Prof. Dra. Cecília Lomônaco de Paula

Dr. Thiago Junqueira Izzo

UBERLÂNDIA

Maio – 2006

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

M827e Moraes, Sinara Cristina de, 1980-
Ecologia das interações entre formigas e a mirmecófita *Tococa guianensis* no Cerrado brasileiro / Sinara Cristina de Moraes. - 2006.
48 f. : il.

Orientador: Heraldo Luis Vasconcelos

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Inseto - Teses. 2..Melastomataceae - Teses. 3. Interação inseto-planta - Teses. I. Vasconcelos, Heraldo Luí . II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 595.7

Elaborado pelo Sistema de Bibliotecas da UFU / Setor de Catalogação e Classificação

Agradecimentos

Em primeiro lugar quero agradecer a Deus por tantas dádivas concedidas (ter ótimos pais, um bom esposo, mestrado, concursos, entre outras) em minha vida.

Agradeço a duas pessoas muito importantes para mim, meus pais (Zideone Joaquim de Moraes e Zélia Maria de Moraes), que são meus amores, meus exemplos de vida, que me ensinaram a acreditar na minha capacidade e que me incentivaram a buscar meu espaço pessoal e profissional, mesmo sabendo que isso poderia significar separação, saudades e lágrimas, uma infinita gratidão tenho ao meu pai pela ajuda no trabalho de campo. Não poderia deixar de agradecer a minha irmã Ana Claudia por me aguentar.

Agradeço ao Ralph Reis de Souza por me acompanhar e ter se tornando meu companheiro para todos os momentos e principalmente por ter agüentando meus inúmeros momentos de stress. Além disso, agradeço pela imensa ajuda no trabalho de campo e sugestões prestadas para este trabalho. Palavras são insignificantes para expressar meu amor e gratidão por você.

Tenho muito a agradecer ao Professor Heraldo L. Vasconcelos, por me aceitar como orientada mesmo achando que eu não conseguiria passar no mestrado (adivinha quem me contou isso?), pela infinita paciência e dedicação. No decorrer desse período reconheci mais que um professor-orientador, um amigo, uma ótima pessoa e um profissional exemplar.

Agradeço a todos os meus professores, sem exceção, admiro todos vocês, desde a Tia Altina até os professores do mestrado, em especial ao Professor Jorge Luis machado Diniz que me possibilitou trabalhar com mirmecologia na época da graduação em Ciências Biológicas na UFG.

Aos amigos de Jataí, Miley de Moraes Barros, Lázara Aline Oliveira, Rhaylla Gimenes, Paulo Lacerda Cabral, Ulysses Gusmão, Vinícius Rodrigues, Juliana Gomide, Marcos Gontijo, Itamar Jesus, que são mais que amigos, verdadeiros irmãos de coração.

Aos amigos de Uberlândia, Cauê Thomé Lopes, Renata Pacheco do Nascimento, Ronan Caldeira Costa, Ricardo I. de Campos, Alexandre Gabriel Franchin, Alan Nilo da Costa, Sandro Gonçalves Moreira, Júlio César de Oliveira Filho, Ernane Vieira Neto, Poliana, Estefane N. L. Siqueira, Mariana Resende, Érika Yano Hisatugo.

Agradeço ao pessoal do pensionato, Dona Penha, Cecília, Nathalia, Milena, Henrique, Plínio, Senhor Manuel.

“O que vale na vida não é o ponto de partida e
sim a caminhada, caminhando e semeando,
no fim terás o que colher.”

Cora Coralina

Sumário

1. Introdução.....	12
2. Objetivos.....	14
3. Material e Métodos.....	15
3.1. Local de estudo.....	15
3.2. Caracterização da espécie.....	20
3.3. Amostragem.....	23
3.3.1. Marcação das plantas e coleta de formigas.....	23
3.3.2. Herbivoria.....	24
3.3.3. Caracterização da Folhagem.....	24
3.3.4. Experimento de Exclusão de formigas.....	25
3.4. Análise dos dados	26
4. Resultados	27
4.1. Riqueza e composição de espécies de formigas.....	27
4.2. Herbivoria.....	28
4.3. Características da Folhagem	30
3.4. Exclusão de formigas.....	35
5. Discussão	37
5.1. Riqueza e composição de espécies de formigas	37
5.2. Herbivoria.....	38
5.3. Características da Folhagem e Exclusão de formigas.....	39
6. Conclusões.....	40
7. Referências Bibliográficas.....	41
8. Anexo.....	47

Legenda das figuras

Figura 1. Mapa mostrando a localização das três áreas de estudo.....	15
Figura 2. Vista geral de algumas das áreas de estudos. (A) Área adjacente ao transecto E1- realizado no Parque Nacional das Emas, (B) transecto U2, realizado na fazenda Experimental do Glória, no município de Uberlândia-MG.....	18
Figura 3. Vista geral de algumas áreas de estudo (A) transecto J1 e (B) transecto J5, ambos realizados no município de Jataí, Sudoeste de Goiás.....	19
Figura 4. (A) <i>Tococa guianensis</i> ; (B) Inflorescência com cinco pétalas róseas em detalhe da <i>Tococa guianensis</i> ; (C) Domácea da <i>Tococa guianensis</i> , localizada na base do peciolo e que abriga formigas.....	22
Figura 5. Diferenças entre as áreas de estudo na porcentagem de plantas de <i>T. guianensis</i> ocupadas por formigas com associação obrigatória com a planta ou sem estas formigas (plantas desocupadas ou plantas com formigas oportunistas).....	28
Figura 6. Nível de herbivoria (proporção da área foliar danificada; dados transformados em arco-seno) em plantas de <i>Tococa guianensis</i> ocupadas por formigas com associação obrigatória com a planta ou sem estas formigas (plantas desocupadas ou plantas com formigas oportunistas).	28
Figura 7. Diferenças entre as áreas de estudo no nível de herbivoria (proporção da área foliar danificada; dados transformados em arco-seno) em plantas de <i>T. guianensis</i>	29
Figura 8. Dureza de folhas jovens (A) e maduras (B) de <i>T. guianensis</i> em função do hábitat e da presença ou não de formigas obrigatórias. J1 = transecto em mata galeria de Jataí onde se amostraram apenas plantas com formigas obrigatórias. J5 = transecto em campo de Jataí onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias. U1 = transecto em mata galeria de Uberlândia onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias.	30
Figura 9. Variação na densidade de tricomas nas folhas de <i>T. guianensis</i> em função do hábitat e da presença ou não de formigas obrigatórias. (A) face inferior de folhas jovens, (B) face inferior de folhas maduras, (C) face superior de folhas jovens, (D) face superior de folhas maduras. J1 = transecto em mata galeria de Jataí onde se amostraram apenas plantas com formigas obrigatórias. J5 = transecto em campo de Jataí onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias. U1 = transecto em mata galeria de Uberlândia onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias.	31
Figura 10. Teor de água em folhas jovens (A) e maduras (B) de <i>T. guianensis</i> em função do hábitat e da presença ou não de formigas obrigatórias. J1 = transecto em mata galeria de Jataí onde se amostraram apenas plantas com formigas obrigatórias. J5 = transecto em campo de Jataí onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias. U1 = transecto em mata galeria de Uberlândia onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias.....	32

Figura 11. Variação no formato da folha (razão entre a largura e o comprimento foliar) de <i>T. guianensis</i> em função do hábitat e da presença ou não de formigas obrigatórias. J1 = transecto em mata galeria de Jataí onde se amostraram apenas plantas com formigas obrigatórias. J5 = transecto em campo de Jataí onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias. U1 = transecto em mata galeria de Uberlândia onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias.....	33
Figura 12. Aspecto geral de uma folha (A) do transecto J1, (B) do transecto J5 e (C) do transecto U1.	34
Figura 13. Diferença entre plantas controle (com formigas obrigatórias) e tratamento (formigas removidas) na densidade de tricomas (A -face inferior, B – face superior) e na dureza de folhas jovens produzidas após a remoção experimental das formigas.	35
Figura 14. Relação entre a área foliar e a densidade de tricomas na face inferior das folhas de plantas controle (com formigas obrigatórias) e tratamento (formigas removidas).....	36
Figura 15. Diferença entre plantas controle (com formigas obrigatórias) e tratamento (formigas removidas) em relação a forma da folha.....	36

Resumo

MORAES, Sinara Cristina. 2006. Ecologia das interações entre formigas e a mirmecófita *Tococa guianensis* no Cerrado Brasileiro. Dissertação de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia-MG. 47 p.

Tococa guianensis (Melastomataceae) é uma das poucas espécies de plantas mirmecófitas que ocorrem no Cerrado Brasileiro e apesar de neste bioma esta espécie ser comumente encontrada em matas galerias e matas ciliares (e eventualmente em formações campestres), pouco se sabe sobre sua interação com formigas. Para isto, foram analisadas três populações de *T. guianensis* no sudeste e centro-oeste Brasileiro. Em Uberlândia, MG, foram amostrados dois fragmentos de mata de galeria, em Jataí, GO, uma área de campo e quatro matas de galeria não fragmentadas (porém com histórico de perturbação antrópica), e no Parque Nacional de Emas, GO, duas matas de galeria não perturbadas.

Em cada uma destas áreas amostrais foi determinada a porcentagem de plantas colonizadas por formigas e as espécies de formigas associadas. Essas foram classificadas como espécies obrigatórias ou não obrigatórias, dependendo do fato de a formiga nidificar regularmente na planta hospedeira. O efeito das formigas obrigatórias sobre a herbivoria da planta hospedeira foi determinado através de comparações no nível de herbivoria entre plantas sem formigas ou com formigas não obrigatórias e plantas com formigas obrigatórias. Foram tomadas medidas da morfologia, do teor de água, dureza e densidade de tricomas das folhas de plantas de duas áreas amostrais em Jataí (uma em mata e outra em campo) e uma em Uberlândia. Finalmente, foi estabelecida uma comparação das características defensivas (dureza e densidade de tricomas) entre plantas com formigas obrigatórias (controle) e plantas cujas formigas foram removidas experimentalmente da planta hospedeira.

Das 238 plantas amostradas, 67,2% tinham formigas obrigatórias (entre as quais *Allomerus* sp. foi a espécie predominante), 21 % outras formigas e 11,8% não possuíam formigas. Houve diferenças significativas entre as três áreas de estudo em relação à proporção de plantas colonizadas por formigas obrigatórias. Enquanto em Jataí e Emas mais de 75% das plantas tinham formigas obrigatórias, em Uberlândia nenhuma das plantas possuíam estas formigas. Apesar de formigas obrigatórias serem comuns nas matas galeria de Jataí, no campo adjacente a uma destas matas elas não ocorreram. A herbivoria em plantas com formigas obrigatórias foi significativamente menor do que em plantas sem formigas ou com outras formigas. A herbivoria foi significativamente maior nas plantas de Uberlândia do que nas plantas de Jataí e Emas, e maior em Jataí do que em Emas. A maior herbivoria em Uberlândia pode ser atribuída à ausência de formigas obrigatórias, enquanto a diferença entre as plantas de Jataí e Emas talvez esteja relacionada ao grau de perturbação das matas destas duas localidades.

Plantas sem formigas obrigatórias (de um fragmento de mata em Uberlândia e de um campo em Jataí) apresentaram diferenças significativas em várias características foliares comparativamente às plantas com formigas obrigatórias (de uma mata em Jataí). As folhas jovens e maduras de plantas com formigas eram mais alongadas (menor razão entre largura e comprimento da folha), tinham maior teor de água, menor dureza e menor quantidade de tricomas em sua face inferior que as folhas de plantas sem formigas (tanto do campo quanto do fragmento de mata). Já a densidade de tricomas na face superior foi independente da presença de formigas e do habitat. As folhas de plantas cujas formigas foram removidas experimentalmente apresentaram maior densidade de tricomas na face inferior do que as plantas controle (com formigas), porém não houve diferenças nas outras características analisadas (dureza, tricoma na face superior e forma da folha). Apesar de não ter sido possível

eliminar completamente as formigas das plantas experimentais, o aumento observado na densidade de tricomas nessas plantas sugere que *T. guianensis* é capaz de induzir defesas alternativas na ausência de formigas ou quando há poucas formigas. A provável capacidade de *T. guianensis* em induzir defesas alternativas ajuda a explicar a existência e a manutenção de populações viáveis desta mirmecófita em locais onde não há formigas mutualistas.

Palavras-chave: mutualismo entre formigas e plantas, herbivoria, defesa induzida, defesa biótica, Cerrado, mata galeria.

ABSTRACT

Tococa guianensis (Melastomataceae) is one of the few existing myrmecophytic species in the Brazilian Cerrado, and although it is commonly found in the gallery forests (and eventually in grassland vegetation) of this biome little is known about the interaction between ants and *T. guianensis*. For this I analyzed three populations of *T. guianensis* in central Brazil. In Uberlândia, Minas Gerais state, I sampled two fragments of gallery forest, in Jataí, Goiás, one grassland and four continuous gallery forests (all with previous human disturbance), and in Emas National Park, Goiás, two undisturbed, continuous gallery forests.

In each sampling site I determined the proportion of colonized plants and the species of associated ant. The latter were classified as obligate or non-obligate species, depending whether the species regularly nested in the plant. The effect of obligate ants on herbivory in the host-plant was determined by comparing herbivory levels between plants with obligate ants and plants without ants or with non-obligate ants. Measurements of leaf shape, water content, toughness and density of trichomes were taken in leaves from plants from two sampling sites in Jataí (one in gallery forest and the other in grassland) and one in Uberlândia. Finally, I compared the defensive characteristics (leaf toughness and trichome density) between plants with obligate ants (control plants) and those whose associated ants were experimentally removed.

Of the 238 plants found, 67.2% had obligate ants (of which *Allomerus* sp. was by far the most common species), 21 % had non-obligate ants, and 11.8% no ants. The proportion of plants colonized by obligate ants varied significantly among sites. While in Jataí and Emas over 75% of the plants had obligate ants, in Uberlândia these ants were not found. Although obligate ants were common in the gallery forest of Jataí, they were absent from adjacent grassland. Herbivory in plants without obligate ants was significantly greater than in plants with obligate ants. Herbivory was significantly greater in plants from Uberlândia than in those from Jataí and Emas, and greater in Jataí than in Emas. The absence of obligate ants may explain the greater herbivory in plants from Uberlândia, while differences between Jataí and Emas may be related to the level of human disturbance in these localities.

Plants without obligate ants (from a forest fragment in Uberlândia and from a grassland in Jataí) presented significant differences in various leaf characteristics comparatively to plants with obligate ants (from a forest in Jataí). Young and mature leaves from plants with ants had a more elongated shape (lower width to length ratio), a greater water content, and lower toughness and lower density of trichomes in the abaxial (lower) side than those from plants without ants (both from the forest and grassland site). The density of trichomes on the adaxial (upper) side of leaves was independent of the habitat and the presence of obligate ants.

Leaves from plants whose ants were removed showed a greater density of trichomes in their lower side than control plants (with ants), but there were no differences in the remaining traits analyzed (leaf shape, toughness, and trichome density in the upper side of the leaves). Although I was not successful in removing obligate ants completely from experimental plants, the observed increase in trichome density suggest that *T. guianensis* is able to induce alternative defenses when ants are absent or rare. The (likely) ability of *T. guianensis* to induce alternative defenses may help to explain the existence and maintenance of viable populations of this ant-plant in the absence of mutualistic ants.

1. Introdução

Os níveis de herbivoria nas plantas variam tanto intra como inter-especificamente (Coley 1983; Dirzo 1984). De uma maneira geral, as diferenças interespecíficas em herbivoria relacionam-se à qualidade do recurso oferecido aos herbívoros (Mattson 1980) e quanto às estratégias de defesa anti-herbivoria desenvolvidas pelas espécies (Bryant & Kuropat, 1980). Essas defesas podem ser mecânicas (e.g. tricomas, espinhos, dureza da folha), químicas (e.g. alcalóides, fenóis e taninos) ou biológicas.

Defesas biológicas, como a associação com formigas, podem ser comparáveis à defesas qualitativas (como alcalóides e compostos cianogênicos) por terem um custo de produção relativamente baixo e por poderem ser realocadas para outras folhas, mas essas defesas têm que ser constantemente produzidas, pois são de degradação rápida. Defesas quantitativas (como taninos e ligninas) são custosas, exigindo muito tempo e energia para sua produção, e uma vez produzidas não podem ser realocadas para outras folhas. Porém, defesas quantitativas são estáveis e só são degradadas após a morte foliar (Mckey 1984).

Muitas evidências dão suporte à idéia de que, em regiões tropicais, muitas formigas podem prover benefícios às plantas as quais estão associadas (Benson 1985). Esses benefícios possibilitam um maior fitness às espécies hospedeiras. Um exemplo dessa associação são as mirmecófitas, que são plantas que produzem estruturas especializadas (as domáceas) para o estabelecimento de colônias de formigas (Mckey 1984; Gaume *et al.* 1997; Agrawal & Rutter 1998). Segundo Mckey (1984) essas plantas podem apresentar uma alternância entre os tipos de defesas anti-herbivoria, em função da idade foliar.

Os benefícios obtidos pela formiga são facilmente identificáveis já que a colônia obtém espaço para nidificação e, em alguns casos, recursos alimentares na forma de corpúsculos alimentícios ou néctar extrafloral (Benson 1985). Em troca de abrigo e/ou alimento as formigas associadas protegerem suas plantas hospedeiras contra herbívoros,

contra plantas competidoras ou ainda fornecem nutrientes essenciais para o desenvolvimento da planta (Janzen 1966; Benson 1985; Beattie 1985; Davidson et al. 1988; Davidson & Mckey 1993; Beattie 1989; Vasconcelos 1991; Cabrera & Jaffe 1994; Bronstein 1998; Vasconcelos 2000, Alvarez et al. 2001; Birrezil et al. 2001; Michelangeli 2003). Alguns estudos sugerem que a perda da colônia de formigas associadas à planta resulta em um severo desfolhamento ou morte do hospedeiro (Bruna et al. 2004, Michelangeli 2003). A herbivoria pode ser medida em um nível individual, podendo reduzir o sucesso reprodutivo da planta (Vasconcelos 1991).

A maioria dos estudos demonstra que as formigas diminuem as taxas de herbivoria nas plantas associadas (Beattie 1985; Benson 1985; Vasconcelos 1991; Davidson & Mckey 1993; Agrawal & Rutter 1998), porém a efetividade das formigas contra herbivoria pode variar com a identidade da formiga associada (Davidson & Mckey 1993). Vasconcelos & Davidson (2000) estudando as formigas associadas à *Maieta guianensis* verificaram que embora as duas espécies de formigas associadas defendam a planta hospedeira, esta apresenta uma maior aptidão quando está associada com a formiga *Pheidole minutula* do que com *Crematogaster laevis*.

As mimercófitas do gênero *Tococa* possuem domáceas localizadas na base foliar ou entre a folha e o pecíolo. As domáceas são espaços vazios que se desenvolvem no ápice do pecíolo ou na base da folha e que possuem um canal para o exterior. Várias espécies de formigas têm sido encontradas nidificando em domáceas de diferentes espécies do gênero *Tococa* (Vasconcelos 1991; Fowler 1993; Cabrera & Jaffe 1994; Bronstein 1998; Vasconcelos 2000, Alvarez et al. 2001; Birrezil et al. 2001; Michelangeli 2003).

No Cerrado, *T. guianensis* Aublet (espécie estudada) é encontrada em matas galerias, matas ciliares e áreas abertas (Michelangelo, 2005). Porém, em função do avanço da fronteira agrícola, muitas destas matas encontram-se hoje fragmentadas, ou seja, reduzidas a pequenas manchas isoladas entre si por vegetação não florestal. Tais mudanças ambientais são

importantes, já que podem levar a um rompimento da relação mutualística e conseqüentemente a uma cascata de efeitos a curto e longo prazo, inclusive a extinção de taxóns (Janzen 1987; Kearns et al. 1998).

A diminuição na abundância de espécies animais e vegetais devido à fragmentação, ou mesmo a substituição de espécies, pode afetar, de forma indireta os processos ecológicos (Murcia 1995), como decomposição da matéria orgânica (Klein 1989; Vasconcelos & Luizão 2004) polinização (Powell & Powell 1987; Aizen & Feinsinger 1994); dispersão de sementes (Andresen 2003; Cordeiro & Howe 2003); parasitismo (Kruess & Tschirntke 1994), porém pouco se sabe sobre os seus efeitos sobre o mutualismo formiga-planta (Bruna et al. 2005).

2. Objetivos

Neste trabalho estudei a relação entre a planta *Tococa guianensis* e as formigas a ela associadas em áreas do Cerrado Brasileiro com diferentes graus de antropização. Os objetivos foram: 1) determinar quais as espécies de formigas são habitantes obrigatórios de *Tococa guianensis* e se essas espécies de formigas conferem benefícios (proteção contra herbívoros); 2) determinar se populações isoladas de *Tococa guianensis* e/ou populações habitando ambientes marginais (pastagens e veredas) podem sobreviver mesmo na ausência de formigas mutualísticas; 3) determinar se na ausência das colônias de formigas mutualísticas, *Tococa guianensis* altera as características defensivas, ou seja, induz defesas alternativas (não bióticas).

3. Material e Métodos

3.1. Local de estudo

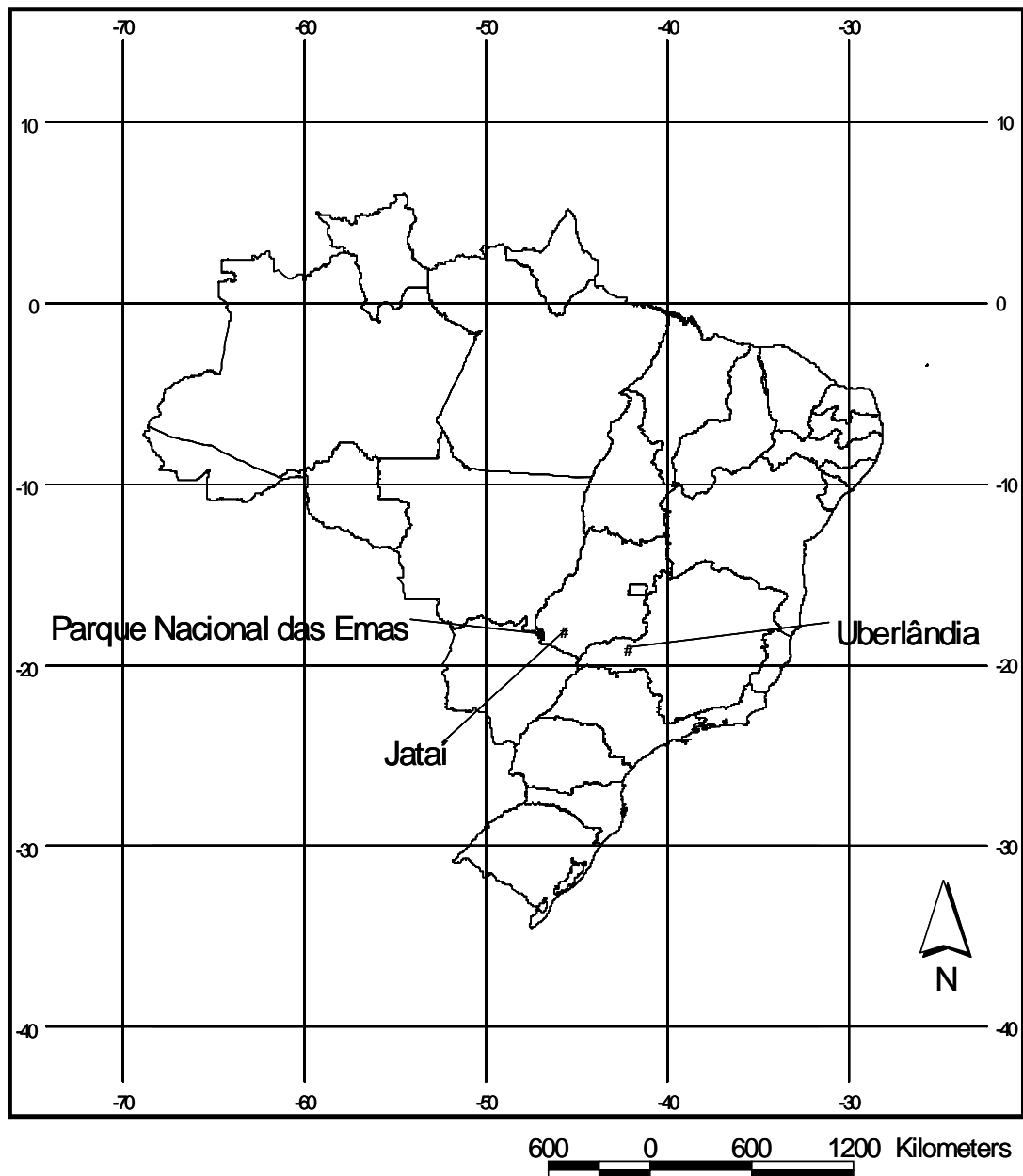


Figura 1. Mapa mostrando a localização das três áreas de estudo: Jataí, Uberlândia e o Parque Nacional de Emas. Fonte: IBGE

Neste estudo foram analisadas populações de *T. guianensis* em Uberlândia (região do Triângulo Mineiro no oeste de Minas Gerais), em Jataí e Parque Nacional das Emas, ambos na região sudoeste de Goiás (Figura 1). Essas áreas foram escolhidas para que tivéssemos três parâmetros de comparação em relação ao entorno e o grau de antropização.

O Parque Nacional das Emas foi criado em 1961 e é a maior área contínua de cerrado preservada. Localizado nos municípios de Mineiros e Chapadão do Céu, com uma área de 133.863 ha, possui uma grande variedade de habitats, mas predominantemente a fitofisionomia de campo limpo, campo sujo e campo-cerrado; o cerrado *stricto sensu* cobre 14% da área (Silveira 1999). Outras fisionomias que ocorrem são: mata galeria, floresta mesófila estacional semidecidual, campo úmido e vereda. O campo limpo e o campo sujo predominam nas chapadas do Parque (Ramos Neto, 2000). Populações de *T. guianensis* foram localizadas e estudadas em duas matas de galeria contínuas não perturbadas (doravante transectos E1 e E2; Tabela 1) as quais estavam distantes mais ou menos trinta quilômetros entre si.

No Parque Nacional das Emas a altitude varia entre 700 e 1.000 m e o relevo nas chapadas é plano a suave ondulado, com desnível máximo de 100 m, ocupado em grande parte por solos do tipo latossolo vermelho-escuro e vermelho-amarelo, ambos distróficos (Ramos Neto 2000). O clima é sazonal tropical temperado, com temperatura média entre 22 e 24°C, máximas entre 36 e 38°C e mínimas entre -4 e 0°C (IBAMA 1989). A precipitação varia de 1.500 a 1.700 mm, com o período chuvoso entre outubro e abril e três meses de seca, junho a agosto, com precipitação inferior a 60 mm, sendo os meses de maio e setembro considerados de transição (IBAMA 1989; Ramos Neto 2000).

Em Jataí foram amostradas, quatro áreas de matas de galeria (transectos J1 a J4) não fragmentadas (porém com histórico de perturbação antrópica como, por exemplo, extração de madeira) e uma de campo com gramínea nativa, utilizada eventualmente como pastagem para gado (doravante transecto J5). A distância média entre as áreas é de três a cinco quilômetros umas das outras, com exceção do transecto J1 e J5 que são adjacentes (Figura 3).

A região do sudoeste goiano (Jataí-GO) apresenta um clima tropical mesotérmico com estações definidas pelo regime sazonal de chuvas, ou seja, uma estação seca e outra chuvosa.

A precipitação média anual é de 1.650mm (Scopel et al. 1995), concentrada de outubro a março. As médias mensais em janeiro estão em torno de 300mm, contra apenas 10mm em julho (Lopes, 2000). A temperatura média anual situa-se em torno de 22 graus (Lopes, 2000).

Em Uberlândia foram amostrados dois fragmentos de mata de galeria (doravante transectos U1 e U2; Tabela 1). O transecto U1 localiza-se no Parque Municipal do Sabiá, aproximadamente seis quilômetros do centro urbano, entre os bairros Tibery e Santa Mônica. O parque apresenta 350.000 m² de área com remanescentes de vegetação nativa (Guilherme et al. 1998). A vegetação do local é caracterizada por mata mesófila semidecídua, duas áreas de cerradão, mata alagada ou de brejo, e uma vereda, ocorrendo ainda áreas alteradas (Guilherme et al. 1998). No entanto, as áreas de vegetação nativa apresentam-se bastante degradadas devido à ação antrópica e o total isolamento. O outro fragmento de mata de Uberlândia, transecto U2 (Tabela 1) está localizado na Fazenda Experimental do Glória (Figura 2 - B), situada a 9 km do centro urbano, possui uma área de 685 ha, sendo que sua maior parte destina-se a atividades agropastoris, restando uma reserva de mata com cerca de 30 ha (Araújo & Haridasan 1997).

A região de Uberlândia possui clima mesotérmico, com temperaturas médias anuais que variam de 20 a 25°C, a umidade relativa média anual de 71% e precipitação média anual de 1.550 mm (Rosa et al. 1991) e forte sazonalidade com chuvas de verão e seca de inverno.

Tabela 1. Localização e características dos nove transectos de estudo.

<i>Local</i>	<i>Transecto</i>	<i>Coordenadas</i>	<i>Altitude (m)</i>	<i>Habitat</i>
P.N. Emas	E1	52°99'15''O 18°26'11''S	808	Mata de Galeria continua
	E2	52°84'22''O 18°27'05''S	773	Mata de Galeria continua
	J1	51°63'02''O 18°15'27''S	720	Mata de Galeria Perturbada
	J2	51°62'31''O 18°96'86''S	697	Mata de Galeria Perturbada
Jataí-GO	J3	51°61'95''O 18°14'58''S	701	Mata de Galeria Perturbada
	J4	51°63'35''O 18°18'14''S	649	Mata de Galeria Perturbada
	J5	51°63'02''O 18°15'27''S	720	Campo
Uberlândia-MG	U1	48°14'02''O 18°54'52''S	940	Fragmento de Mata de Galeria
	U2	48°12'62''O 18°57'42''S	858	Fragmento de Mata de Galeria



A



B

Figura 2. Vista geral de algumas das áreas de estudos. (A) Área adjacente ao transecto E1- realizado no Parque Nacional das Emas, (B) transecto U2, realizado na Fazenda Experimental do Glória, no município de Uberlândia-MG.



A



B

Figura 3. Vista geral de algumas das áreas de estudos. (A) transecto J1 e (B) transecto J5, realizados no município de Jataí, sudoeste de Goiás.

3.2. Caracterização das espécies estudadas

No mundo são conhecidas cerca de 420 espécies de plantas mirmecófitas das quais cinquenta pertencem à família Melastomataceae e destas, trinta são do gênero *Tococa* (Michelangeli 2003), sendo que aproximadamente 50 espécies ocorrem na região amazônica (Benson 1985, Michelangeli 2005). O gênero *Tococa* (Melastomataceae) é amplamente distribuído na região Neotropical, desde o sul do México até a Bolívia e leste do Brasil e, nas Antilhas, unicamente em Trinidad e Tobago (Michelangeli 2005). Espécies do gênero *Tococa* são geralmente arbustivas sendo encontradas no sub-bosque de diversas conformações vegetais, como: florestas tropicais, matas de galeria e campos. Diferentes espécies de *Tococa* são adaptadas a condições de solo, luz e água específicas (Michelangeli 2005).

A espécie *Tococa guianensis* Aublet é uma das poucas espécies de mirmecófitas que ocorrem no Bioma Cerrado, porém pouco se sabe sobre a ecologia da interação desta espécie com formigas (porém veja Bizerril et al. 2002). Considerada como arbusto ou arvoreta, pode alcançar até quatro metros de altura (Michelangelo, 2005).

Possui ramos cilíndricos e densamente hispídeos (com longos tricomas). Suas folhas podem ser desiguais em relação à lâmina da folha, porém praticamente todas as folhas possuem domécea globosa na parte superior do pecíolo. A lâmina da folha varia de 12 a 40 cm de comprimento e entre 6 a 25 cm de largura. São ovais a ovais-oblongas, ápice agudo e curto acuminado, base arredondada, margem serrilhada e ciliada, face adaxial esparsamente setosa, face abaxial densamente setosa (tricomas longos e adpressos) ao longo das nervuras, com dois pares de nervuras acródomas basais (Romero 1993).

Sua inflorescência (cachos) possui formato piramidal, terminais; flores com cinco pétalas; hipanto campanulado, glabro; lacínias do cálice persistentes, curtas, as internas membranáceas, ápice arredondado, as externas triangulares, ápice agudo; pétalas róseas translúcidas, obovadas, ápice retuso, margem glabra; dez estames, isomorfos, filetes róseos,

glabros, anteras cremes, oblongas com diminuto poro apical; conectivo não prolongado além dos lóculos da antera, desprovido de apêndices; ovário com ápice denticulado, três lóculos; estilete filiforme, glabro; estigma capitado. O fruto é do tipo baga, globoso e nigrescente (Romero 1993).

A morfoespécie *Allomerus* (Myrmicinae) parece estar associada à *Tococa guianensis* utilizando essa planta como único local de nidificação, apresentando colônias completas, ou seja, colônias com rainhas, operárias e imaturos. Outras morfoespécies de formigas podem estar utilizaram a planta apenas como sítio de forrageamento ou eventualmente apenas como ninho satélite, mantendo na planta apenas algumas operárias e imaturos. (Lista das morfoespécies – Anexo 1)



A



B



C

Figura 4. (A) *Tococa guianensis*; (B) Inflorescência com cinco pétalas róseas em detalhe da *Tococa guianensis*; (C) Domácia da *Tococa guianensis*, localizada na base do pecíolo e que abriga formigas.

3.3. Amostragem

3.3.1. Marcação das plantas e coleta de formigas

Em cada uma das nove áreas amostrais (Tabela 1) foi estabelecido ao acaso um transecto de 150 metros ao longo do qual foram localizadas e marcadas todas as plantas de *T. guianensis*. O número de plantas marcadas variou de 15 a 35 conforme a densidade local de plantas, totalizando 238 plantas observadas. Cada planta recebeu uma placa numerada. Para cada planta foi determinada a altura (até o ápice da planta), o diâmetro do caule (a 30 cm do solo), o número total de folhas com domécea, presença de flores e/ou frutos e se havia ou não atividade de formigas sobre a superfície da planta.

Exemplares das formigas encontradas forrageando sobre cada planta foram coletados e acondicionados em frascos (com álcool 70%) identificados com o código da localidade e número da planta. Caso não houvesse formigas forrageando sobre a planta, foram abertas tantas domáceas quanto necessário para a coleta de eventuais formigas existentes em seu interior. O material coletado foi levado ao Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais (Instituto de Biologia, UFU), onde foi feita a triagem, montagem e identificação das espécies ou separação dos exemplares em morfoespécies. As espécies/morfoespeccies de formigas foram classificadas como obrigatórias ou oportunistas. Como obrigatórias foram incluídas somente aquelas espécies para as quais se encontrou colônias completas nidificando na planta, ou seja, colônias com rainhas, operárias e imaturos. Como oportunistas foram classificadas todas as espécies que utilizaram a planta apenas como sítio de forrageamento ou eventualmente apenas como ninho satélite, mantendo na planta apenas algumas operárias e imaturos. Exemplares testemunho das diferentes espécies/morfoespécies coletadas foram depositados na coleção do Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais (LEIS/IB/UFU).

3.3.2. Herbivoria

Após o estabelecimento do transecto mediu-se, para cada planta marcada nas áreas amostrais, a porcentagem de dano foliar. De cada indivíduo foram selecionadas ao acaso 10 folhas. A porcentagem de dano foi calculada como: (área danificada/área foliar total)*100. A área danificada de cada folha foi determinada utilizando-se uma folha de plástico transparente contendo uma grade regular de pontos com espaçamento de 1 cm entre os pontos. Medi também o comprimento e a largura dessas folhas com o auxílio de uma régua de precisão de 0,1 cm com a finalidade de obter a área total da folha utilizando a fórmula descrita abaixo. O mesmo método foi utilizado para determinar a área foliar total, 111 folhas que foram selecionadas de forma que a amostragem englobasse todos os tipos de morfologias existentes, e para as quais mediram-se, também, o comprimento e a largura foliares. Com estes dados obteve-se a seguinte equação:

$$AF = - 0,325 + 0,732 (C*L)$$

onde AF = área foliar total em cm², C = comprimento da folha, em cm e L = largura da folha, em cm. Esta equação de regressão linear ($r^2 = 0,984$, $P < 0,001$) foi então utilizada para determinar a área foliar total das folhas de todas as plantas marcadas.

3.3.3. Características da folhagem

Para comparar as características foliares de plantas com formigas obrigatórias e sem formigas obrigatórias, foram medidos a dureza, o teor de água e o número de tricomas na face inferior e superior das folhas. Esses atributos nutricionais e defensivos das folhas de *T. guianensis* foram escolhidos por serem relativamente fáceis de medir e também por serem características importantes que podem estar relacionadas com a quantidade de herbivoria sofrida pelos indivíduos de uma espécie (Coley 1983).

Nos transectos J5 (n = 15 plantas), J1 (n = 15) e U1 (n = 30) foram coletadas, de cada planta, três folhas jovens e três folhas maduras (evitando folhas extremamente jovens ou senescentes). As folhas coletadas foram colocadas em sacos plásticos, vedadas e acondicionadas em caixas de isopor, para evitar que murchassem, até a triagem em laboratório.

A dureza foi medida utilizando um penetrômetro (OHAUS, Chantillon), que mede a força necessária, expressa em gramas, para atravessar a lâmina foliar. Para cada folha foram medidos dois valores de dureza, evitando a nervura central. Posteriormente foi calculado um valor médio de dureza para cada indivíduo. Para cada folha, foram quantificados o número de tricomas da face superior e inferior. A quantificação foi feita sob lupa, onde colocava-se de forma aleatória sobre ambas as faces da folha uma transparência de 10cm², com um orifício de 25mm² no centro, contando-se então todos os tricomas presentes no orifício da transparência. Posteriormente, foi calculado o número médio de tricomas para as folhas jovens e maduras na face superior e inferior para cada área amostral. Para quantificar o teor de água das folhas jovens e maduras, foi medido o peso fresco utilizando-se uma balança analítica. As folhas foram então colocadas em uma estufa a 70°C por 48 horas para dessecação, em seguida foram novamente pesadas para a obtenção do peso seco. O teor de água por indivíduo foi obtido através da fórmula:

$$\text{Teor de água (\%)} = \frac{\text{PF} - \text{PS}}{\text{PF}} * 100$$

onde PF é o peso fresco e PS é o peso seco das folhas.

3.3.4. Experimento de exclusão de formigas

No transecto J1 foram selecionadas ao acaso 26 plantas e todos os brotos dessas plantas foram marcados com arame flexível. Em 13 plantas, foram excluídas as colônias de formigas presentes nas domáceas através da abertura dessas com um estilete, de forma que a

lâmina da folha não sofresse qualquer dano. Foram retirados, com jato d'água produzido com uso de seringa as formigas, pupas e ovos que restaram. Adicionalmente, foram destruídos eventuais túneis presentes no caule construídos pelas formigas. Todas as formigas que estivessem forrageando sobre a planta foram também retiradas. Outras treze plantas não sofreram qualquer alteração, e serviram como controle para o experimento.

Após 65 dias, todas as folhas novas produzidas nos pontos marcados com arame flexível foram retiradas. Para estas, foram medidos a dureza e o número de tricomas, como descrito anteriormente (pág. 26).

3.4. Análise dos dados

Utilizei o teste qui-quadrado para comparar o número de plantas ocupadas por formigas obrigatórias entre as três áreas de estudo (Emas, Jataí e Uberlândia). Para determinar se existiam diferenças no nível de herbivoria (porcentagem de dano foliar) entre plantas com ou sem formigas obrigatórias, utilizei o teste t. Diferenças na porcentagem de dano foliar entre as plantas das três áreas de estudo foram comparadas por meio de análise de variância (ANOVA). ANOVA foi também utilizada para comparar as características foliares (densidade de tricomas, dureza, porcentagem de água e forma da folha) das plantas dos transectos J1, J5 e U1. Análise de Covariância (ANCOVA) foi utilizada para comparar a relação entre o tamanho (altura) e o número de domáceas nas plantas de Emas, Jataí e Uberlândia. A mesma análise foi utilizada para verificar a relação entre área foliar e densidade de tricomas entre plantas controle e experimentais (formigas excluídas).

Quando necessário, os dados foram transformados em arcoseno de forma que a distribuição dos dados se ajustasse a uma distribuição normal (Brower e Zar 1984). As análises e os gráficos foram realizados utilizando o programa Systat 10.2 (SPSS 2000).

4. Resultados

4.1. Riqueza e composição de espécies de formigas

No total, foram encontrados 238 indivíduos de *T. guianensis*. Destes, 160 (67,2%) tinham colônias de *Azteca* sp. (7 plantas) ou *Allomerus* sp. (153 plantas), espécies classificadas como ocupantes obrigatórias de *T. guianensis*. Entre as 78 plantas restantes, 50 (21%) tinham formigas oportunistas (11 espécies/morfoespécies de formigas foram classificadas como oportunistas) e 28 (11,8%) não apresentaram formigas (Tabela 2 e 3).

Tabela 2: Lista das Morfoespécies de formigas encontradas nidificando ou forrageando sobre *Tococa guianensis*. Os valores representam a frequência relativa de cada espécie em cada transecto.

Morfoespécies de formiga	Transecto									
	E1	E2	J1	J2	J3	J4	J5	U1	U2	Total(N)
<i>Allomerus</i> sp.*	72.4	43.7	100	100	94.3	93.7	15.4	0	0	153
<i>Azteca</i> sp.	24.2	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Crematogaster</i> sp.	3.4	25	0	0	5.7	3.1	7.7	4.3	3.3	10
<i>Camponotus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	3.3	2
<i>Wasmanmia</i> sp.	0	12.5	0	0	0	3.1	0	4.3	23.3	11
<i>Brachymyrmex</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	48	0	11
<i>Pheidole</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	13	13.3	7
<i>Tapinoma</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	4.3	0	1
<i>Solenopsis</i> sp.	0	6.25	0	0	0	0	0	0	10	4
<i>Cephalotes</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	3.3	1
<i>Linepithema</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	10	3
Sem formigas	0	12.5	0	0	0	0	76.9	26	33.3	28
Total (N)	29	16	30	30	35	34	13	23	30	238

*Formigas obrigatórias

Tabela 3: Frequência relativa de plantas com formigas obrigatórias, com formigas oportunistas ou sem formigas nas diferentes localidades de estudo.

Áreas amostrais (Localidade)	Transecto	Formiga		
		Obrigatórias	Oportunistas	Ausente
Emas	E1	96.5	3.4	0
	E2	43.7	43.7	12.5
Jataí	J1	100	0	0
	J2	100	0	0
	J3	94.2	5.7	0
	J4	93.7	6.25	0
	J5	15.3	7.6	76.9
Uberlândia	U1	0	73.9	26
	U2	0	66.6	33.3
	Total	67.2	21	11.8
	N	160	50	28

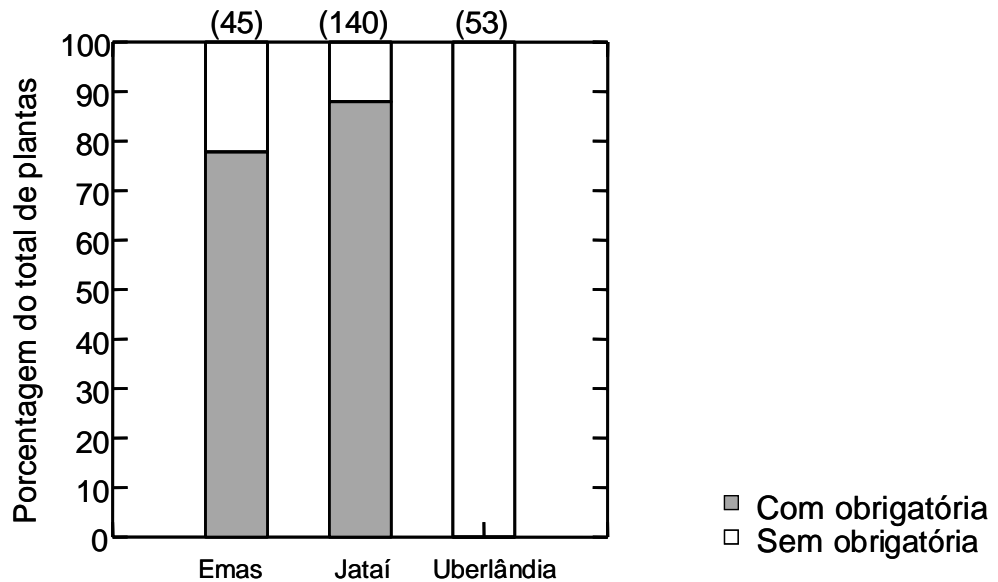


Figura 5. Diferenças entre as áreas de estudo na porcentagem de plantas de *T. guianensis* ocupadas por formigas com associação obrigatória com a planta ou sem essas formigas (plantas desocupadas ou plantas com formigas oportunistas). Entre parênteses está o número de plantas amostradas em cada área de estudo.

Houve diferenças significativas entre as três áreas de estudo em relação à proporção de plantas colonizadas por formigas obrigatórias. Enquanto em Jataí e Emas mais de 75% das plantas abrigavam formigas obrigatórias, em Uberlândia, nenhuma das plantas abrigava estas formigas ($\chi^2 = 26,29$, $gl = 2$, $p < 0.001$). Em Jataí também observou-se forte variação na proporção de plantas colonizadas por formigas obrigatórias entre os transectos. Apesar de formigas obrigatórias serem comuns em todos os transectos percorridos nas matas de galeria, no campo adjacente a uma destas matas, somente 15% das plantas (2 indivíduos) possuía estas formigas. (Tabela 3).

4.2. Herbivoria

A herbivoria em plantas com formigas obrigatórias foi significativamente menor do que nas plantas sem formigas ou com formigas oportunistas ($t=3.27$, $gl=236$, $P=0.001$). Para as plantas com formigas obrigatórias a herbivoria média (\pm desvio padrão) foi de $2.9 \pm 3.5\%$ (n

= 158); e para as plantas sem formigas obrigatórias a herbivoria média foi de $4.7 \pm 4.2\%$ (n = 80).

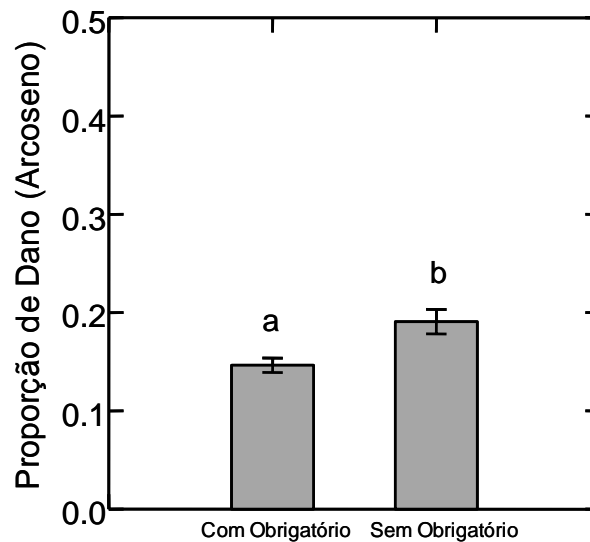


Figura 6. Nível de herbivoria (proporção da área foliar danificada; dados transformados em arcoseno) em plantas de *Tococa guianensis* ocupadas por formigas com associação obrigatória com a planta ou sem estas formigas (plantas desocupadas ou plantas com formigas oportunistas). As barras representam o valor médio (\pm erro padrão da média).

A herbivoria foi significativamente maior nas plantas de Uberlândia do que nas plantas de Jataí e Emas, e maior em Jataí do que em Emas ($F_{2,235} = 25,92$, $P < 0,001$).

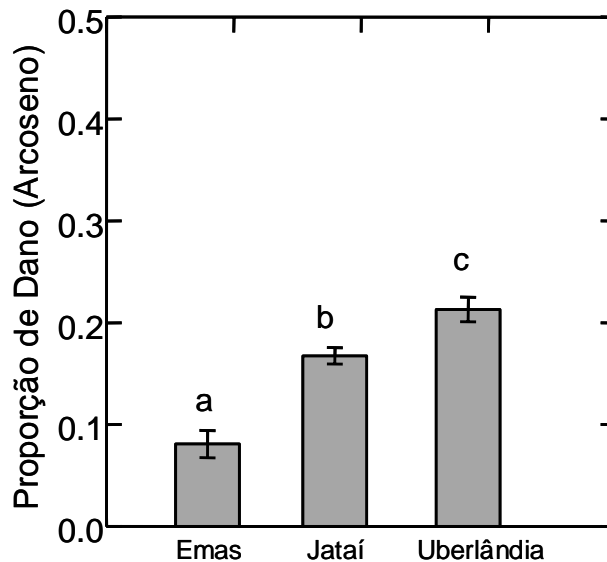


Figura 7. Diferenças entre as áreas de estudo no nível de herbivoria (proporção da área foliar danificada; dados transformados em arcoseno) em plantas de *T. guianensis*. As barras representam o valor médio (\pm erro padrão da média). Letras diferentes acima das barras indicam diferenças significativas entre os valores médios (teste de comparação múltipla de Tukey HSD, $p < 0.05$).

4.3. Características foliares

Folhas de plantas sem formigas obrigatórias (plantas de um fragmento de mata em Uberlândia/U1 e plantas de campo em Jataí/J5) apresentaram diferenças significativas em relação à dureza, densidade de tricomas e porcentagem de água em comparação com folhas de plantas com formigas obrigatórias (plantas de uma mata em Jataí/J1).

As folhas jovens das plantas dos transectos J5 e U1 tinham maior dureza do que as do transecto J1 ($F_{2,152}=108,64$, $p<0,001$; Fig. 8a). Já as folhas maduras apresentaram durezas diferenciadas para cada área amostral ($F_{2,221}= 93,62$, $p<0,001$; Fig. 8b), sendo maior para Uberlândia/U1, em seguida Jataí/J5 e por último Jataí/J1.

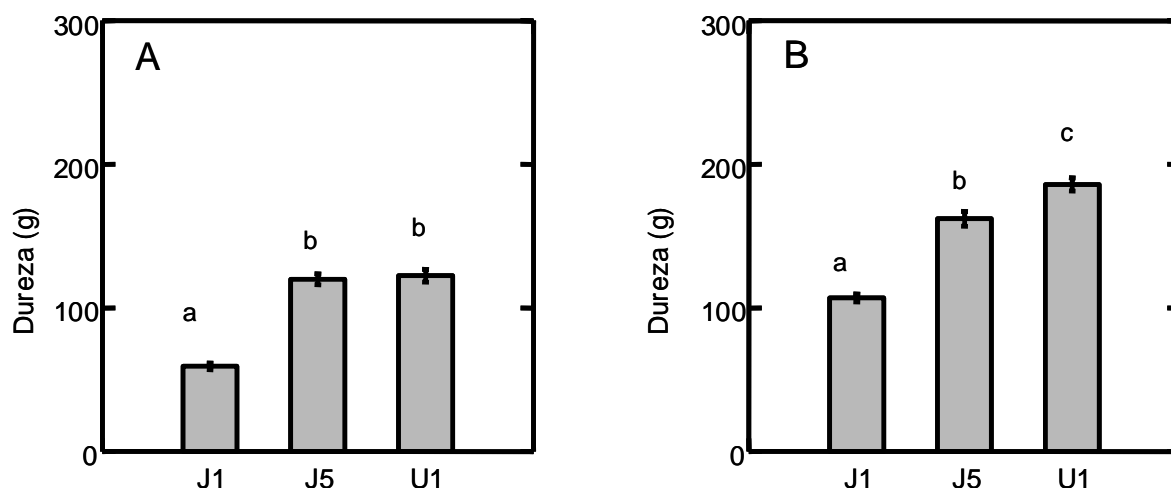


Figura 8. Dureza de folhas jovens (A) e maduras (B) de *T. guianensis* em função do hábitat e da presença ou não de formigas obrigatórias. J1 = transecto em mata galeria de Jataí onde se amostraram apenas plantas com formigas obrigatórias. J5 = transecto em campo de Jataí onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias. U1 = transecto em mata galeria de Uberlândia onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias. As barras representam o valor médio (\pm erro padrão da média). Letras diferentes acima das barras indicam diferenças significativas entre os valores médios (teste de comparação múltipla de Tukey HSD, $p < 0.05$).

O número de tricomas na face inferior, tanto das folhas jovens ($F_{2,152}=19,03$; $p<0,001$) quanto das folhas maduras ($F_{2,201}=26,80$; $p<0,001$) variou significativamente entre os transectos. As plantas de campo em Jataí (transecto J5) tinham mais tricomas do que as de

Uberlândia (transecto U1) e essas mais do que as plantas de mata em Jataí (transecto J1) (Fig. 9 a-b).

Para a face superior das folhas jovens ($F_{2,152}=0,11$; $p=0,9$) e maduras ($F_{2,201}=0,81$; $p=0,45$) não houve diferença entre as áreas amostrais quanto ao número de tricomas (Figura 9 c-d). Assim, a densidade de tricomas na face superior das folhas foi independente da presença de formigas e do habitat.

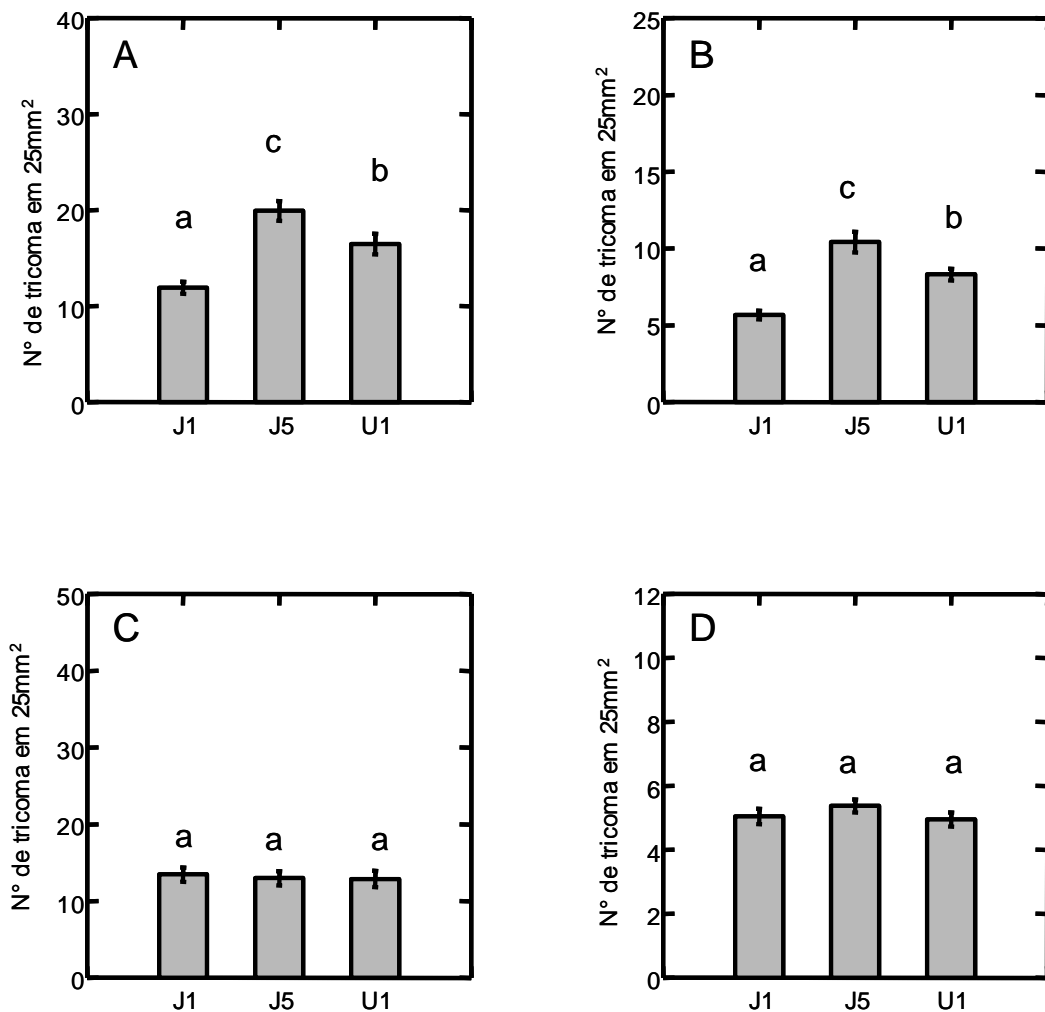


Figura 9. Variação na densidade de tricomas nas folhas de *T. guianensis* em função do hábitat e da presença ou não de formigas obrigatórias. (A) face inferior de folhas jovens, (B) face inferior de folhas maduras, (C) face superior de folhas jovens, (D) face superior de folhas maduras. J1 = transecto em mata galeria de Jataí onde se amostraram apenas plantas com formigas obrigatórias. J5 = transecto em campo de Jataí onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias. U1 = transecto em mata galeria de Uberlândia onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias.

O teor de água nas folhas jovens ($F_{2,148}=108,14$; $P<0,001$) foi significativamente diferente entre todas as áreas amostrais, sendo maior para as plantas de mata (transecto J1) do que para as plantas de campo (transecto J5) em Jataí e maior nessas do que nas plantas de Uberlândia (U1). Já para as folhas maduras ($F_{2,201}=122,34$; $p<0,001$) o teor de água foi maior nas plantas de mata em Jataí do que nas plantas das outras duas localidades (Fig. 10).

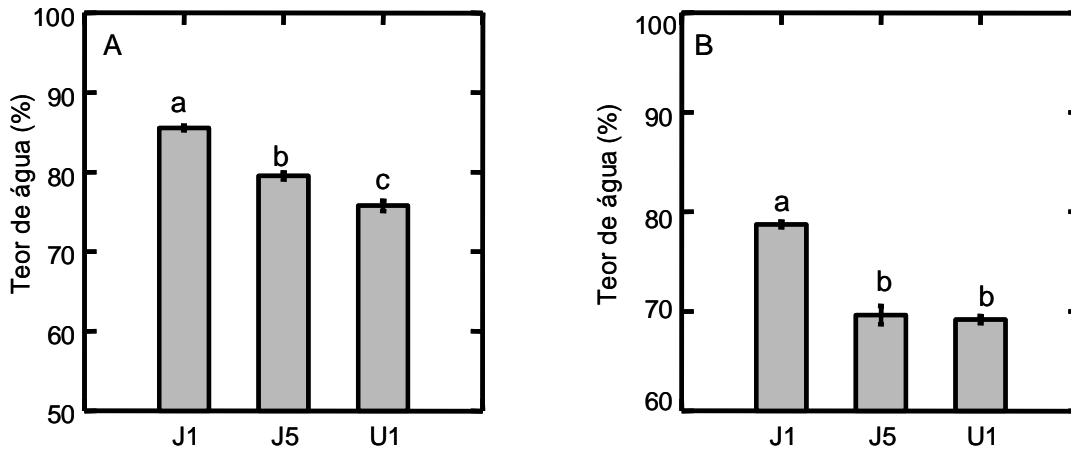


Figura 10. Teor de água em folhas jovens (A) e maduras (B) de *T. guianensis* em função do hábitat e da presença ou não de formigas obrigatórias. J1 = transecto em mata galeria de Jataí onde se amostraram apenas plantas com formigas obrigatórias. J5 = transecto em campo de Jataí onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias. U1 = transecto em mata galeria de Uberlândia onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias.

Houve diferença na forma das folhas entre plantas com ou sem formigas obrigatórias. As plantas com formigas tinham formas menos arredondas (menor razão entre largura e comprimento da folha), do que as plantas sem formigas ($F_{2,305}=28,96$; $p<0,001$) (Figura 11 e Figura 12).

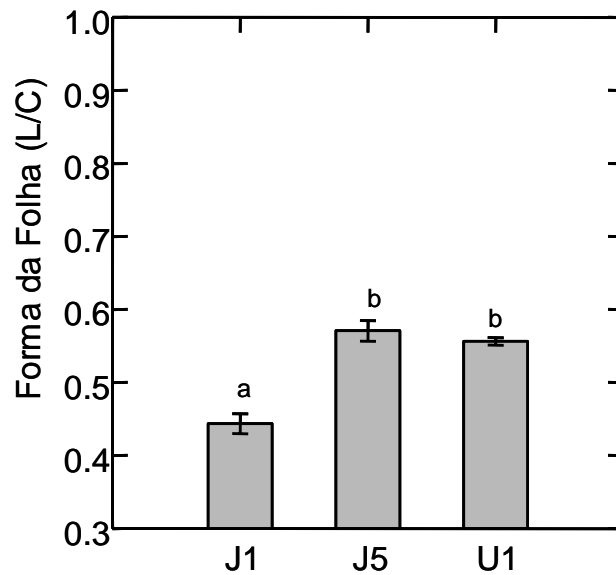


Figura 11. Variação no formato da folha (razão entre a largura e o comprimento foliar) de *T. guianensis* em função do hábitat e da presença ou não de formigas obrigatórias. J1 = transecto em mata galeria de Jataí onde se amostraram apenas plantas com formigas obrigatórias. J5 = transecto em campo de Jataí onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias. U1 = transecto em mata galeria de Uberlândia onde as plantas amostradas não continham formigas obrigatórias.



Figura 12. Aspecto geral de uma folha (A) do transecto J1, (B) do transecto J5 e (C) do transecto U1.

4.4. Exclusão de formigas

A remoção das colônias de formigas resultou em um aumento significativo no número de tricomas na face inferior da folha ($t=2.07$, $gl=22$, $p=0.005$), porém não na face superior ($t=0.91$, $gl=22$, $p=0.37$). Quanto à dureza, também não houve diferença significativa ($t=0.151$, $gl=22$, $p=0.882$) entre as plantas tratamento comparadas com as controle (Figura 13).

Todos os indivíduos controle de *T. guianensis* permaneceram colonizados por *Allomerus* sp. durante o estudo. Já as plantas tratamento foram re-colonizadas, porém as mesmas apresentaram colônias novas incipientes, possivelmente ineficientes numericamente para combaterem os herbívoros.

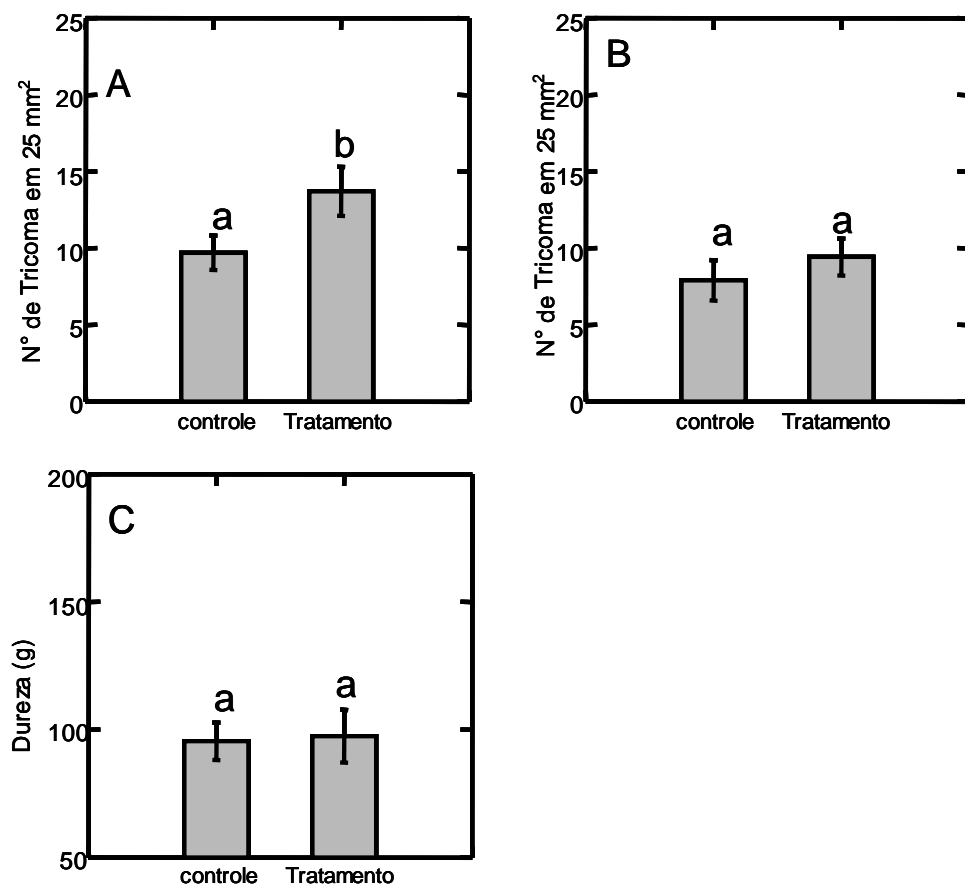


Figura 13. Diferença entre plantas controle (com formigas obrigatórias) e tratamento (formigas removidas) na densidade de tricomas (A- face inferior, B- face superior) e na dureza de folhas jovens produzidas após a remoção experimental das formigas (isto é após 65 dias).

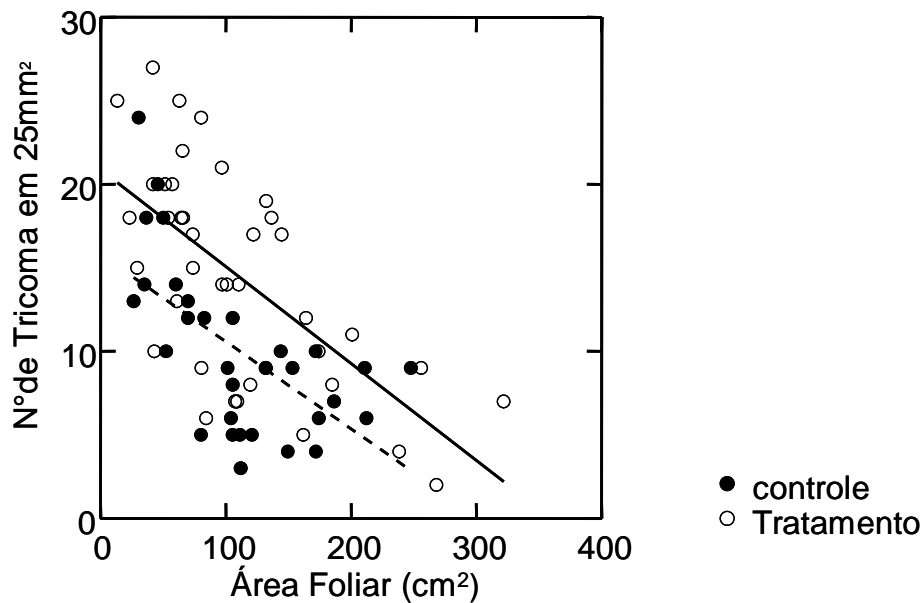


Figura 14. Relação entre a área foliar e a densidade de tricomas na face inferior das folhas de plantas controle (com formigas obrigatórias) e tratamento (formigas removidas).

As folhas menores apresentaram maior densidade de tricomas do que as folhas maiores ($F_{1,67}=5,23$, $p=0,025$; Fig. 14). Entretanto, as diferenças na densidade de tricomas entre plantas controle e tratamento se mantiveram a despeito da relação entre área foliar e densidade de tricomas. Para todos os tamanhos de folha, em média, a densidade de tricomas foi maior nas plantas tratamento que nas controle ($F_{1,67}=40,49$, $p < 0,001$) (Figura 13).

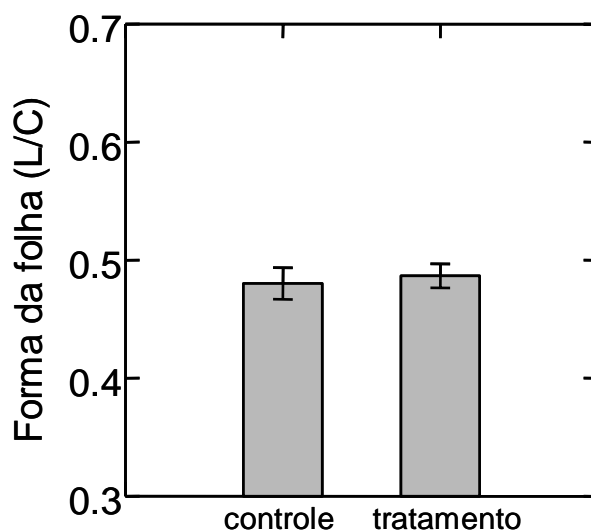


Figura 15. Diferença entre plantas controle (com formigas obrigatórias) e tratamento (formigas removidas) em relação a forma da folha.

Não houve diferença significativa em relação à forma da folha entre as plantas controle e tratamento ($F_{1,67}=80,11$; $p=0,741$) (Figura 15).

5. Discussão

5.1. Riqueza e composição de espécies de formigas

Nesse trabalho foi observado que, no Cerrado de Goiás, a espécie de formiga mais comumente associada à *Tococa guianensis* é a *Allomerus* sp. (possivelmente uma espécie nova do gênero; J.H.C. Delabie, comunicação pessoal). Já nas matas da Venezuela *T. guianensis* está associada a *Azteca* sp. e a *Crematogaster* sp. (Michelangeli 2003), frequentemente encontradas em outras espécies de *Tococa* na Amazônia (Fowler 1993; Vasconcelos 1991; Cabrera & Jaffe 1994, Alvarez et al. 2001). De forma similar em áreas de Cerrado da Bahia, *T. guianensis* é colonizada principalmente por *Azteca* sp. (Bizerril et al. 2002).

Ocorreram padrões diferenciados para cada uma das três áreas amostrais em relação à predominância da categoria de formigas (obrigatória, oportunista e ausente). Nas matas de Emas e Jataí, a maioria das plantas continha colônias de *Allomerus* sp. Já em Uberlândia, apenas formigas oportunistas foram encontradas. Isso talvez seja explicada pelo fato de as matas de Uberlândia ocorrerem na forma de fragmentos, com alto grau de isolamento. Ao examinar os espécimens de *T. guianensis* depositados no Herbário da Universidade Federal de Uberlândia, encontrei na domécea de uma planta (número de depósito no herbário 3772) coletada em 8 de dezembro de 1992 no Parque do Sabiá, formigas *Allomerus* sp. Isto indica que muito provavelmente esta formiga foi extinta desta localidade, uma vez que todas as 23 plantas que eu encontrei no Parque do Sabiá durante meu trabalho de campo em 2004 estavam sem formigas ou tinham formigas oportunistas.

De forma similar, plantas de campo apresentaram menor taxa de colonização por formigas obrigatórias do que plantas de mata. Isso foi observado em Jataí, onde 76,9% das plantas do campo estavam sem formigas. As eventuais plantas com formigas obrigatórias

(15,3%) possuíam apenas rainhas de *Allomerus* que tentavam estabelecer colônias nos indivíduos de *T. guianensis*. Essa diferença pode ser decorrente de temperaturas elevadas no campo (comparativamente ao interior da mata), que inibem ou impedem o estabelecimento de colônias de *Allomerus* neste ambiente.

Desta forma, o que poderia explicar os padrões diferenciados na frequência de formigas (obrigatórias, oportunistas ou ausentes) apresentadas nas três áreas amostrais é o habitat. Os dados deste estudo sugerem que alguns fragmentos isolados de mata (como foi o caso dos fragmentos de Uberlândia) não são colonizados por formigas obrigatórias, sugerindo que o isolamento e a fragmentação são uma barreira para a dispersão de rainhas de formiga, dificultando assim, a colonização da *T. guianensis* por *Allomerus* sp. Já em ambientes não florestais, adjacentes às matas não fragmentadas, embora haja colonização de plantas por formigas obrigatórias, raramente ocorre o estabelecimento de colônias adultas nestas plantas.

5.2. Herbivoria

Os indivíduos de *T. guianensis* ocupados por formigas obrigatórias (*Allomerus* ou *Azteca*), apresentaram menor nível de herbivoria que as ocupadas por outras espécies de formigas ou sem formigas. Esse padrão sugere que *Allomerus* e *Azteca* protegem *T. guianensis* contra o ataque de herbívoros, sendo que o mesmo padrão foi relatado por para a espécie *Azteca* sp. De forma similar, outros estudos mostram que *Azteca* sp. e *Crematogaster* sp. protegem *T. guianensis* contra herbívoros (Bizerril et al. 2002, Michelangeli 2003).

Em relação às três áreas amostrais, o nível de herbivoria foi maior em Uberlândia do que em Jataí e Emas, o que provavelmente reflete o fato das plantas de Uberlândia estarem sujeitas a uma maior pressão de herbívoros, terem menor nível de defesas químicas ou físicas, ou mais provavelmente por não estarem associadas a formigas obrigatórias. Já a diferença observada nos níveis de herbivoria entre as populações de *T. guianensis* em Emas e Jataí não

podem ser atribuída às formigas, já que em ambas as populações na maioria das plantas tinha *Allomerus* sp. Uma possibilidade é que as matas de Jataí, por serem mais perturbadas, contenham uma maior densidade de herbívoros. O efeito da luminosidade pode aumentar a produção de folhas novas pelas plantas, que são mais atrativas a herbívoros, que podem tornar-se mais abundantes

5.3. Características foliares e exclusão das formigas

O aumento observado na densidade de tricomas nas plantas cujas formigas obrigatórias foram experimentalmente removidas, sugere que *T. guianensis* é capaz de induzir defesas bióticas (tricomas) na ausência de formigas. Estes tricomas podem ser importantes em reduzir a herbivoria em *T. guianensis*, já que o principal herbívoro desta planta são lagartas, as quais comumente foram encontradas na face inferior das folhas (S.C. Moraes, obs. pessoal), justamente onde o incremento na densidade de tricomas na ausência de formigas foi maior. A indução de tricomas em função da herbivoria foi também observada em outras espécies de plantas, como é o caso de *Cnidocolus aconitifolius* (Euphorbiaceae) (Roberts & Tabla 2005). Defesas induzidas podem ser consideradas um exemplo de plasticidade fenotípica uma vez que constituem em respostas ativadas após um encontro precedente de um consumidor (herbívoro) ou de um competidor, que confere ao organismo prejudicado algum grau de resistência aos futuros ataques (Harvell 1990).

Embora estudos adicionais sejam necessários, é possível que esta capacidade de *Tococa guianensis* em induzir e usar defesas alternativas na ausência de formigas seja um mecanismo que favorece a existência e a manutenção da planta em fragmentos isolados de mata e campos onde formigas obrigatórias estão ausentes.

6. Conclusão

1. Existe uma relação entre as características do ambiente e a espécie de formiga que coloniza *T. guianensis*. Áreas não fragmentadas de mata possuem uma dominância de espécies obrigatórias (especialistas), que são raras ou não ocorrem em fragmentos isolados de florestas ou áreas não florestais.
2. A espécie de formiga mais comumente associada a *T. guianensis* nos cerrados de Goiás é *Allomerus* sp. Na presença desta formiga o nível de herbivoria na planta hospedeira é menor, comparativamente às plantas sem formigas ou com formigas oportunistas.
3. Há evidências de que na ausência de uma proteção biótica (formigas) *T. guianensis* induz a produção de defesas alternativas (tricomas) além de outras mudanças, como maior dureza nas folhas, características que estão diretamente ligadas a uma barreira contra herbívoros e uma baixa palatabilidade das folhas.
4. Esta plasticidade fenotípica parece permitir a colonização de *T. guianensis* em diferentes habitats, mesmo na ausência de seu parceiro mutualista.

7. Referências Bibliográficas

- Agrawal, A. A.; Rutter, M. T. 1998. Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. *Oikos*, 83: 227-236.
- Agrawal, A. A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, 294: 321-326.
- Aizen, A. M.; Feinsinger, P. 1994. Habitat fragmentation, native insects pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications*, 4: 378-392.
- Alvarez, G.; Armbrrecht, I.; Jimenez, E.; Armbrrecht, H.; Ulloa-Chacon, P. 2001. Ant-plant association in two *Tococa* species from a primary rain forest of Colombian Choco (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 38(3B): 585-601
- Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography*, 26: 87-97.
- Araújo, G. M., & M. Haridasan. 1997. Estrutura fitossociológica de duas matas mesófilas semidecíduas, em Uberlândia, Triângulo Mineiro. *Naturalia*, 22:115-129.
- Beattie, A. J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Beattie, A. J. 1989. Myrmecotrophy: plants fed by ants. *Trends in Ecology & Evolution*. 4: 172-176.
- Benson, W. W. 1985. Amazon ant-plants. Pages 239-266 *In* G. Prance and T. Lovejoy, editors. Amazonia Pergamon Press, Elmsford, NY, U.S.A.
- Bizerril, M. X. A.; Vieira, E. M. 2002. *Azteca* ants as antiherbivore agents of *Tococa formicaria* (Melastomataceae) in Brazilian Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, Vol. 37, n. 2, 145-149.
- Bronstein, J. L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica*, 30: 150-161.

- Brower, J. E. & J. H. Zar. 1984. Field & laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Publishers. Dubuque, Iowa. Brown, K. S. Jr. 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect conservation* 1:25-42.
- Bruna, E. M.; Lapola, D. M.; Vasconcelos, H. L. 2004. Interspecific variation in the defensive responses of obligate plant-ants: experimental tests and consequences for herbivory. *Oecologia*, 138: 558-565.
- Bruna, E. M.; Vasconcelos, H. L.; Heredia S. 2005. The effect of habitat fragmentation on communities of mutualists: Amazonian ants and their host plants. *Biological Conservation*, 124: 209-216.
- Bryant, J. P.; Kuropat, J. 1980. Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: the role of plant chemistry. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 261-285.
- Cabrera, M.; Jaffe, K. 1994. A trophic mutualism between the myrmecophytic melastomataceae *Tococa guianensis* Aublet and an *Azteca* ant species. *Ecotropicos*, 7(2): 1-10.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of the tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53:209-233.
- Cordeiro, N. J.; Howe, H. F. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100:14052-14056.
- Davidson, D. W.; Longino, J. T.; Snelling, R. R. 1988. Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology*, 69:801-808.
- Davidson, D. W.; Mckey, D. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenopteran Research*. 2:13-83.

- Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 153-181.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. *In: Dirzo, R.; Sarukhán, J. (Ed.). Perspectives on plant population ecology*. Sinauer, Massachusetts. pp. 141-165.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, 38: 201-341.
- Fonseca, C. R. F.; Benson, W. W. 1995. Ontogenetic succession on Amazonian ant-trees. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 76: 83.
- Fowler, H. G.; 1993. Herbivory and assemblage structure of myrmecophytous understory plants and their associated ants in the central Amazon. *Insectes Sociaux*, 40: 137-145.
- Gaume, L.; Mckey, D.; Anstell, M. C. 1997. Benefits conferred by timid ants: active anti-herbivore protection of the rain-forest tree *Leonardoxa Africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia*, 112: 209-216.
- Guilherme, F. A. G., J. N. Nakajima, C. A. P. Lima, & A. Vanini. 1998. Fitofisionomias e a flora lenhosa nativa do Parque do Sabiá, Uberlândia, MG. *Daphne* 8(2): 17-30.
- Harvell, C. D. 1990. The ecology and evolution of inducible defenses. *Quart. Rev. Biol.* 65: 323-340.
- IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis). Unidades de Conservação do Brasil. Brasília: IBAMA, 1989.
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). 2005. Mapas interativos, Mapa de vegetação dos estados de Goiás e Minas Gerais [on line].
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and *Acacias* in Central America. *Evolution* 20 (3) 249-275.
- Janzen, D. H. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. *Science (Wash. DC)* 188: 936-937.

- Janzen, D. H. 1987. Insect diversity of a Costa Rican dry forest: why keep it, and how? *Biological Journal of the Linnean society*, 30: 173-356.
- Kearns, C. A.; Inouye, D. W.; Waser, N. M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 83-112.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology*, 70: 1715-1725.
- Kruess, A.; Tscharntke, T. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*, 264: 1581-1584.
- Levin, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Q. Rev. Biol.* 48(1): 3-15.
- Longino, J. T. 1991. *Azteca* ant in *Cecropia* trees: taxonomy, colony structure, and behaviour. *In* C. Huxley and D. F. Culver (Eds.). *Ant-plant interactions*, pp. 271-288. Oxford University Press, Oxford, England.
- Lopes, R. M.; Mariano, Z. F.; Scopel, I.; Cabral, J. B. P.; Assunção, H. F. 2000. Variabilidade pluviométrica no município de Jataí-GO (Resultado Parcial). X Simpósio Brasileiro de Geografia Física Aplicada.
- Mattson, W. J. 1980. herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology And Systematics*, 11:119-161.
- Mckey, D. 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa Africana* (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rain forest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81-99.
- Michelangeli, F. A. 2003. Ant protection against herbivory in three species of *Tococa* (Melastomataceae) occupying different environments. *Biotropica* 35(2): 181-188.
- Michelangeli, F. A. 2005. *Tococa* (melastomataceae). *Flora Neotropica Monograph*.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 58-62.

- Powell, A. H.; Powell, G. V. M. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 19: 176- 179.
- Pullin, A. S.; Gilbert, J. E. 1989. The stinging Nettle, *Urtica dioica*, increases trichome density after herbivore and mechanical damage. *Oikos*, 54: 275- 280.
- Ramos Neto, M. B. 2000. O Parque Nacional de Emas (GO) e o fogo: implicações para a conservação biológica. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade de São Paulo (USP), São Paulo 159 p.
- Roberts, L. A.; Tabla, V. P. 2005. Artificial defoliation induces trichome production in the tropical shrub *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica* 37(2): 251-257.
- Rosa, R., Lima, S. C., Assunção, W. L. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade & Natureza*, 3 (5 e 6): 91-108.
- Scopel, I.; Assad, E. D.; Evangelista, B.; Bezerra, H. 1995. Análise das Chuvas no Centro-Sul de Goiás. *In.*: Congresso Brasileiro de Agrometeorologia, Campina Grande/PB, Anais. 215-217.
- Silveira, L.; Rodrigues, F. H. G.; Jácomo, A. T. A.; Diniz Filho, J. A. F. 1999. Impact of wildfires on the megafauna of Emas National Park, Central Brazil. *Oryx* 33(2): 108-114.
- SPSS. 2000. Systat version 10. SPSS Inc., San Francisco, California.
- Strauss, S. Y; Agrawal, A. A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology Evolution*. 14(5): 179-185.
- Tennant, L. 1994. Ecology of a facultative ant-plant mutualism. Ph.D. dissertation, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- Vasconcelos, H. L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia* 87: 297-298.

- Vasconcelos, H. L.; Davidson, D. W. 2000. Relation between plant size and associates in two Amazonian ant-plants. *Biotropica* 31(1): 100-111.
- Vasconcelos, H. L.; Luizão, F. J. 2004. Litter production and litter nutrient concentrations in fragmented Amazonian landscape. *Ecological Applications*, 14: 884-892.
- Zangerl, A. R.; Bazzaz, F. A. 1992. Theory and pattern in plant defense allocation. *In* R. S. Fritz and E. L. Simms (Ed.). *Plant resistance to herbivores and pathogens, ecology, evolution and genetics*. pp. 363-391. University of Chicago Press. Chicago, Illinois. 590 pp.

8. Anexo

Anexo 1. Lista de espécies e morfoespécies de formigas encontradas em *Tococa guianensis* nos diferentes transectos de amostragem.

<i>Morfoespécies/espécie</i>	<i>E1</i>	<i>E2</i>	<i>J1</i>	<i>J2</i>	<i>J3</i>	<i>J4</i>	<i>J5</i>	<i>U1</i>	<i>U2</i>
<i>Allomerus</i> sp.	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Azteca</i> sp.	*								
<i>Brachymyrmex</i> sp.								*	
<i>Camponotus dimorphis</i>									*
<i>Cephalotes</i> sp.									*
<i>Crematogaster erecta</i>	*				*				
<i>Crematogaster limita</i>						*			
<i>Crematogaster</i> sp.		*					*	*	*
<i>Linepithema humila</i>									*
<i>Pheidole</i> sp.								*	*
<i>Solenopsis</i> sp.		*							*
<i>Tapinoma</i> sp.								*	*
<i>Wasmanmia</i> sp.		*				*		*	*

Legenda:

* Colônias completas, ou seja, com operárias, imaturos e reprodutivos.

* Colônias incompletas, ou seja, com operárias e ocasionalmente alguns imaturos.

* apenas forrageando sobre a planta.