

214 1110  
Este eferençiar e  
pelo candidato Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira  
e aprovada pela comissão julgadora  
Woodruff W. Benson

PAULO SÉRGIO MOREIRA CARVALHO DE OLIVEIRA

12+6  
SOBRE A INTERAÇÃO DE FORMIGAS COM PEQUI DO CERRADO,  
CARYOCAR BRASILIENSE CAMB. (CARYOCARACEAE): O SIGNIFICADO  
ECOLÓGICO DE NECTARIOS EXTRAFLORAIS

7 York  
Tese apresentada ao Instituto de  
Biologia da Universidade Estadual  
de Campinas, como requisito parcial  
para a obtenção do Grau de Doutor  
em Ciências Biológicas (Ecologia)

hitmany  
Orientador: Dr. Woodruff W. Benson x

1988

Deixa o mato crescer em paz

Deixa o mato crescer

Deixa o mato

.....

Deixa o tatu bola no lugar

Deixa a capivara atravessar

Deixa a anta cruzar o ribeirão

.....

Escuta o vento cantando no arvoredado

Passarim, passarão no passaredo

Deixa a índia criar seu curumim

Vá embora daqui coisa ruim

Some logo, vá embora

Antonio Carlos Jobim

(Trechos da canção Borzeguim)

## AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Woodruff W. Benson, pela orientação.

Aos Drs. Hermógenes F. Leitão Filho, Pierre C. G. Montouchet, Ary T. de Oliveira Filho, Carlos R. F. Brandão e Benedicto F. do Amaral Filho, pelas discussões e sugestões durante a análise prévia da tese.

A amiga Cláudia Dansa, pela inestimável ajuda no computador para a confecção dos gráficos, e tratamento estatístico dos dados apresentados nesta tese.

Ao Prof. João Semir, por me chamar a atenção para os nectários extraflorais de *Caryocar*, resultando no planejamento desta pesquisa.

Aos seguintes especialistas, pelo auxílio na identificação taxonômica dos insetos registrados neste estudo: C. R. F. Brandão (Formicidae), K. S. Brown Jr. (Lepidoptera), E. Cancellato (Isoptera), R. J. Gagné (Cecidomyiidae), J. Grazia (Hemiptera), R. F. Monteiro e M. E. Schauff (Eulophidae).

Aos amigos Lúcio Gama e Marcos Rodrigues, pela valiosa ajuda no trabalho de campo, em diversas fases da pesquisa. Aos amigos Ricardo Monteiro, Júnior, Raimundo, Ary, Martinho, Daniela, Dionete, Cris, Carlos Castro, Vera, Alex, Xuxu, Chico, Marcus Vinícius e Sonja, que também se revezaram me auxiliando no campo.

A Paulo Moutinho, pelas sugestões apresentadas no texto preliminar da tese, e a Alpina Begossi, pela ajuda nos cálculos estatísticos.

A Estação Experimental de Itirapina, do Instituto Florestal do Estado de São Paulo, pela hospedagem e pela permissão de realizar esta pesquisa em suas dependências. Ao Sr. Luiz Porcel & família, pela hospitalidade e auxílio constantes durante minhas visitas à Itirapina.

Ao Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e ao Fundo de Apoio à Pesquisa (FAP/UNICAMP), pelo auxílio financeiro concedido para a realização deste trabalho.

Aos colegas e funcionários do Departamento de Zoologia da UNICAMP, que direta ou indiretamente contribuíram para esta tese.

## ÍNDICE

|                                                                                                                          |           |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>Introdução.....</b>                                                                                                   | <b>2</b>  |
| 1 - Por quê formigas?.....                                                                                               | 4         |
| 2 - Nectários extraflorais x formigas.....                                                                               | 6         |
| 3 - Nectários extraflorais em vegetação de cerrado.....                                                                  | 9         |
| 4 - O pequi do cerrado - <i>Caryocar brasiliense</i> Camb. ....                                                          | 11        |
| 5 - Objetivos.....                                                                                                       | 13        |
| <b>Materiais e Métodos.....</b>                                                                                          | <b>14</b> |
| 1 - Período e local do estudo.....                                                                                       | 14        |
| 2 - Marcação e acompanhamento de indivíduos de <i>Caryocar</i><br><i>brasiliense</i> .....                               | 16        |
| 3 - Experimentos de exclusão de formigas.....                                                                            | 18        |
| 4 - Infestação de plantas experimentais por herbívoros.....                                                              | 19        |
| 4.1 - <i>Eunica bechina</i> (Lepidoptera: Nymphalidae).....                                                              | 19        |
| 4.2 - <i>Edessa rufomarginata</i> (Hemiptera: Pentatomidae).....                                                         | 19        |
| 4.3 - <i>Tetrastichus</i> spp. (Hymenoptera: Eulophidae).....                                                            | 20        |
| 4.4 - <i>Prodiplosis floricola</i> (Diptera: Cecidomyiidae).....                                                         | 21        |
| 5 - Censos de formigas em <i>Caryocar brasiliense</i> .....                                                              | 22        |
| 6 - Frequência de ocupação, padrão de forrageamento, e<br>agressividade de formigas em <i>Caryocar brasiliense</i> ..... | 23        |
| 7 - Volume e concentração de néctar nos nectários extra-<br>florais de <i>Caryocar brasiliense</i> .....                 | 24        |
| <b>Resultados.....</b>                                                                                                   | <b>27</b> |
| 1 - Características gerais e fenologia de <i>Caryocar</i> .....                                                          | 27        |
| 2 - A fauna de formigas associada a <i>Caryocar brasiliense</i> .....                                                    | 34        |
| 2.1 - Os censos de formigas em <i>Caryocar brasiliense</i> .....                                                         | 34        |

|                                                                                                                                                 |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 2.2 - Levantamentos com iscas.....                                                                                                              | 41 |
| 3 - Frequência de ocupação, padrão de forrageamento e agressividade de formigas em <i>Caryocar</i> e em plantas sem nectários extraflorais..... | 45 |
| 4 - Infestação por herbívoros em indivíduos experimentais de <i>Caryocar brasiliense</i> .....                                                  | 50 |
| 4.1 - <i>Eunica bechina</i> .....                                                                                                               | 50 |
| 4.2 - <i>Edessa rufomarginata</i> .....                                                                                                         | 60 |
| 4.3 - <i>Tetrastichus</i> spp. ....                                                                                                             | 65 |
| 4.3.1 - <i>Tetrastichus</i> sp. 1 (galhador de folhas).....                                                                                     | 65 |
| 4.3.2 - <i>Tetrastichus</i> sp. 2 (galhador de ramo).....                                                                                       | 68 |
| 4.4 - <i>Prodiplosis florícola</i> .....                                                                                                        | 68 |
| Discussão.....                                                                                                                                  | 73 |
| 1 - Fenologia de <i>Caryocar brasiliense</i> .....                                                                                              | 73 |
| 2 - A fauna de formigas associada a <i>Caryocar brasiliense</i> .....                                                                           | 75 |
| 3 - Forrageamento de formigas em <i>Caryocar</i> e em plantas sem nectários extraflorais.....                                                   | 78 |
| 4 - Infestação por herbívoros nas plantas experimentais de <i>Caryocar brasiliense</i> .....                                                    | 82 |
| 4.1 - <i>Eunica bechina</i> .....                                                                                                               | 82 |
| 4.2 - <i>Edessa rufomarginata</i> .....                                                                                                         | 84 |
| 4.3 - <i>Tetrastichus</i> spp. ....                                                                                                             | 85 |
| 4.4 - <i>Prodiplosis florícola</i> .....                                                                                                        | 86 |
| Conclusões.....                                                                                                                                 | 89 |
| Resumo.....                                                                                                                                     | 91 |
| Summary.....                                                                                                                                    | 93 |
| Bibliografia.....                                                                                                                               | 95 |

"A hipótese de relações mutualísticas íntimas entre formigas e plantas superiores representa uma daquelas interpretações fascinantes na qual botânicos talentosos e criativos rivalizaram os inventores da hipótese do mimetismo no campo zoológico. Ambas as interpretações foram tratadas como fatos de imenso valor para apoiar uma hipótese mais geral ainda - a da seleção natural, e ambas, depois de terem sido levadas a extremos por seus respectivos defensores, enfrentam agora a reação que está desafiando o Neodarwinismo. Autores como Fritz Muller, Schimper, Huth, Delpino, Beccari e Heim compilaram um grande número de observações em favor da hipótese de que muitas plantas desenvolvem estruturas elaboradas para serem utilizadas como abrigo por certas formigas agressivas ou mesmo fornecerem a estes insetos substâncias alimentares requintadas, e em troca por estes serviços são protegidas por seus inquilinos (...). Estas observações estão agora sujeitas a revisão crítica por autores como Retting e H. von Ihering, cuja atitude frente ao tema é declaradamente cética e reacionária. Cumpre a nós portanto examinar ambos os lados do argumento e, se possível, adotar uma posição que irá incentivar e não inibir investigações futuras."

William M. Wheeler, 1910

## INTRODUÇÃO

A história natural de mutualismos entre formigas e plantas têm fascinado cientistas por aproximadamente dois séculos. Durante este tempo tornou-se claro que as maneiras pelas quais plantas manipulam formigas, e vice-versa, podem atingir níveis de complexidade e requinte tais que desafiam o mais cético observador. Embora a sugestão de interações mutualísticas entre formigas e plantas seja muito antiga e esteja explícita em estudos clássicos de naturalistas como Belt (1874), Delpino (1875), Trelease (1881) e Schimper (1888), as evidências então utilizadas para sustentá-la eram totalmente desprovidas de caráter experimental demonstrativo; sendo entretanto extremamente ricas em detalhes anatômicos, morfológicos e comportamentais. Apesar da ampla distribuição taxonômica e geográfica de 'plantas mirmecófilas' (cf. Bequart, 1922; Wheeler & Bequart, 1929; Wheeler, 1942), e de sua importância biológica intrínseca, muito pouca atenção foi dispensada a este tema desde os estudos naturalísticos acima citados.

Até recentemente muitos biólogos (e.g., Schremmer, 1970) ainda mostravam-se céticos quanto à possibilidade de que a evolução de algumas características vegetais pudessem ser resultado de pressões seletivas exercidas por animais, e vice-versa. Entretanto, o grande número de evidências experimentais acumuladas nas duas últimas décadas levaram à aceitação quase que generalizada do conceito de coevolução entre animais e plantas (Ehrlich & Raven, 1964; Gilbert & Raven, 1975; Futuyma & Slatkin, 1983; e citações incluídas). Neste cenário científico, os trabalhos experimentais de D. H. Janzen (1966, 1967a,b, 1969, 1972, 1974, 1975) fizeram renascer o interesse pelas interações entre formi-

gas e plantas, possibilitando um grande avanço para a 'escola mutualística'. A partir dos trabalhos de Janzen, desencadeou-se uma sequência praticamente ininterrupta de estudos experimentais sobre a natureza das interações formiga x planta, culminando com diversos artigos de revisão (e.g., Bentley, 1977a; Heithaus et al., 1980; Huxley, 1980; Boucher et al., 1982; Benson, 1985), e até mesmo livros dedicados inteiramente ao assunto (Buckley, 1982; Beattie, 1985; Jolivet, 1986).

Excetuando-se algumas espécies predadoras de sementes (Beattie, 1985) e aquelas pertencentes ao grupo das saúvas, que chegam a causar enormes danos a plantas cultivadas e silvestres (Mariconi, 1970), sabe-se hoje que formigas em geral podem manter mutualismos facultativos ou obrigatórios com centenas de espécies de plantas de diversas famílias. Estudos recentes têm demonstrado que os benefícios ganhos pelas plantas podem ser dos seguintes tipos (segundo Beattie, 1985):

(1) proteção contra diversos tipos de herbívoros; (2) redução da competição por luz com trepadeiras; (3) aquisição de nutrientes essenciais; (4) proteção contra fogo; (5) dispersão de sementes e frutos; (6) polinização. As vantagens obtidas por formigas em troca destes serviços consistem basicamente de abrigo para a colônia (i.e., local para nidificação) e/ou recompensas alimentares fornecidas pelas plantas.

## 1. - Por quê formigas?

Formigas (Formicidae) são superiores numericamente a qualquer outro animal terrestre (Wheeler, 1910), sendo que as colônias de algumas espécies podem conter mais de 10 milhões de operárias (Wilson, 1971). Estima-se que, junto com cupins, estes himenópteros constituam cerca de 30% da biomassa animal da floresta amazônica (Fittkau & Klinge, 1973). Além de sua inequívoca dominância numérica e ampla diversidade taxonômica (250 gêneros contendo cerca de 14.000 espécies; Wilson, 1971), formigas distribuem-se virtualmente por todos os ambientes terrestres do planeta, e apresentam um espectro de itens alimentares na dieta absolutamente incomum quando comparadas com outras famílias de insetos (Wheeler, 1910). Entretanto, o atributo mais notável de formicídeos é sem dúvida o seu modo de vida eusocial, responsável pelo altíssimo grau de coordenação e coesão entre indivíduos de uma mesma colônia, com castas especializadas para determinadas tarefas e altruísmo individual (cf. Wilson, 1971).

Ao longo da evolução do comportamento social em formigas, observa-se o desenvolvimento de elaborados sistemas de comunicação visual, mecânica e química (Holldobler, 1977). A comunicação química, através de feromônios, é especialmente relevante para duas atividades básicas da colônia no ambiente externo ao ninho: coleta de alimento e comportamento territorial. Feromônios relacionados ao recrutamento de indivíduos são de vital importância para muitas espécies de formigas na transmissão de informações sobre perigo iminente para a colônia, e descoberta de fontes alimentares novas. O acúmulo de indivíduos recrutados numa fonte de alimento recém descoberta permite à colônia não só

subjugar e carregar para o ninho mais rápida e eficientemente presas grandes, como também monopolizar a utilização destas em relação a competidores (especialmente formigas de outras colônias). Way (1963) utilizou o termo "comportamento de posse" para descrever a agressividade em relação a intrusos numa área monopolizada por uma colônia de formigas. Este comportamento é claramente mais pronunciado nas proximidades do ninho e em fontes alimentares de locação fixa conhecida pela colônia, como por exemplo nectários de plantas (Bentley, 1977a).

O fato de centenas de espécies de formigas forragearem intensamente na vegetação, exibirem comportamento de posse junto ao ninho e a fontes alimentares, e possuírem hábitos onívoros (i.e., dieta diversificada), abriu caminho para a evolução de mutualismos entre estes insetos e plantas. Diversas espécies vegetais evoluíram estruturas especializadas, conhecidas como 'mirmecodomácias' (i.e., casas para formigas), que permitem e/ou induzem a fundação de colônias de formigas no corpo da planta (Wheeler, 1942; Benson, 1985). Além de fornecerem um local para nidificação, algumas espécies de plantas produzem também corpúsculos alimentares e/ou néctar extrafloral nutritivamente ricos (Rickson, 1971; Baker et al., 1978), que as formigas constantemente coletam para sua alimentação. Uma vez que as formigas têm o ninho e às vezes alimento na própria planta, a manutenção da saúde desta, bem como a garantia de seu crescimento, são de importância óbvia para a aptidão da colônia inquilina. Mutualismos formiga x planta mediados por esta 'troca de favores' entre hospedeiro e inquilino, podem resultar numa especialização e dependência mútua tão alta de ambas as partes, que a relação torna-se obrigatória para a sobrevivência das espécies envolvidas (Janzen, 1966, 1969).

Na grande maioria dos casos entretanto, as relações mutualísticas entre formigas e plantas são de natureza facultativa (Beattie, 1985). Dentre as inúmeras associações deste tipo já descritas, aquelas envolvendo a oferta de néctar extrafloral a formigas visitantes constituem o escopo deste trabalho.

## 2 - Nectários extraflorais x formigas

Nectários são órgãos ou tecidos especializados que secretam uma substância conhecida como néctar, a qual é composta por mono e dissacarídeos, aminoácidos, proteínas, e quantidades vestigiais de outros compostos (Elias, 1983). Nectários florais podem ser diferenciados de nectários extraflorais tanto pelo local que ocupam na planta, como pela função que desempenham. Distinguindo-os pela posição, Caspari (1848) qualificou como florais aqueles nectários localizados em qualquer parte da flor, e como extraflorais aqueles encontrados em estruturas vegetativas de plantas. Delpino (1875) por outro lado adotou um sistema funcional de definição: nectários florais seriam aqueles diretamente envolvidos com o processo de polinização da planta, enquanto que os extraflorais (ou extra-nupciais) não apresentariam qualquer relação com este processo, mesmo ocorrendo próximos a partes reprodutivas da planta. Os critérios de Delpino são os mais aceitos e utilizados na literatura atual, e neste estudo será seguido o sistema funcional de diferenciação de nectários.

A imensa variabilidade estrutural e a ampla ocorrência de nectários extraflorais (NEFs daqui em diante) em diversas taxa vegetais foram

evidenciadas em levantamentos efetuados por vários autores (e.g., Zimmermann, 1932; Schnell et al., 1963; Bentley, 1977a; Elias, 1983; Oliveira & Leitão-Filho, 1987). Além disto, a relevância de NEFs como caracteres úteis para estudos taxonômicos de plantas foi enfatizada por Siebert (1948), Bhattacharyya & Maheshwari (1971a, b) e Keeler & Kaul (1979). NEFs podem ocorrer virtualmente em todas as estruturas vegetativas e reprodutivas de plantas, sendo entretanto mais comumente encontrados na lâmina foliar, raque, pecíolo, ramo, estípulas, sépalas, pétalas e brácteas (Bentley, 1977a).

Os mecanismos fisiológicos envolvidos na secreção de néctar extrafloral não são ainda totalmente compreendidos, talvez devido à ampla variação morfológica de NEFs (Luttge, 1971; Esau, 1974). Alguns autores acreditam que a secreção de néctar seja de fato uma excreção de açúcar excedente na planta (e.g., Frey-Wyssling, 1955); outros sugerem que a secreção esteja associada com a excreção de água e sais superabundantes sob condições de alta umidade (Dahlgren, 1945). A maioria dos autores, entretanto, concorda que a secreção de néctar em NEFs seja resultado de processos metabólicos ativos; sendo a estrutura celular de NEFs também típica de tecidos onde estes processos ocorrem (Esau, 1974). Além disto, o consumo de oxigênio na glândula aumenta durante a secreção (Luttge, 1971). De toda forma, a liberação de açúcar em NEFs resulta num custo energético para a planta.

O significado adaptativo de NEFs é um tema cuja controvérsia existe desde a descoberta destas glândulas, e polariza-se basicamente em dois grupos de opiniões (cf. Brown, 1960). Os "protecionistas" apóiam a idéia de que as formigas que visitam NEFs protegem a planta contra ataques de herbívoros, enquanto que os "exploracionistas" acreditam

que a secreção de néctar extrafloral tenha uma função puramente fisiológica para a planta (as formigas simplesmente "exploram" este recurso).

Bentley (1977a) afirma que, para que haja uma interação benéfica entre formigas e plantas portadoras de NEFs, as seguintes premissas devem ser satisfeitas: (1) formigas devem estar presentes na planta; (2) formigas devem exibir comportamento agressivo em relação a herbívoros potenciais; (3) a planta deve ser vulnerável, pelo menos durante alguma fase da vida, a ataques de herbívoros. Letourneau (1983), entretanto, demonstrou que a agressividade de formigas não é uma característica essencial para que a planta ganhe proteção: formigas pouco agressivas podem ser importantes na remoção de ovos de herbívoros. Excetuando-se os estudos realizados com a pteridófito *Pteridium aquilinum* (Tempel, 1983; Heads & Lawton, 1984; Lawton & Heads, 1984) e com *Helichrysum* spp. (Compositae; O'Dowd & Catchpole, 1983), que não detectaram efeito protetor por parte de formigas, diversos experimentos recentes demonstraram que a visita destes insetos a NEFs pode ser benéfica para plantas nos seguintes aspectos:

(1) redução de danos causados as folhas por insetos fitófagos (Elias & Gelband, 1975; Bentley, 1976, 1977b; Keeler, 1977; Tilman, 1978; O'Dowd, 1979; Koptur, 1979, 1984; McLain, 1983; Smiley, 1985, 1986; Barton, 1986; Kelly, 1986).

(2) redução de danos causados a botões e flores por diversos tipos de insetos (Van der Pijl, 1955; Elias & Gelband, 1975; Bentley, 1977b; Keeler, 1977, 1980a; Inouye & Taylor, 1979; Schemske, 1980; Beckmann & Stucky, 1981).

(3) aumento na produção de frutos e sementes aptos para a dispersão (Elias & Gelband, 1975; Bentley, 1976, 1977b; Deuth, 1976; Koptur, 1979; Inouye & Taylor, 1979; Pickett & Clark, 1979; Keeler, 1980a, 1981a; Schemske, 1980; Stephenson, 1982; McLain, 1983).

Embora formigas sejam sem dúvida os insetos mais frequentes em NEFs (Bentley, 1977a; Blom & Clark, 1980; Schemske, 1982; Rogers, 1985), vespas predadoras e microhimenópteros parasitóides também são atraídos a estas glândulas e eventualmente podem diminuir a atividade de herbívoros na planta (Beckmann & Stucky, 1981; Hespenheide, 1985).

### 3 - Nectários extraflorais em vegetação de cerrado

Estudos recentes em vegetação de cerrado revelaram que NEFs ocorrem em diversas espécies de arbustos e árvores típicas desta formação vegetal, podendo alcançar abundâncias relativamente altas em algumas áreas. A partir de levantamentos efetuados em cinco áreas de cerrado do estado de São Paulo, Oliveira & Leitão-Filho (1987) registraram 34 espécies lenhosas portadoras de NEFs. Estas espécies distribuem-se por 15 famílias, e representam de 16,5 a 21,9% das espécies amostradas nos cinco cerrados estudados. Num estudo similar realizado no estado de Mato Grosso, Oliveira & Oliveira-Filho (em preparação) registraram a presença de NEFs em 23 espécies lenhosas (11 famílias), com porcentagens locais variando de 20,6 a 25,5% das espécies para três áreas de cerrado estudadas. A abundância de NEFs na flora lenhosa dos cerrados destas duas regiões variou de 7,6 a 20,3% dos indivíduos amostrados em São Paulo, e de 27,6 a 31,2% dos indivíduos amostrados em Mato Grosso.

Os dados obtidos nestas áreas de cerrado, sobre distribuição taxonômica e abundância de NEFs, são superiores numericamente aos registrados para várias regiões norte-americanas (Keeler, 1979a, 1980b, 1981b), e aproximam-se daqueles obtidos em outras áreas tropicais como Jamaica (Keeler, 1979b) e Costa Rica (Bentley, 1976). Estas comparações corroboram a hipótese de Bentley (1977a) de que NEFs sejam mais comuns nos trópicos do que em regiões temperadas, e nos levam a inferir sobre a relevância ecológica destas glândulas para os cerrados brasileiros.

O estudo realizado por Moraes (1980), sobre a comunidade de formigas arborícolas do cerrado de Mogi-Guaçu (SP), ressalta bem a importância de plantas lenhosas para este grupo de insetos. Moraes encontrou 27 espécies de formigas que nidificam exclusivamente em galhos secos de plantas lenhosas, e 13 outras que obrigatoriamente fazem ninho no chão. Duas espécies podem nidificar em ambos os substratos. Embora todas as espécies fossem observadas forrageando tanto no chão como na vegetação, formigas com ninhos em plantas foram mais frequentes em iscas colocadas na folhagem. Plantas com NEFs representaram 41% (56/136) da cobertura vegetal lenhosa (excluindo árvores mortas) que abrigava colônias de formigas em 1075 m<sup>2</sup> de cerrado (Moraes, 1980). Estes dados fornecem uma forte evidência sobre as pressões seletivas que formigas devem ter exercido na flora lenhosa do cerrado; a alta frequência de plantas com NEFs neste tipo de vegetação torna-se relevante dentro deste contexto.

Oliveira, Silva & Martins (1987) foram os primeiros a investigar o potencial protetor de formigas que visitam NEFs em vegetação de cerrado. Utilizando *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) como planta experi-

mental, estes autores demonstraram que NEFs são responsáveis pela abundância significativamente maior de formigas nesta planta do que em outras espécies não portadoras destas glândulas. Em consequência disto, cupins vivos, colocados experimentalmente sobre as plantas como 'herbívoros simulados', foram atacados por formigas em número significativamente maior sobre folhas de *Qualea* do que sobre plantas sem NEFs.

#### 4 - O pequi do cerrado - *Caryocar brasiliense* Camb.

*Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) é uma espécie típica de cerrados brasileiros, ocorrendo desde o Paraná até o sul do Pará (Prance & Freitas da Silva, 1973). Em cerrados do planalto central esta espécie é de porte arbóreo, enquanto que no estado de São Paulo a planta frequentemente apresenta um porte reduzido e ocorre sob a forma de arbustos (Barradas, 1972).

Os frutos de *C. brasiliense*, popularmente conhecido como "pequi" ou "pequizeiro", são utilizados na alimentação por populações humanas do oeste e centro do Brasil, sendo preparados junto com arroz ou utilizados na produção de doces, licores e sabão (Ferreira, 1980; Rizzini & Mors, 1976). Além disto, o valor econômico dos óleos encontrados nas sementes e frutos do pequi já foi ressaltado por Handro & Barradas (1971).

Em cerrados do planalto central, na região de Brasília, flores de *C. brasiliense* são intensamente visitadas e polinizadas por várias espécies de morcegos (Gribel, 1986). A dispersão dos frutos e sementes

pode ser efetuada por aves, como a ema e a gralha, ou mesmo por pequenos mamíferos como a cotia (Gribel, 1986).

**Caryocar brasiliense** possui NEFs na face externa das sépalas de seus botões florais, os quais são intensamente visitados por diversas espécies de formigas. Apesar dos nectários localizarem-se no cálice, eles são considerados como funcionalmente extraflorais (*sensu* Delpino, 1875), uma vez que não recompensam os morcegos polinizadores do pequi. NEFs são também encontrados nos bordos do limbo de primórdios foliares e folhas jovens de **Caryocar**: em folhas adultas e velhas estas glândulas não são mais funcionais e deixam de ser visitadas por formigas. No cerrado de Itirapina (SP), constatou-se que **C. brasiliense** pode ser infestado por insetos fitófagos que atacam diferentes partes da planta. São eles:

(1) **Eunica bechina** (Hew.) (Lepidoptera: Nymphalidae) - fêmeas desta borboleta desovam nas folhas jovens, que servem de alimento para as larvas.

(2) **Edessa rufomarginata** (De Geer) (Hemiptera: Pentatomidae) - desovas deste percevejo sugador são encontradas em locais variados da planta; ninfas e adultos alimentam-se dos botões e frutos do pequi.

(3) **Prodiplosis floricola** (Felt) (Diptera: Cecidomyiidae) - fêmeas desovam no interior dos botões florais, os quais são destruídos pelas larvas.

(4) **Tetrastichus** sp.1 (Hymenoptera: Eulophidae) - indutor de galhas nas folhas de **Caryocar**: pode acarretar a queda precoce da folha.

(5) **Tetrastichus** sp.2 (Hymenoptera: Eulophidae) - indutor de galhas nos ramos de **Caryocar**: pode acarretar a morte precoce do ramo.

## 5 - Objetivos

Este estudo tem por objetivo investigar o significado ecológico da produção de néctar extrafloral pelas sépalas de *Caryocar brasiliense*. O trabalho foi realizado em vegetação de cerrado, no município de Itirapina, e visou responder as seguintes perguntas sobre o sistema *Caryocar brasiliense* x formigas x herbívoros.

- (I) - Quais espécies de formigas visitam *C. brasiliense*?
- (II) - A presença de NEFs em *Caryocar* faz com que esta planta seja mais frequentemente visitada por formigas do que outras espécies de plantas não portadoras de NEFs?
- (III) - Formigas que coletam néctar extrafloral em *Caryocar* tendem a atacar outros animais (herbívoros potenciais) encontrados na planta?
- (IV) - Caso a resposta para a questão anterior seja afirmativa:
  - A - Em qual ou quais regiões da planta os ataques por parte das formigas são mais frequentes?
  - B - Quais espécies de formigas atacam estes animais com maior frequência?
- (V) - A visita de formigas aos NEFs de *Caryocar* reduz a infestação desta planta por parte dos herbívoros acima citados?

As respostas a estas diversas perguntas visarão esclarecer de que forma a interação com formigas, mediada pela oferta de néctar extrafloral, pode influenciar na aptidão de indivíduos de *Caryocar brasiliense*, tendo em vista as condições em que esta espécie ocorre na área onde o estudo foi realizado.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### 1 - Período e local do estudo

O trabalho de campo foi realizado de julho de 1985 a julho de 1987, na vegetação de cerrado que ocorre no bairro Graúna do município de Itirapina (22°15'S, 47°49'W), estado de São Paulo.

As várias áreas de cerrado que circundam o município de Itirapina são bastante variáveis do ponto de vista florístico-fisionômico. Nesta região pode-se observar desde cerrados constituídos por árvores de porte elevado ('cerradão'), até cerrados mais baixos, de vegetação mais aberta, constituídos por poucas árvores e arbustos dispersos e uma cobertura rasteira de gramíneas ('campo sujo'). O estudo realizado por Giannotti (1988), numa área de cerradão em Itirapina, evidenciou as seguintes espécies de árvores como as mais abundantes: *Myrcia lingua* (Myrtaceae), *Dalbergia dolichopetala* (Leguminosae), *Rapanea guianensis* (Myrsinaceae), *Xylopia aromatica* (Annonaceae) e *Vochysia tucanorum* (Vochysiaceae). O cerrado onde o presente estudo foi realizado caracteriza-se por uma vegetação densa de arbustos e árvores com predominância de gramíneas no estrato herbáceo, enquadrando-se na categoria fisionômica reconhecida por Goodland (1971) como cerrado *sensu stricto* (Fig. 1). *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae), *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae), *Stryphnodendron adstringens* (Leguminosae), *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) e *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) encontram-se entre as espécies arbustivo-arbóreas mais frequentes na área de estudo.

Segundo a classificação climática de Koppen, a região de Itirapina

Figuras 1-3. Fig. 1. Vista geral do cerrado de Itirapina, onde o estudo foi realizado. Fig. 2. Indivíduo tratamento de *Caryocar brasiliense*; o local do caule onde foi aplicada a resina repelente para formigas está indicado com uma seta. Fig. 3. Inflorescência jovem de *C. brasiliense*, com botões ainda protegidos por brácteas.

1



2



3

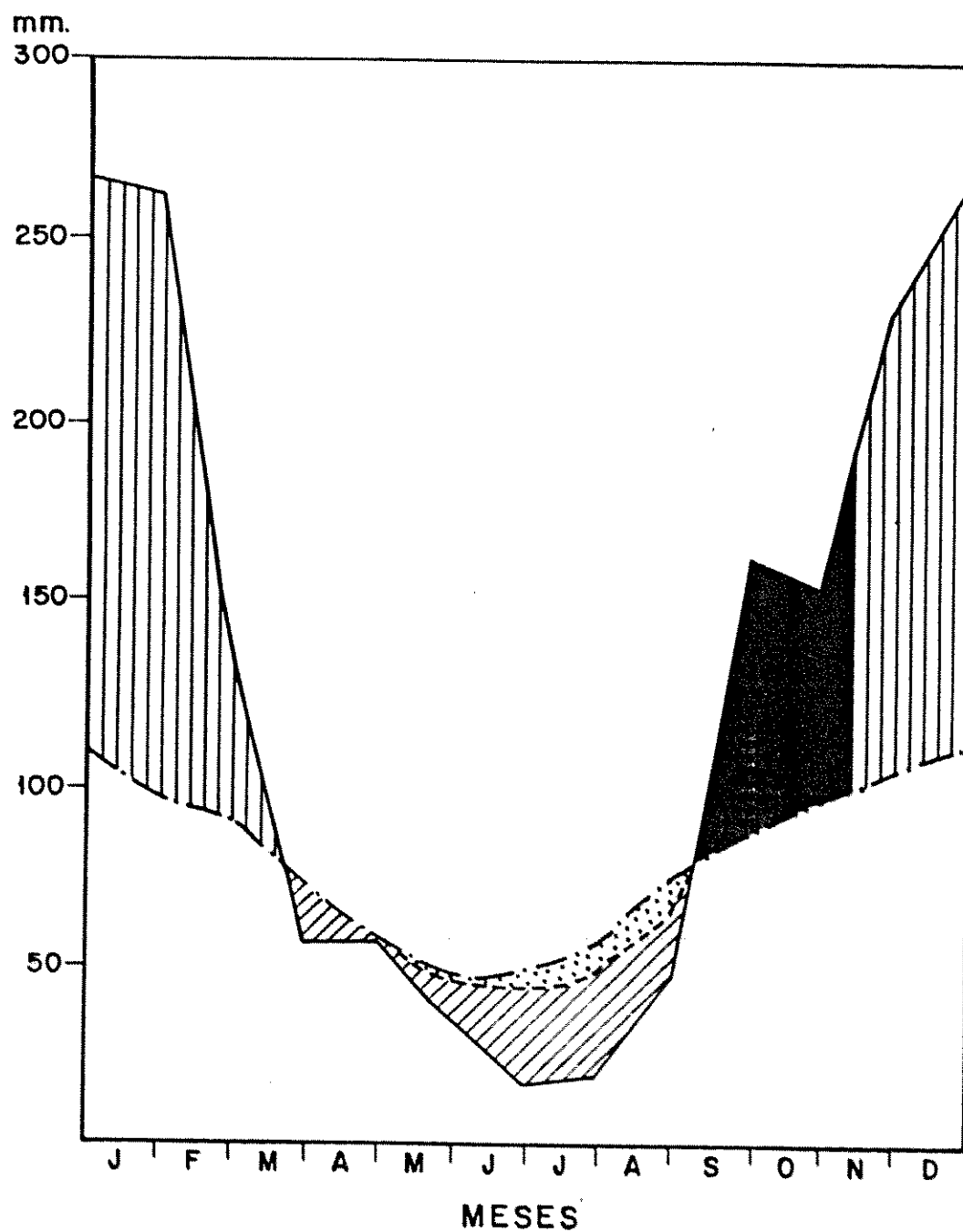


apresentaria um clima Cwa, do tipo mesotérmico de inverno seco. Percebe-se pelo diagrama apresentado na Fig. 4, que o clima da região caracteriza-se por uma estação seca que coincide com os meses mais frios (maio a setembro), e uma estação chuvosa correspondente aos meses mais quentes do ano (novembro a março). Apesar de ocorrerem consideráveis variações de ano para ano na quantidade de chuvas, o padrão geral do clima da região é determinado por duas estações marcadamente distintas do ponto de vista pluviométrico (Fig. 4).

## 2 - Marcação e acompanhamento de indivíduos de *Caryocar brasiliense*

No início de agosto de 1986 foram marcados e mapeados, ao longo de aproximadamente 400 m de cerrado, 140 indivíduos (0,5 a 1,5 m de altura) de *Caryocar brasiliense*. Embora possuíssem gemas desenvolvidas, estas plantas ainda não haviam lançado suas folhas na época da marcação. Dos 140 indivíduos marcados, 80 foram sorteados para registros da fenologia, bem como para a montagem de experimentos envolvendo a exclusão forçada de formigas (ver abaixo). O estado fenológico das plantas sorteadas foi acompanhado quinzenalmente, sendo registrados para cada indivíduo os seguintes parâmetros: (1) número de folhas; (2) número de inflorescências; (3) número de botões, flores e flores fecundadas; (4) número de frutos. Os 60 indivíduos restantes de *Caryocar* foram utilizados para registros gerais sobre a planta, bem como para observações sobre interações entre formigas e outros insetos.

Figura 4. Diagrama climático da Estação Experimental de Itirapina, baseado em médias mensais de temperatura e precipitação referente ao período de 1958 a 1968 (extraído de Giannotti, 1988).



Legenda:

- precipitação - 1425 mm
- - - evapotranspiração potencial - 940 mm.
- ... evapotranspiração real - 917 mm.
- ▨ excedente hídrico - 508 mm.
- ▩ deficiência hídrica - 23 mm.
- ▧ consumo hídrico - 96 mm.
- reposição de água no solo - 96 mm.

### 3 - Experimentos de exclusão de formigas

Com o objetivo de se avaliar a influência de formigas visitantes na infestação de *Caryocar brasiliense* por herbívoros, foram realizados experimentos envolvendo a exclusão forçada de formigas em parte da população estudada de *Caryocar*. Esta manipulação experimental permitiu a formação de duas subpopulações ecologicamente distintas de *Caryocar*. A inclusão de indivíduos de *C. brasiliense* numa ou noutra subpopulação experimental foi decidida através de sorteio entre as 80 plantas previamente marcadas no início de agosto de 1986 (ver seção 2 deste capítulo).

As plantas experimentais foram categorizadas da seguinte maneira:

- (1) CONTROLE (N = 40 plantas) - formigas com livre acesso à planta através da via chão-caule, como também através da folhagem de plantas vizinhas que eventualmente tocassem nos ramos do pequi.
- (2) TRATAMENTO (N = 40 plantas) - acesso de formigas à planta impedido, tanto através do caule como pela folhagem de plantas vizinhas. O acesso pelo caule foi impedido através da aplicação da resina 'Tanglefoot', que é repelente para formigas porém inócua para a planta (Tanglefoot Co., Michigan, USA). Uma banda de resina, medindo ca. 5 cm de largura e 2 mm de espessura, foi aplicada na base do caule de plantas tratamento, sendo retocada regularmente de 15 em 15 dias. A primeira aplicação da resina foi efetuada em agosto de 1986, quando as plantas já possuíam gemas desenvolvidas, mas ainda estavam desprovidas de folhas (Fig. 2). A textura pegajosa do repelente impediu eficazmente o acesso de formigas através do caule das plantas. Ramos de plantas vizinhas, que eventualmente pudessem tocar nos indivíduos tratamento,

foram podados e verificados quinzenalmente de modo a impedir o acesso de formigas através da folhagem adjacente. Ambos os métodos de exclusão de formigas aparentemente não afetam a presença de insetos voadores nas plantas tratamento, como atestam vários outros estudos similares realizados com metodologia idêntica à aqui utilizada (Barton, 1986; Smiley, 1986; e citações incluídas).

#### 4 - Infestação de plantas experimentais por herbívoros

##### 4.1 - *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae)

A infestação de *Caryocár brasiliense* pela borboleta *Eunica bechina* foi avaliada regularmente, em intervalos semanais ou quinzenais, de setembro a dezembro de 1986. Entre as avaliações de dezembro de 1986 e janeiro de 1987 houve intervalo de 30 dias. As avaliações de infestação por *E. bechina* consistiram de inspeções detalhadas das folhas de indivíduos pertencentes aos grupos controle e tratamento. As inspeções eram efetuadas num mesmo dia para as duas categorias de plantas experimentais. Em cada inspeção registrava-se o número de ovos e larvas de *E. bechina* encontrados nas folhas de *C. brasiliense*.

##### 4.2 - *Edessa rufomarginata* (Hemiptera: Pentatomidae)

A infestação do pequi pelo percevejo sugador *Edessa rufomarginata* foi avaliada com a mesma regularidade, e durante o mesmo período mencionado para *Eunica bechina*. A cada inspeção das plantas experimentais, registrava-se o número de adultos, ninfas e desovas de *Edessa*

*rufomarginata* presentes nos indivíduos controle e tratamento. Adultos e ninfas eram procurados em todas as regiões da planta, com especial atenção para os botões e frutos. A presença de desovas de *Edessa* era verificada através de inspeções detalhadas do caule, ramo, folhas, botões e frutos das plantas. Uma vez encontrada, o local da desova na planta, e o número de ovos por desova, eram também registrados.

#### 4.3 - *Tetrastichus* spp. (Hymenoptera: Eulophidae)

Dos 80 indivíduos de *Caryocar brasiliense* utilizados nos experimentos envolvendo presença e exclusão de formigas, 30 plantas controle e 30 plantas tratamento foram sorteadas para medição de dano por micro-himenópteros galhadores. Os dois maiores ramos de cada uma destas 60 plantas foram marcados em agosto de 1986, sendo a infestação por galhadores de folha (*Tetrastichus* sp. 1) e de ramo (*Tetrastichus* sp. 2) avaliada nos meses de janeiro e fevereiro de 1987. A decisão sobre qual dos dois ramos seria utilizado na avaliação do dano por cada tipo de galhador foi feita através de sorteio. Num ramo avaliou-se a infestação das folhas por *Tetrastichus* sp. 1, e no outro a infestação do ramo propriamente dito por *Tetrastichus* sp. 2.

A infestação de plantas controle e tratamento por *Tetrastichus* sp. 1 foi avaliada através da proporção de folhas galhadas no ramo sorteado. A intensidade da infestação em cada folha foi estimada visualmente como inferior ou superior a 10% da área foliar.

A intensidade de ataque por *Tetrastichus* sp. 2 nos ramos sorteados de plantas controle e tratamento foi medida através da razão entre a 'extensão do ramo infestada pelo galhador' e o 'comprimento total do

ramo susceptível à infestação'. Deste modo obtinha-se a proporção do ramo infestada por *Tetrastichus* sp. 2.

#### 4.4 - *Prodiplosis floricola* (Diptera: Cecidomyiidae)

O ataque a botões florais de *Caryocar brasiliense* pelo díptero *Prodiplosis floricola* foi avaliado através da montagem de um experimento envolvendo inflorescências controle (formigas presentes) e tratamento (formigas excluídas). Setenta plantas, portando uma inflorescência jovem cada (botões < 2 mm de diâmetro, ainda envolvidos por brácteas, Fig. 3), foram marcadas no cerrado de Itirapina em 30 de outubro de 1986. A categoria experimental das inflorescências foi determinada por sorteio; 34 foram categorizadas como controle e 36 como tratamento. O acesso de formigas a inflorescências tratamento foi impedido através da aplicação da resina Tanglefoot na base da planta, e da poda da folhagem adjacente a esta. Treze dias após a montagem do experimento no campo, as 70 inflorescências foram coletadas e acondicionadas individualmente em frascos plásticos. Na época da coleta, a grande maioria dos botões já havia atingido um tamanho intermediário de 4 a 8 mm de diâmetro. A infestação das inflorescências experimentais por *P. floricola* foi avaliada através da contagem do número de larvas do díptero encontradas no interior dos botões. Depois de secarem naturalmente e adquirirem a cor marrom, os botões foram abertos e observados em estereomicroscópio. A cor amarela das larvas do díptero, contrastantes no interior dos botões, facilitou a detecção e contagem das mesmas.

A infestação por *P. floricola* foi também avaliada, embora de forma indireta, através da contagem do número de botões sobreviventes (i.e., que passaram à fase de flor) entre os indivíduos controle (N = 40) e tratamento (N = 40) do experimento montado em agosto de 1986.

#### 5 - Censos de formigas em *Caryocar brasiliense*

A fauna de formigas associada a *Caryocar brasiliense* foi investigada através de amostragens diurnas e noturnas nas 40 plantas do grupo controle. Os censos de formigas foram realizados nos seguintes horários: 8 hs, 14 hs, 20 hs e 2 hs. Cada censo foi realizado em dois dias consecutivos, abrangendo estes quatro horários de amostragens. Foi realizado um total de três censos, em três meses consecutivos (setembro, outubro e novembro de 1986), totalizando 12 amostragens da fauna de formigas associada ao pequi (três amostragens para cada um dos quatro horários). Os mesmos 40 indivíduos de *Caryocar* foram utilizados nos três censos de formigas. Em cada planta eram gastos 20 segundos para o registro do número de indivíduos de cada espécie de formiga presente. Indivíduos cujas espécies eram desconhecidas, no momento do registro, eram coletados para identificação posterior.

## 6 - Frequência de ocupação, padrão de forrageamento, e agressividade de formigas em *Caryocar brasiliense*

Com objetivo de investigar se NEFs aumentam a frequência de formigas sobre *C. brasiliense*, em relação a outras espécies de plantas não portadoras destas glândulas, 60 pares experimentais de plantas foram marcados em Itirapina nos meses de outubro e novembro de 1985. Cada um destes pares consistiu de um indivíduo de *Caryocar* (1,0 a 1,5 m de altura) e da planta vizinha mais próxima, de tamanho similar, pertencente a qualquer espécie não portadora de NEFs. Plantas contendo homópteros, especialmente coccídeos e membracídeos, não foram incluídas entre as vizinhas mais próximos, já que estes insetos podem ter funções ecológicas semelhantes a de NEFs (Carroll & Janzen, 1973; Massina, 1981).

A agressividade e o padrão de forrageamento de formigas, nas plantas de um par experimental, foram avaliados através da utilização de operários do cupim *Armitermes euamignathus* Silvestri como iscas (i.e., herbívoros simulados) para formigas. Iscas vivas já foram utilizadas em outros estudos de campo sobre padrão de forrageamento e taxa de predação por formigas (Jeanne, 1979; Barton, 1986; Oliveira, Oliveira-Filho & Cintra, 1987). Seis cupins vivos eram colocados simultaneamente em ambas as plantas de um par experimental, obedecendo a seguinte distribuição: (A) *C. brasiliense* - 2 cupins na inflorescência (1 por botão), 2 em folhas jovens (NEFs já secos), e 2 em folhas adultas (1 por folha); (B) Vizinho mais próximo (qualquer planta sem NEFs) - 2 cupins em folhas jovens, 2 em folhas adultas, e 2 em folhas velhas (1 por folha). Cupins eram colados vivos, pelo dorso, ficando com as patas agitadas para cima. As formigas aparentemente não foram atraídas ou repelidas pela cola plástica (Cascolar<sup>®</sup>, Alba Química, Brasil).

Uma vez distribuídos os cupins em ambas as plantas de um par experimental, o número de formigas de diferentes espécies atacando (mordendo e/ou ferroando) cupins em diferentes regiões das plantas era registrado minuto a minuto, durante um tempo padrão de 15 minutos. A frequência de ocupação por formigas, e os experimentos com cupins, foram realizados com 30 pares de plantas durante o dia (8 - 12 hs) e 30 pares durante a noite (19 - 24 hs). Não houve repetição para um mesmo par de plantas.

Além de permitirem avaliar comparativamente a fauna de formigas associada ao pequi e a plantas sem NEFs, de dia e de noite, os experimentos com cupins possibilitaram também estimar a agressividade de diferentes espécies de formigas em relação a animais (herbívoros simulados) encontrados em diferentes regiões das plantas.

A agressividade de formigas em relação a larvas da borboleta *Eunica bechina* foi investigada através de encontros provocados em *Caryocar brasiliense*. Larvas de diferentes tamanhos foram colocadas sobre folhas ou botões de plantas visitadas por diferentes espécies de formigas. A reação das formigas em relação às lagartas, e vice-versa, foi registrada em períodos de observação que variaram de 15 a 30 minutos.

#### 7 - Volume e concentração de néctar nos nectários extraflorais de *Caryocar brasiliense*

A produção e concentração de néctar nos NEFs das sépalas de *Caryocar brasiliense* foram medidas em outubro de 1986. As medidas de volume foram obtidas através do ensacamento de inflorescências portan-

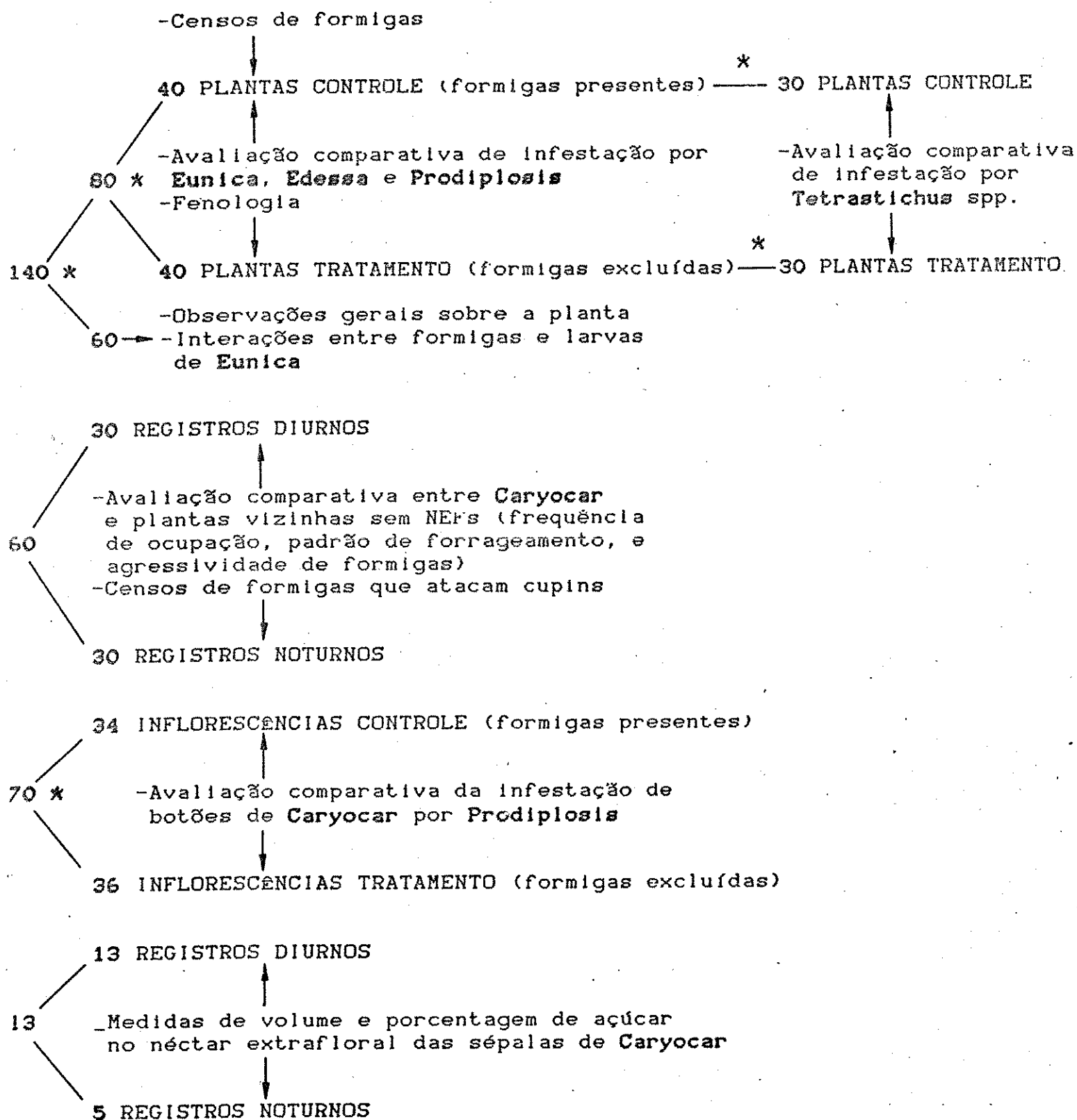
do botões com 8 a 12 mm de diâmetro. O néctar acumulado nos nectários foi coletado, duas horas após o ensacamento, com o auxílio de uma micropipeta graduada. Durante o dia foram ensacadas treze inflorescências às 12 hs, sendo a leitura efetuada às 14 hs. Durante a noite, o ensacamento e a leitura de cinco inflorescências foram efetuados respectivamente às 20 e 22 hs. As cinco inflorescências ensacadas à noite estavam entre as treze utilizadas nas medidas diurnas.

Devido à baixa produção individual dos nectários, a leitura para cada inflorescência foi efetuada coletando-se o néctar acumulado nas cinco glândulas mais produtivas (i.e., com gotas maiores) de quaisquer botões da inflorescência. Dividindo-se por cinco o volume de néctar registrado na pipeta, obtinha-se o volume médio de néctar acumulado pelas glândulas ao longo do período de ensacamento da inflorescência.

A porcentagem de açúcar no néctar extrafloral produzido pelas sépalas do pequi, foi medida com o auxílio de um refratômetro de campo (Erma Optical Works Ltd., Japan). Uma vez que o volume de néctar coletado durante o dia foi muito pequeno (provavelmente devido a alta evaporação), as medidas de concentração de açúcar foram efetuadas apenas com néctar extrafloral acumulado durante o período de 20 a 22 hs. Três das cinco inflorescências ensacadas neste período foram utilizadas para a obtenção de medidas de concentração. A leitura para cada inflorescência baseou-se na coleta de néctar acumulado por 7 a 15 glândulas de quaisquer botões da inflorescência. Portanto, os valores registrados no refratômetro referem-se ao néctar produzido por várias glândulas de uma mesma inflorescência.

O diagrama da Figura 5 resume a metodologia empregada para as diferentes questões relativas aos objetivos deste estudo.

Figura 5. Resumo da metodologia empregada para as diversas questões relativas aos objetivos deste estudo. Números indicam quantidade de indivíduos de *Caryocar brasiliense* utilizados. Asteriscos (\*) indicam sorteios.



## RESULTADOS

### 1 - Características gerais e fenologia de *Caryocar brasiliense*

*Caryocar brasiliense* situa-se entre as espécies lenhosas mais abundantes da área de estudo. A planta possui folhas compostas ternadas, e de filotaxia oposta. Quando emitidos, os primórdios foliares e folhas jovens apresentam uma coloração avermelhada, e são frequentemente visitados por formigas devido a presença de pequenos nectários localizados nos bordos do limbo (Fig. 6). Aproximadamente uma semana após a emissão das folhas, estas glândulas secam e tornam-se visualmente imperceptíveis no limbo foliar, cuja cor verde persistirá até a queda das folhas.

As inflorescências de *C. brasiliense* são ráceros terminais que podem produzir até 27 botões florais ( $\bar{X} = 12,17 \pm 4,64$ ;  $N = 70$  inflorescências). Os botões são esféricos e de cor creme; quando jovens podem ser avermelhados devido a variação na coloração das sépalas e pétalas. O cálice, persistente até a maturação dos frutos, é formado por cinco sépalas esverdeadas, cada uma das quais portando um nectário diferenciado no ápice, que é intensamente visitado por diversas espécies de formigas (Figs. 7, 8). Na Tabela 1 encontram-se os resultados relativos à produção de néctar por estas glândulas, de dia e de noite. A produção noturna foi significativamente maior que a diurna ( $P < 0,001$ ). O calor intenso, acarretando altas taxas de evaporação, certamente influenciou na baixa quantidade de néctar coletado neste período. A concentração de açúcar (equivalentes em sacarose) foi medida apenas com néctar coletado à noite, e variou de 10,5 a 14,0% ( $\bar{X} = 12,33 \pm 1,75$

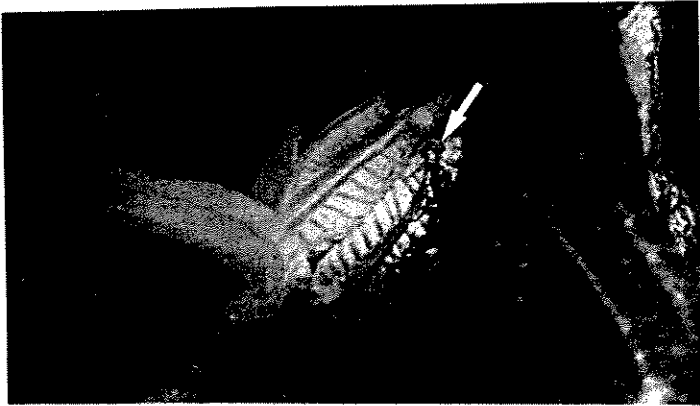
gramas de açúcar por 100 gramas de água). As flores de pequi são grandes e vistosas, de coloração predominantemente creme, hermafroditas e de simetria radial (Fig. 9). A corola dialipétala é formada normalmente por cinco ou seis pétalas carnosas. O androceu é formado por numerosos estames filamentosos, com filetes glandulares. Os estiletes, normalmente em número de quatro, são também filamentosos e flexíveis. O ovário é súpero, normalmente tetracarpelar e tetralocular, com um óvulo por lóculo e de placentação axial.

Tabela 1 - Produção diurna (12 às 14 hs) e noturna (20 às 22 hs) de néctar por glândulas localizadas nas sépalas de *Caryocar brasiliense*, em Itirapina.

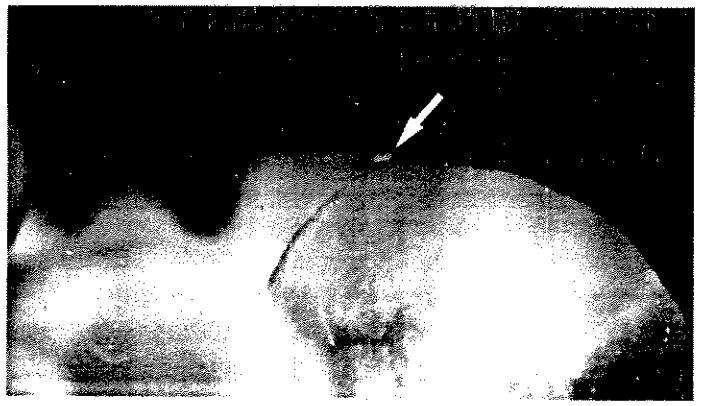
| Produção de néctar                                       | Dia<br>(13 infis) | Noite<br>(5 infis) | Significância<br>da diferença     |
|----------------------------------------------------------|-------------------|--------------------|-----------------------------------|
| Volume ( $\mu$ l)/cinco<br>nectários/inflores-<br>cência | $0,062 \pm 0,106$ | $1,326 \pm 0,53$   | $P < 0,001$ ;<br>$t=8,61$ ; GL=16 |
| Volume ( $\mu$ l)/nectá-<br>rio/inflorescência           | $0,011 \pm 0,019$ | $0,264 \pm 0,103$  |                                   |

Figuras 6-11. Fig. 6. Primórdios foliares de *Caryocar brasiliense*, com nectários no bordo do limbo (seta) sendo visitados por *Camponotus* aff. *blandus*. Fig. 7. Gota de néctar (seta) acumulada em nectário extrafloral localizado na sépala de *Caryocar*. Fig. 8. *Camponotus crassus* e *Zacryptocerus pusillus* visitando nectários nos botões de *Caryocar*. Fig. 9. Flores de *Caryocar*. Fig. 10. Dois frutos de *Caryocar*. Fig. 11. Fruto maduro de *Caryocar*, com putâmen exposto.

6



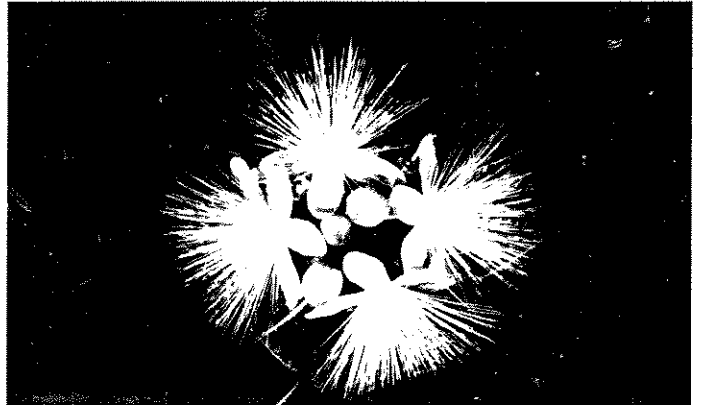
7



8



9



10



11



Os frutos de *Caryocar* são drupas de casca verde escura contendo de um a quatro putâmens (caroços), os quais são expostos quando os frutos amadurecem (Figs. 10, 11). Cada putâmen é recoberto externamente por uma polpa amarela de cheiro agradável, utilizada como alimento por pequenos mamíferos, aves, e pelo homem. Abaixo da polpa encontra-se uma camada de espinhos fixados ao endocarpo lenhoso, o qual protege a amêndoa contendo o embrião da semente. Maiores detalhes sobre a biologia e morfologia de *Caryocar brasiliense* são fornecidos por Heringer (1970), Barradas (1972, 1973) e Gribel (1986).

A exceção do desenvolvimento e maturação dos frutos, que ocorrem nos meses chuvosos do ano, a maior parte dos eventos fenológicos de *C. brasiliense* ocorre durante a estação seca (Fig. 12). A queda das folhas inicia-se no mês de fevereiro e acentua-se marcadamente nos meses subsequentes. No período correspondente aos meses de maio a julho a grande maioria das plantas apresenta-se com poucas folhas ou totalmente caducas (Figs. 12, 13). A partir do final de agosto começa a emissão intensa e simultânea de brotos e botões, que se estende até o início da estação chuvosa (outubro-novembro), quando então as plantas já possuem uma folhagem desenvolvida e as flores abertas (Figs. 12-14). A maturação dos frutos ocorre no período correspondente ao final da estação chuvosa, cerca de três a quatro meses após a abertura das flores (Figs. 12, 13).

Figura 12. Fenologia de *Caryocar brasiliense* (N = 80 plantas) referente ao período de agosto de 1986 a julho de 1987, no cerrado de Itirapina, SP.

| Evento fenológico                                                      | ESTACÃO SECA |     |      | ESTACÃO CHUVOSA |     |     | ESTACÃO |     |     |     |     |     |
|------------------------------------------------------------------------|--------------|-----|------|-----------------|-----|-----|---------|-----|-----|-----|-----|-----|
|                                                                        | AGO          | SET | OUT  | NOV             | DEZ | JAN | FEV     | MAR | ABR | MAI | JUN | JUL |
| Emissão de brotos<br>(gemas e/ou primórdios foliares)                  | ****         | **  | *    |                 |     |     |         |     |     |     |     |     |
| Acréscimo de folhas<br>(em relação ao mês anterior)                    | *            | *** | **** | ****            | *** | *** | *       |     |     |     |     |     |
| Perda de folhas<br>(em relação ao mês anterior)                        |              |     |      |                 | *   | **  | ***     | *** | *** | *** | *** | **  |
| Emissão e desenvolvimento de in-<br>florescências (botões e/ou flores) | *            | **  | ***  | ***             | *   | *   |         |     |     |     |     |     |
| Desenvolvimento e maturação<br>de frutos                               |              |     |      | *               | **  | *   | *       |     |     |     |     |     |

\* Presente em 1 a 25% dos indivíduos  
 \*\* Presente em 26 a 50% dos indivíduos  
 \*\*\* Presente em 51 a 75% dos indivíduos  
 \*\*\*\* Presente em 76 a 100% dos indivíduos

Figura 13. Número médio de folhas por planta de *Caryocar brasiliense* (N=80) referente ao período de agosto de 1986 a julho de 1987 (acima); e ocorrência percentual de botões e flores, e de frutos de *Caryocar* ao longo do mesmo período (abaixo). Meses em que a ocorrência foi nula não estão incluídos no gráfico debaixo.

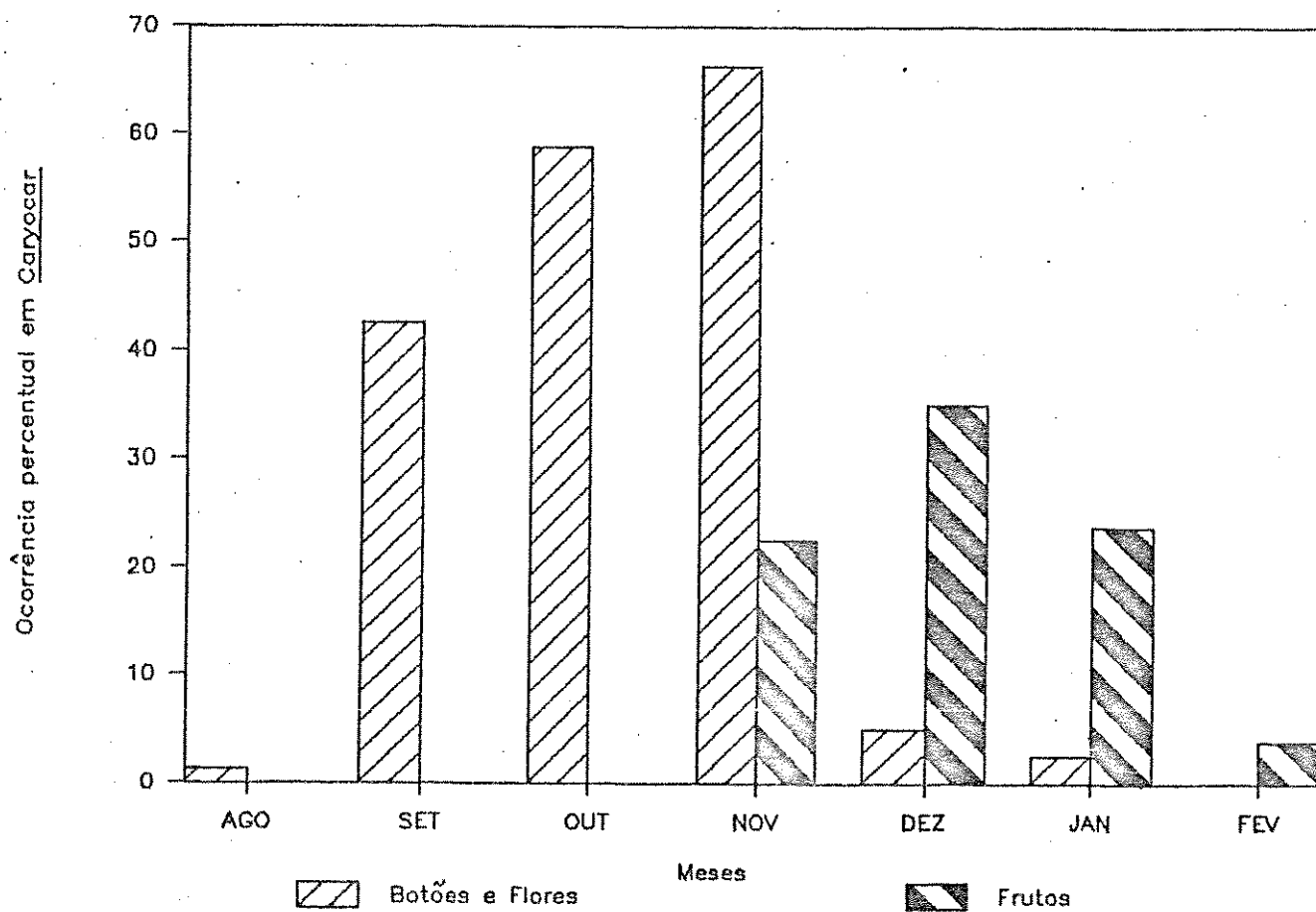
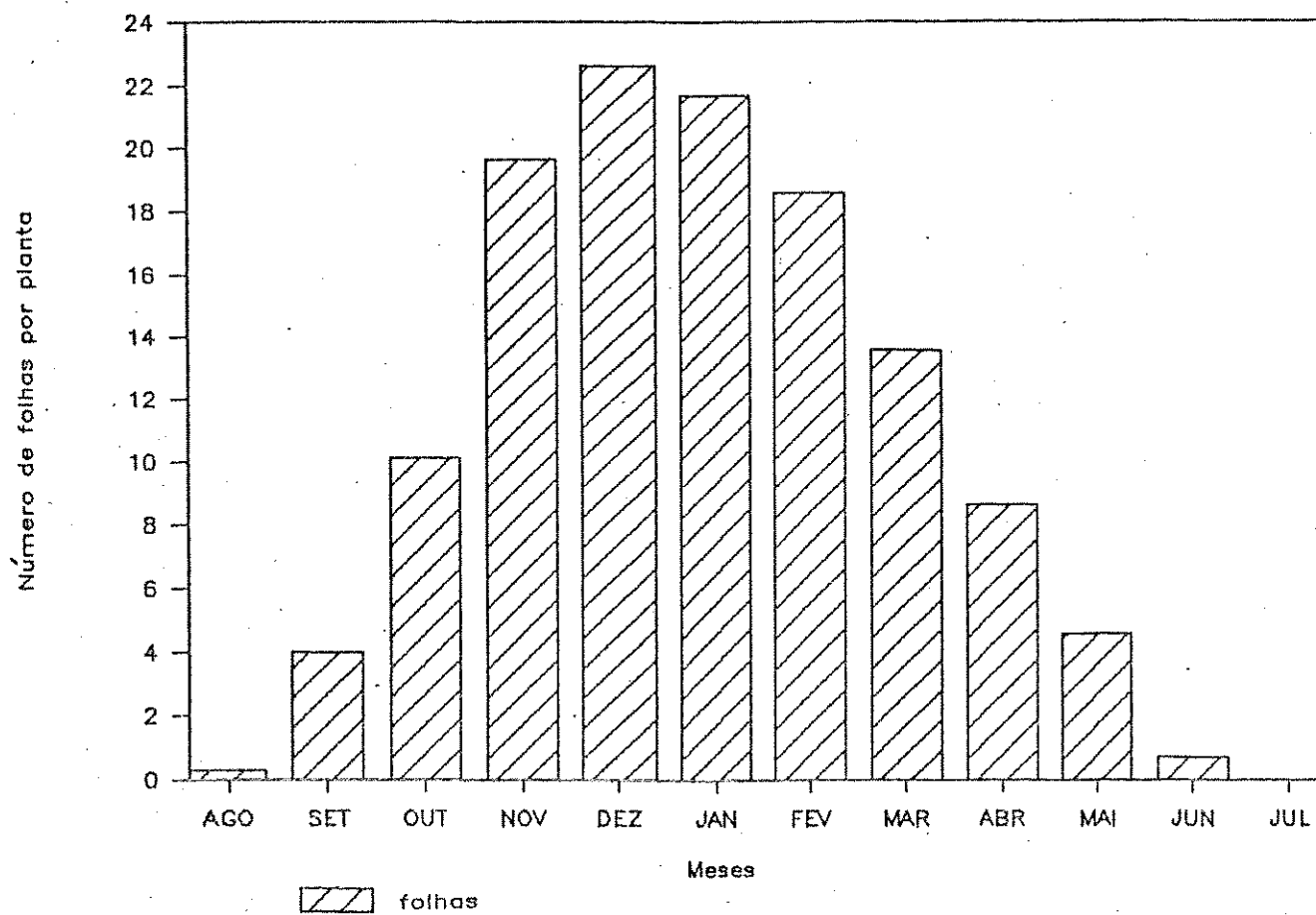
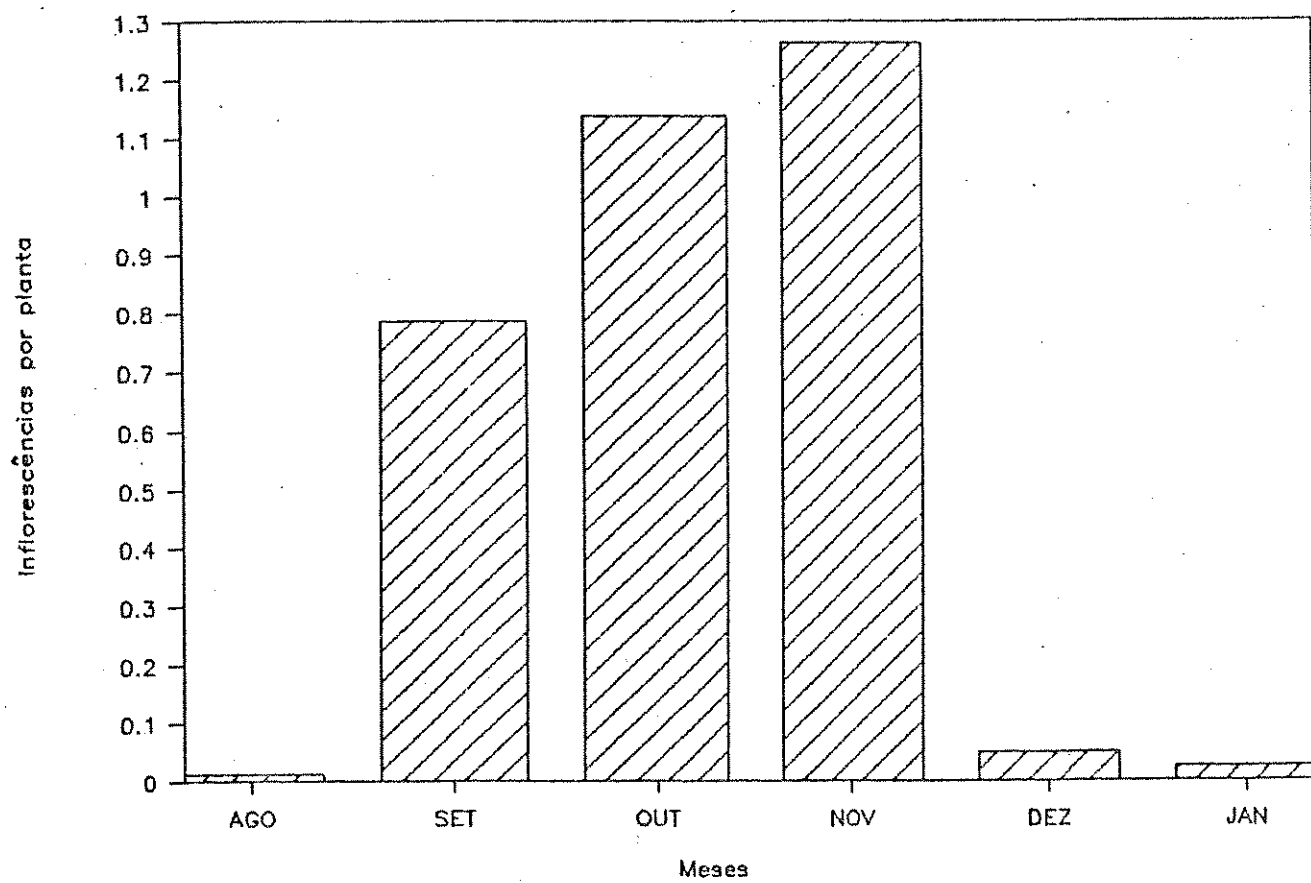
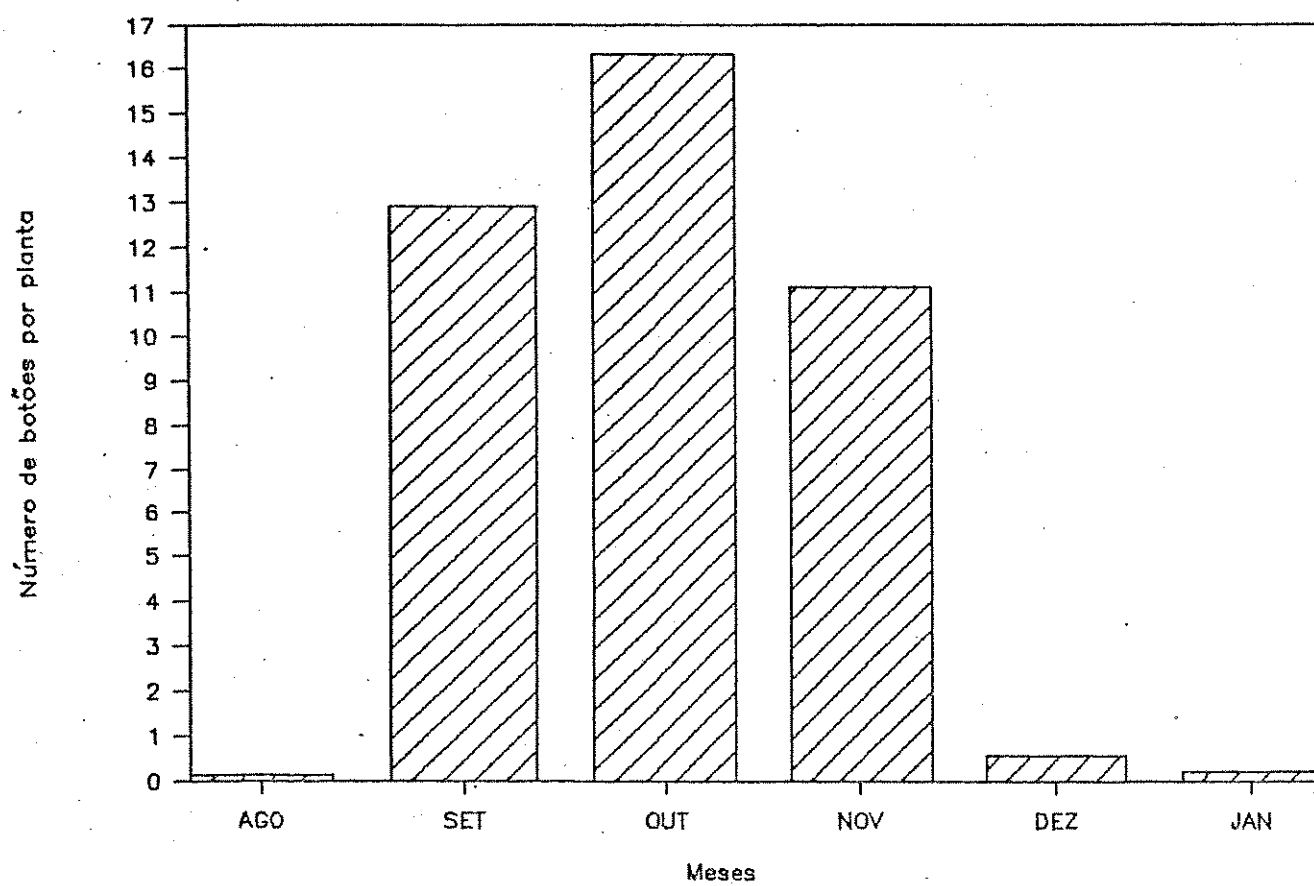


Figura 14. Número médio de botões (acima) e de inflorescências (abaixo) por planta de *Caryocar brasiliense* (N=80) referente ao período de agosto de 1986 a julho de 1987; estão excluídos dos gráficos os meses em que a ocorrência de botões e inflorescências foi nula.



## 2 - A fauna de formigas associada a *Caryocar brasiliense*

Foi registrado um total de 34 espécies de formigas visitando *Caryocar brasiliense* no cerrado de Itirapina. A fauna de formigas relacionada na Tabela 2 está distribuída em 17 gêneros pertencentes a 5 subfamílias, e inclui as espécies registradas tanto através de censos como através de levantamentos com iscas (cupins vivos), ambos realizados de dia e de noite sobre indivíduos de *Caryocar*. A taxonomia das espécies está de acordo com Kempf (1972), salvo casos especiais mencionados no rodapé da Tabela 2.

### 2.1 - Os censos de formigas em *Caryocar brasiliense*

Amostragens diurnas (8hs, 14hs) e noturnas (20hs, 2hs) da fauna de formigas associada às 40 plantas do grupo controle, registraram um total de 559 indivíduos visitantes de *Caryocar*, distribuídos em 12 gêneros e 27 espécies de formigas (Tabelas 3, 4). O censo I (setembro) registrou números significativamente menores de formigas do que os censos II e III (outubro e novembro); estes últimos, entretanto, não diferiram entre si no que se refere ao número de indivíduos observados (Tabela 3).

Tanto em número de espécies, como em número de indivíduos registrados, o gênero *Camponotus* foi o mais bem representado nos censos de formigas: 8 espécies totalizaram 54% (303/559) dos indivíduos amostrados em *Caryocar* (Tabela 4). Espécies pertencentes aos gêneros *Camponotus*, *Azteca* (4 espécies), *Pheidole* (3 espécies) e *Zacryptocerus* (1 espécie), compreenderam aproximadamente 90% (501/559) do total de

Tabela 2 - Relação das espécies de formigas observadas visitando *Caryocar brasiliense* no cerrado de Itirapina, SP. Espécies registradas em censos (C) e/ou iscas (I) estão assinaladas.

Dolichoderinae

- Azteca sp. 1 (C)
- Azteca sp. 2 (C)
- Azteca sp. 3 (C)
- Azteca sp. 4 (C)
- Conomyrma sp. (C)
- Tapinoma sp. (C - I)

Formicinae

- Brachymyrmex sp. (I)
- Camponotus crassus Mayr (C - I)
- Camponotus aff. blandus (Fr. Smith) (C - I)
- Camponotus aff. cingulatus Mayr (C)
- Camponotus leydigii Forel (I)
- Camponotus aff. melanoticus Emery (C)
- Camponotus pallescens Mayr (C - I)
- Camponotus personatus Emery (C)
- Camponotus rengerii Emery (C - I)
- Camponotus rufipes (Fabricius) (C - I)
- Camponotus sp. (C - I)
- Paratrechina sp. 1 (C - I)
- Paratrechina sp. 2 (C - I)

Myrmicinae

- Crematogaster sp. 1 (I)
- Crematogaster sp. 2 (C)
- Leptothorax sp. (I)
- Ochetomyrmex sp. (I)
- Pheidole sp. 1 (C - I)
- Pheidole sp. 2 (C)
- Pheidole sp. 3 (C - I)
- Solenopsis sp. (C)
- Wasmannia sp. (I)
- Zacryptocerus pusillus (Klug) (C - I) \*

Ponerinae

- Acanthoponera mucronata (Roger) (C)
- Ectatomma tuberculatum (Olivier) (I)
- Pachycondyla villosa (Fabricius) (C) \*\*

Pseudomyrmecinae

- Pseudomyrmex flavidulus (Fr. Smith) (C - I)
- Pseudomyrmex gracilis (Fabricius) (C)

\* Considerado sinônimo de *Paracryptocerus pusillus* (Klug), por Kempf (1973).

\*\* Considerado sinônimo de *Neoponera villosa* (Fabricius), por Brown (1973).

Tabela 3 - Número de formigas registradas em censos diurnos e noturnos efetuados em 40 plantas (grupo controle) de *Caryocar brasiliense*, no cerrado de Itirapina em 1987.

| Horário de amostragem *                           | Número de indivíduos registrados |                       |                         | Total            |
|---------------------------------------------------|----------------------------------|-----------------------|-------------------------|------------------|
|                                                   | Censo I<br>(setembro)            | Censo II<br>(outubro) | Censo III<br>(novembro) |                  |
| 8hs                                               | 34                               | 60                    | 55                      | 149              |
| 14hs                                              | 29                               | 47                    | 66                      | 142              |
| 20hs                                              | 33                               | 75                    | 55                      | 163              |
| 2hs                                               | 19                               | 41                    | 45                      | 105              |
| Total                                             | 115                              | 223                   | 221                     | 559              |
| Nº médio de formigas por horário de amostragem ** | 28,75<br>±6,85                   | 55,75<br>±15,08       | 55,25<br>±8,58          | 139,75<br>±24,75 |

\* As amostragens do censo I registraram números significativamente menores de formigas do que aquelas dos censos II e III. 8hs:  $X^2 = 7,66$ ;  $P < 0,025$ ; 14hs:  $X^2 = 14,47$ ;  $P < 0,001$ ; 20hs:  $X^2 = 16,25$ ;  $P < 0,001$ ; 2hs:  $X^2 = 11,19$ ;  $P < 0,005$ ; Total:  $X^2 = 40,97$ ;  $P < 0,001$ .

\*\* O número médio de formigas por amostragem do censo I, é significativamente menor que do censo II ( $t = 3,01$ ;  $P < 0,05$ ) e do censo III ( $t = 4,82$ ;  $P < 0,01$ ).

Tabela 4 - Abundância relativa das espécies de formigas registradas em censos diurnos e noturnos, realizados em 40 plantas (grupo controle) de *Caryocar brasiliense*, em Itirapina. Ver também Figuras 15 e 16. As onze primeiras espécies da lista estão discriminadas na Figura 16, as restantes estão agrupadas. Espécies registradas também em iscas estão assinaladas (\*).

| Espécie de formiga                | Abundância relativa (%)      |                                |                  |
|-----------------------------------|------------------------------|--------------------------------|------------------|
|                                   | Dia (8hs, 14hs)<br>(N = 291) | Noite (20hs, 2hs)<br>(N = 268) | Total<br>(N=559) |
| 1- <i>Z. pusillus</i> (*)         | 22,68                        | 0,75                           | 12,16            |
| 2- <i>C. aff. blandus</i> (*)     | 15,46                        | 0,00                           | 8,05             |
| 3- <i>Azteca</i> sp. 1            | 14,78                        | 2,99                           | 9,12             |
| 4- <i>C. crassus</i> (*)          | 14,09                        | 0,00                           | 7,33             |
| 5- <i>Solenopsis</i> sp.          | 7,22                         | 0,00                           | 3,76             |
| 6- <i>C. rufipes</i> (*)          | 5,15                         | 41,42                          | 22,54            |
| 7- <i>Pheidole</i> sp. 1 (*)      | 1,37                         | 17,16                          | 8,94             |
| 8- <i>C. rengerí</i> (*)          | 0,00                         | 10,82                          | 5,19             |
| 9- <i>C. pallescens</i> (*)       | 0,00                         | 7,84                           | 3,76             |
| 10- <i>C. aff. cingulatus</i>     | 0,00                         | 7,46                           | 3,58             |
| 11- <i>C. aff. melanoticus</i>    | 0,00                         | 5,22                           | 2,50             |
| 12- <i>Azteca</i> sp. 3           | 0,00                         | 0,37                           | 0,18             |
| 13- <i>Azteca</i> sp. 2           | 3,44                         | 0,37                           | 1,97             |
| 14- <i>Azteca</i> sp. 4           | 0,34                         | 1,87                           | 1,07             |
| 15- <i>C. personatus</i>          | 1,37                         | 0,00                           | 0,72             |
| 16- <i>Camponotus</i> sp. (*)     | 1,03                         | 0,00                           | 0,54             |
| 17- <i>Pheidole</i> sp. 2         | 0,34                         | 0,00                           | 0,18             |
| 18- <i>Pheidole</i> sp. 3 (*)     | 2,06                         | 1,49                           | 1,79             |
| 19- <i>Tapinoma</i> sp. (*)       | 2,41                         | 0,00                           | 1,25             |
| 20- <i>Conomyrma</i> sp.          | 0,69                         | 0,00                           | 0,36             |
| 21- <i>Paratrechina</i> sp. 1 (*) | 0,69                         | 2,24                           | 1,43             |
| 22- <i>Paratrechina</i> sp. 2 (*) | 0,00                         | 0,75                           | 0,36             |
| 23- <i>P. flavidulus</i> (*)      | 2,75                         | 0,00                           | 1,43             |
| 24- <i>P. gracilis</i>            | 0,34                         | 0,00                           | 0,18             |
| 25- <i>A. mucronata</i>           | 0,00                         | 0,75                           | 0,36             |
| 26- <i>P. villosa</i>             | 0,69                         | 0,00                           | 0,36             |
| 27- <i>Crematogaster</i> sp.      | 0,69                         | 0,37                           | 0,54             |

indivíduos registrados em *Caryocar*: ficando os 10% restantes distribuídos entre 11 espécies pertencentes a 8 gêneros de formigas (*Acanthoponera*, *Conomyrma*, *Crematogaster*, *Pachycondyla*, *Paratrechina*, *Pseudomyrmex*, *Solenopsis* e *Tapinoma*).

*Camponotus rufipes* foi a espécie mais abundante em *Caryocar*, representando 22.5% (126/559) de todas as formigas registradas nos censos diurnos e noturnos (Tabela 4, Fig. 15). Espécies como *Zacryptocerus pusillus*, *Azteca* sp. 1, *Pheidole* sp.1, *Camponotus* aff. *blandus* e *C. crassus*, embora bem menos abundantes que *C. rufipes*, também se destacaram como formigas comumente observadas em *Caryocar*, totalizando juntas 45.6% (255/559) dos indivíduos registrados (Tabela 4, Fig. 15).

As amostragens em diferentes horários da fauna de formigas associada a *Caryocar* revelaram não só que a planta é intensamente visitada por formigas de dia e de noite, como também evidenciaram uma clara mudança na composição da guilda de formigas visitantes entre os períodos diurno e noturno. A guilda de formigas tipicamente diurnas é composta pelas espécies *Z. pusillus*, *C. aff. blandus*, *Azteca* sp.1, *C. crassus* e *Solenopsis* sp. Juntas, estas cinco espécies representaram 74% (216/291) dos indivíduos observados em *Caryocar* nas amostragens diurnas, contra apenas 4% (10/268) dos indivíduos registrados à noite (Tabela 4, Fig. 16). As espécies *Camponotus rufipes*, *Pheidole* sp. 1, *C. rengerii*, *C. pallescens*, *C. aff. cingulatus* e *C. aff. melanoticus* formam a guilda de formigas caracteristicamente noturnas, representando 90% (241/268) dos indivíduos registrados em *Caryocar* neste período, contra apenas 6% (19/291) daqueles observados durante o dia (Tabela 4, Fig. 16). Dezesseis outras espécies ocorreram com abundâncias muito baixas nos censos diurnos e/ou noturnos, não sendo portanto considera-

Figura 15. Abundância relativa das 27 espécies de formigas (N=559 indivíduos) registradas em censos diurnos (8hs, 14hs) e noturnos (20hs, 2hs) realizados em indivíduos controle de *Caryocar brasiliense* (N=40 plantas), em Itirapina. Ver também Tabela 4.

Abundância relativa (%)

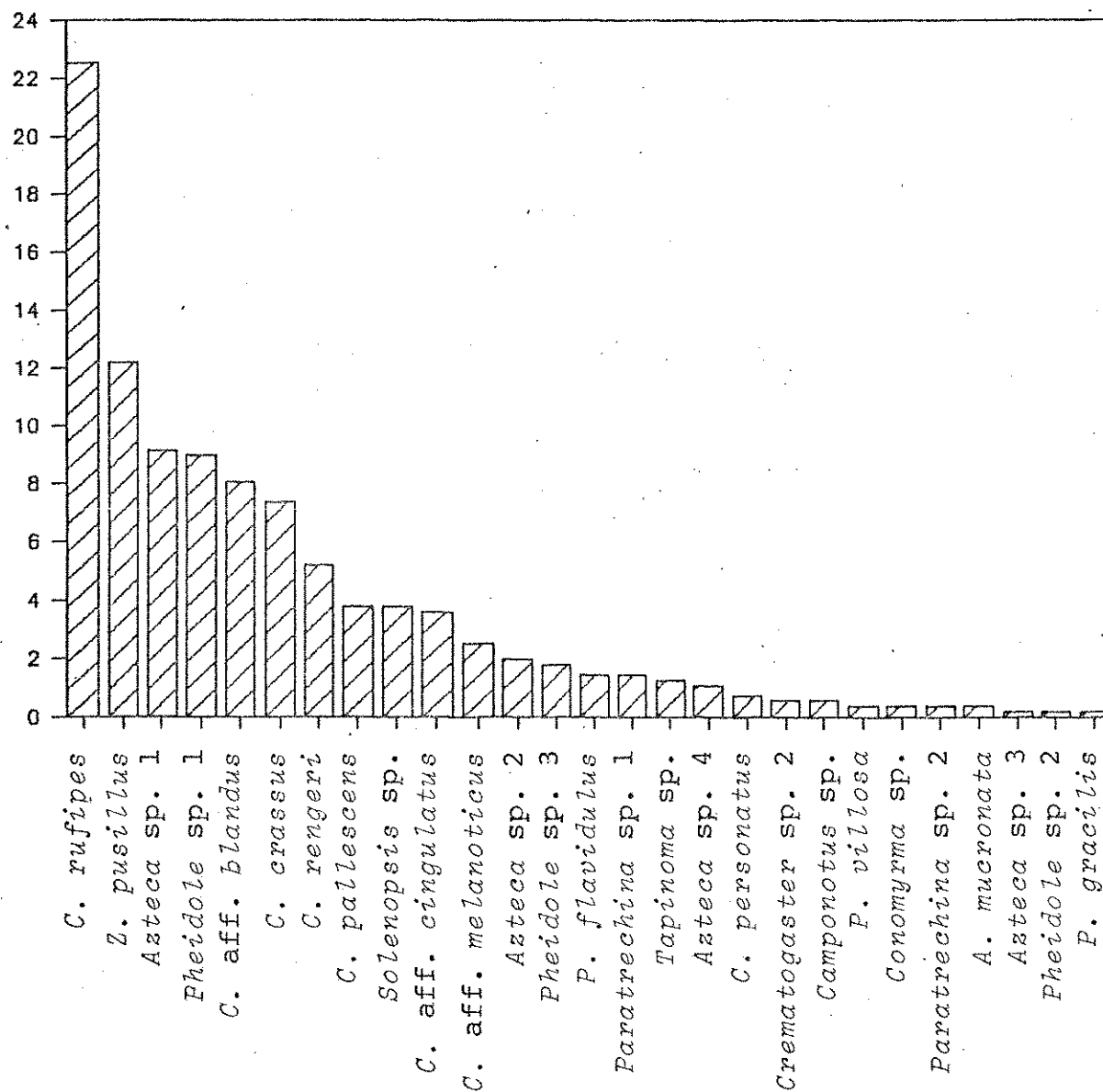
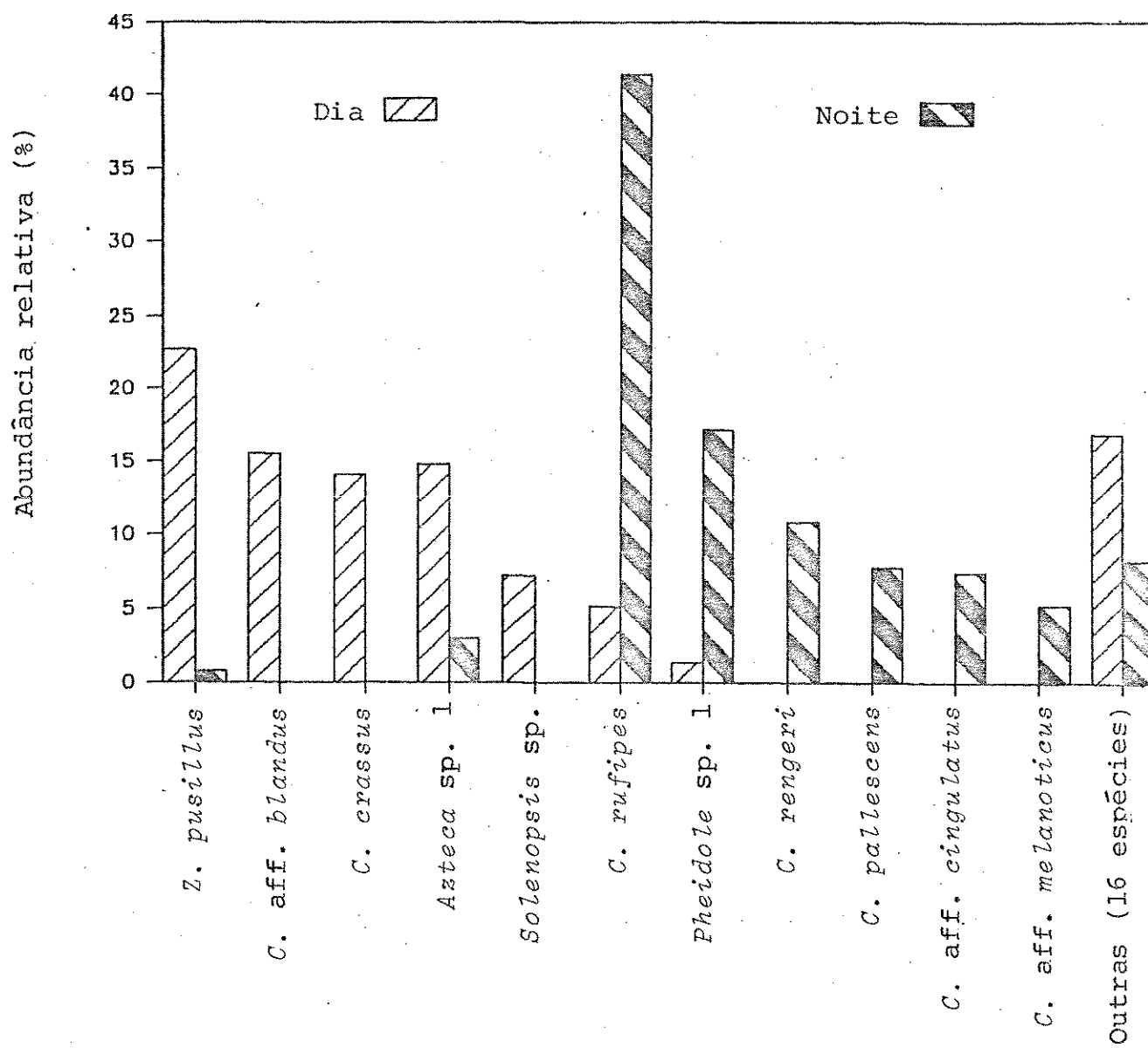


Figura 16. Abundância relativa das onze espécies de formigas mais comumente registradas nos censos diurnos (N=291 indivíduos) e noturnos (N=268 indivíduos) realizados em plantas controle de *Caryocar brasiliense* (N=40). As espécies *Zacryptocerus pusillus*, *Camponotus* aff. *blandus*, *C. crassus*, *Azteca* sp. 1 e *Solenopsis* sp. são significativamente mais abundantes de dia do que à noite ( $P < 0,001$  para todas as espécies). As espécies *Camponotus rufipes*, *Pheidole* sp. 1, *Camponotus rengeri*, *C. pallenscens*, *C. aff. cingulatus* e *C. aff. melanoticus* são significativamente mais abundantes à noite do que de dia ( $P < 0,001$  para todas as espécies). As comparações para cada espécie foram efetuadas através do Teste de comparação entre duas proporções (ver Zar, 1984; pp. 395-397). Ver também Tabela 4.



das aqui como representantes típicas da guilda de formigas diurnas ou noturnas (Tabela 4, Fig. 16).

## 2.2 - Levantamentos com iscas

Vinte espécies de formigas, distribuídas em 12 gêneros, foram registradas atacando operários do cupim *Armitermes euamignathus*, colocados como iscas sobre *Caryocar brasiliense* (Tabela 5). Treze destas espécies foram também observadas nos censos realizados em *Caryocar* (Tabelas 2, 5). Assim como nos censos, espécies do gênero *Camponotus* foram as mais frequentemente observadas atacando cupins: 7 espécies foram responsáveis por 51% (54/106) dos ataques registrados, dos quais 72% (39/54) foram desferidos por formigas das espécies *Camponotus crassus* e *C. aff. blandus* (Tabela 5). Espécies dos gêneros *Pheidole*, *Zacryptocerus*, *Brachymyrmex* e *Wasmannia* totalizaram juntas 35% (37/106) dos ataques a cupins registrados em *Caryocar*. Sete gêneros de formigas (*Crematogaster*, *Ectatomma*, *Leptothorax*, *Ochetomyrmex*, *Paratrechina*, *Pseudomyrmex* e *Tapinoma*) foram responsáveis, juntos, por apenas 14% (15/106) dos ataques observados.

Cento e três cupins, de um total de 360 colocados sobre *Caryocar* (6 cupins/planta), foram atacados por formigas durante os levantamentos diurno e noturno (Tabela 5). Na Figura 17 encontram-se relacionadas, em ordem decrescente de importância, as 20 espécies de formigas observadas atacando cupins sobre *Caryocar*. *Camponotus crassus*, *C. aff. blandus* e *Brachymyrmex* sp. são as espécies que atacaram um maior número de cupins, somando 49% (51/103) do total de cupins atacados por todas as espécies juntas.

Tabela 5 - Espécies de formigas observadas atacando cupins sobre *Caryocar brasiliense*, em Itirapina. Sessenta plantas foram utilizadas (30 por turno); cada uma recebendo 6 cupins. Ver também Figuras 17 e 18. As dez primeiras espécies da lista estão discriminadas na Figura 18, as restantes estão agrupadas. Espécies registradas também em censos, estão assinaladas (\*).

| Espécie de formiga                | Número de ataques por formigas |                         |                         |
|-----------------------------------|--------------------------------|-------------------------|-------------------------|
|                                   | Dia<br>(N=180 cupins)          | Noite<br>(N=180 cupins) | Total<br>(N=360 cupins) |
| 1- <i>C. crassus</i> (*)          | 21                             | 6                       | 27                      |
| 2- <i>C. aff. blandus</i> (*)     | 9                              | 3                       | 12                      |
| 3- <i>Z. pusillus</i> (*)         | 9                              | 0                       | 9                       |
| 4- <i>Wasmannia</i> sp.           | 5                              | 3                       | 8                       |
| 5- <i>Camponotus</i> sp. (*)      | 3                              | 0                       | 3                       |
| 6- <i>Brachymyrmex</i> sp.        | 1                              | 11                      | 12                      |
| 7- <i>Pheidole</i> sp. 3 (*)      | 1                              | 6                       | 7                       |
| 8- <i>C. rengerii</i> (*)         | 0                              | 5                       | 5                       |
| 9- <i>C. rufipes</i> (*)          | 0                              | 4                       | 4                       |
| 10- <i>Ochetomyrmex</i> sp.       | 0                              | 4                       | 4                       |
| 11- <i>Tapinoma</i> sp. (*)       | 2                              | 2                       | 4                       |
| 12- <i>C. pallescens</i> (*)      | 0                              | 2                       | 2                       |
| 13- <i>Paratrechina</i> sp. 1 (*) | 0                              | 2                       | 2                       |
| 14- <i>Paratrechina</i> sp. 2 (*) | 0                              | 1                       | 1                       |
| 15- <i>Crematogaster</i> sp. 1    | 1                              | 0                       | 1                       |
| 16- <i>Leptothorax</i> sp.        | 1                              | 0                       | 1                       |
| 17- <i>E. tuberculatum</i>        | 0                              | 1                       | 1                       |
| 18- <i>Pheidole</i> sp. 1 (*)     | 0                              | 1                       | 1                       |
| 19- <i>P. flavidulus</i> (*)      | 1                              | 0                       | 1                       |
| 20- <i>C. leydigii</i>            | 1                              | 0                       | 1                       |
| Total de ataques                  | 55                             | 51                      | 106                     |
| Total de iscas atacadas **        | 54                             | 49                      | 103                     |

\*\* Uma isca de dia, e 2 à noite, foram atacadas simultaneamente por mais de uma espécie de formiga.

Figura 17. Porcentagem de iscas (cupins vivos) atacadas por diferentes espécies de formigas em levantamentos realizados de dia e de noite sobre *Caryocar brasiliense*, em Itirapina. Trinta plantas diferentes foram utilizadas em cada turno; cada planta recebeu 6 cupins, totalizando 360 cupins. Ver também Tabela 5.

Porcentagem de iscas atacadas

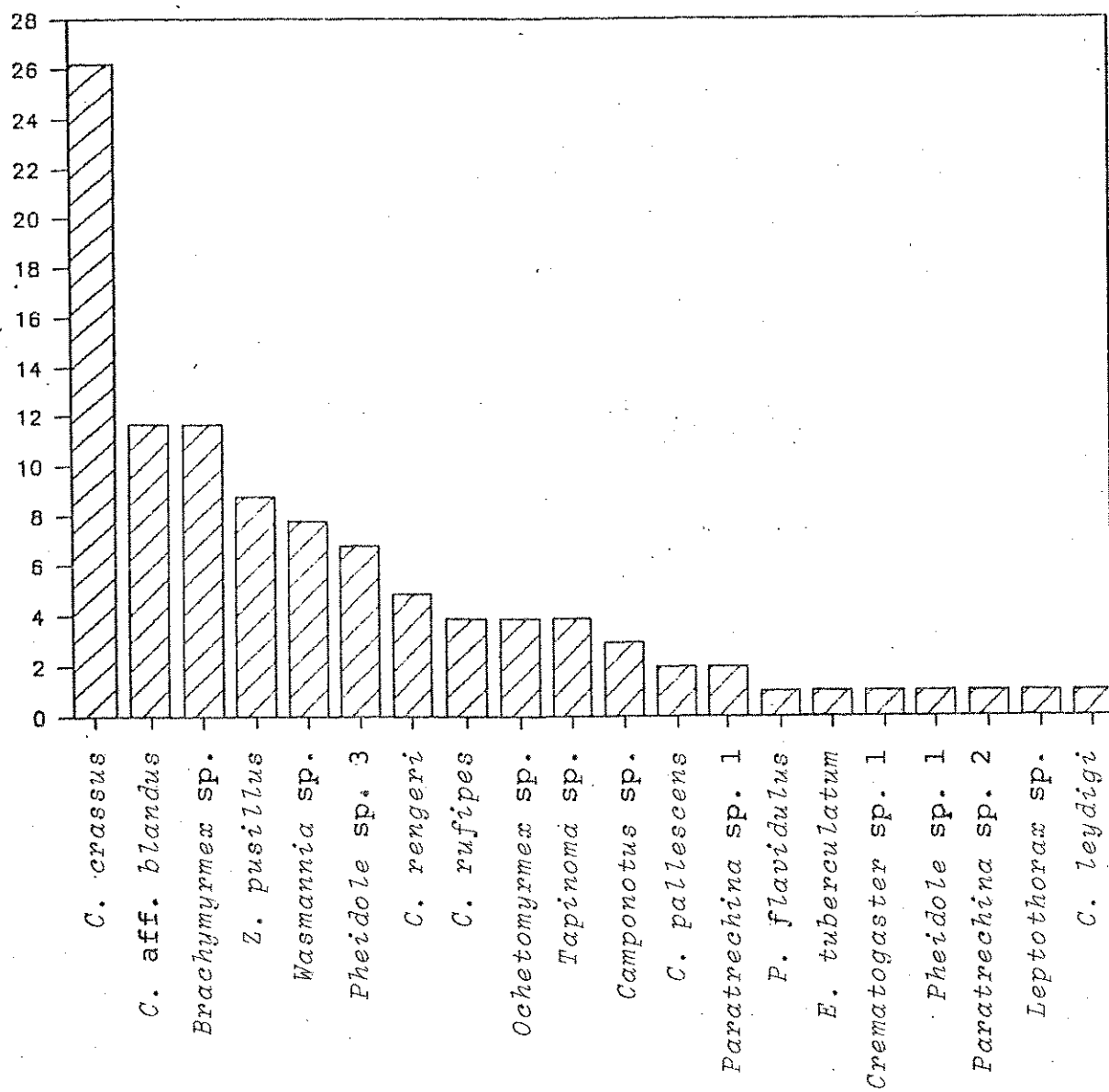
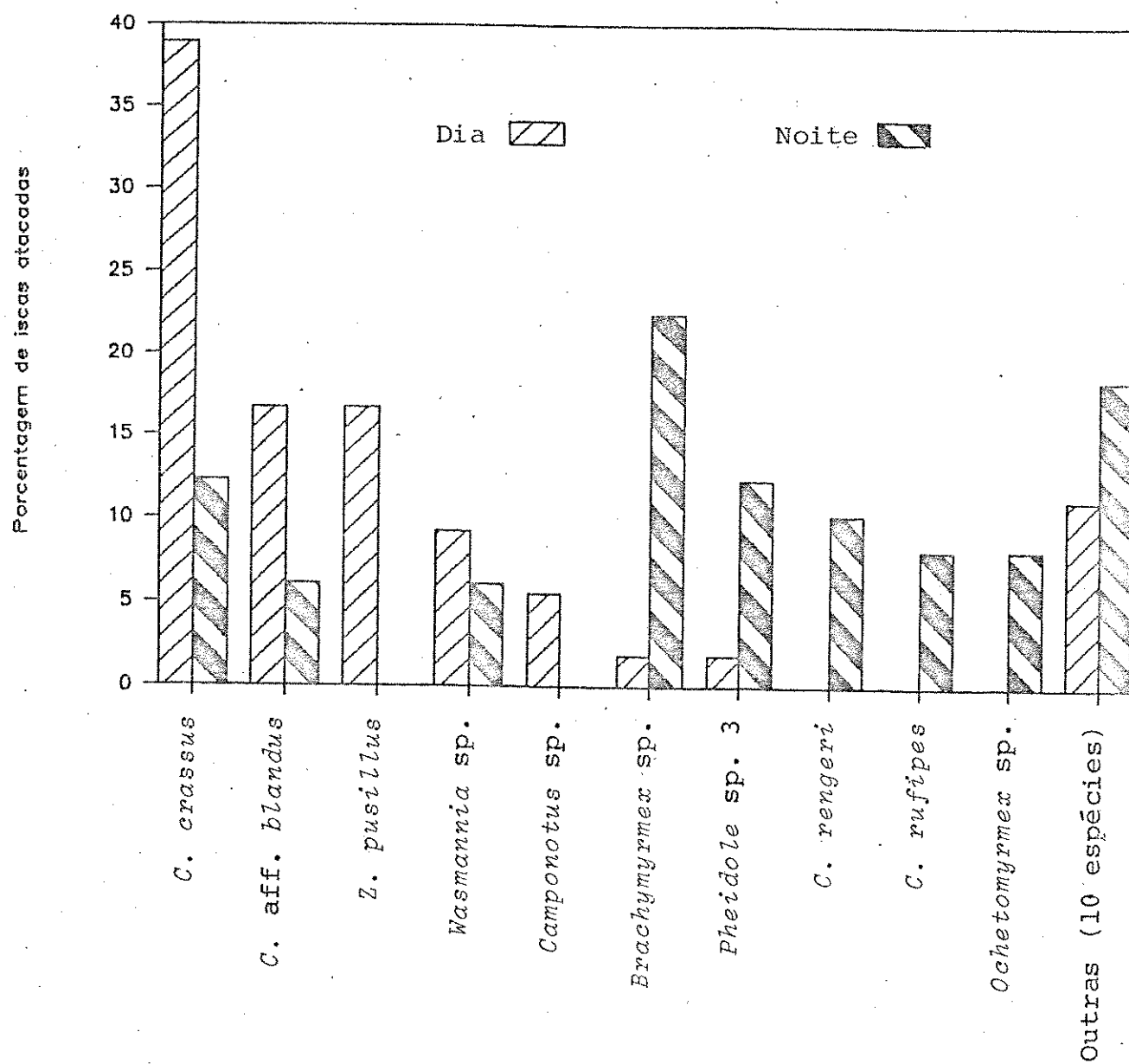


Figura 18. Porcentagem de iscas (cupins vivos) atacadas pelas 10 espécies de formigas mais comumente registradas nos levantamentos diurnos (N=180 iscas colocadas em 30 plantas) e noturnos (N=180 iscas colocadas em 30 plantas), realizados em *Caryocar brasiliense*. As espécies *Camponotus crassus* e *Zacryptocerus pusillus* atacaram proporcionalmente mais iscas de dia do que à noite ( $P < 0,005$  e  $P < 0,01$ ; respectivamente para cada espécie). As espécies *Brachymyrmex* sp., *Pheidole* sp. 3, *Camponotus rengeri*, *C. rufipes* e *Ochetomyrmex* sp. atacaram proporcionalmente mais iscas à noite que de dia ( $P < 0,001$ ;  $P < 0,02$ ;  $P < 0,005$ ;  $P < 0,005$ ;  $P < 0,005$ ; respectivamente para cada espécie). As espécies *Camponotus* aff. *blandus*, *Wasmannia* sp. e *Camponotus* sp. não apresentaram diferenças significativas nas proporções de iscas atacadas em ambos os turnos ( $P > 0,20$ ;  $P > 0,50$ ;  $P > 0,50$ ; NS; respectivamente para cada espécie). As comparações para cada espécie foram efetuadas através do teste de comparação entre duas proporções (ver Zar, 1984; pp. 395-397). Ver Tabela 5.



Conforme fora observado nos censos realizados em diferentes horários, o levantamento com iscas também evidenciou diferenças entre os períodos diurno e noturno na composição de espécies de formigas registradas atacando cupins em *Caryocar* (Fig. 18). *Camponotus crassus* e *Zacryptocerus pusillus* foram responsáveis por 55% (30/54) dos cupins atacados de dia, contra apenas 12% (6/49) daqueles atacados à noite. Por outro lado, as espécies *Brachymyrmex* sp., *Pheidole* sp. 3, *Camponotus rengerii*, *C. rufipes* e *Ochetomyrmex* sp. somaram 61% (30/49) dos cupins atacados à noite, contra apenas 4% (2/54) daqueles atacados de dia (Fig. 18). As espécies *Camponotus* aff. *blandus*, *Camponotus* sp. e *Wasmannia* sp. não apresentaram diferenças significativas no número de cupins atacados de dia e de noite, enquanto que 10 outras espécies ocorreram muito raramente nos levantamentos com iscas para permitir qualquer avaliação a este respeito (Tabela 5, Fig. 18).

### 3 - Frequência de ocupação, padrão de forrageamento e agressividade de formigas em *Caryocar* e em plantas sem nectários extraflorais

Tanto de dia como de noite, o número de indivíduos de *Caryocar brasiliense* sendo visitados por formigas foi significativamente maior ( $P < 0,001$ ) do que de plantas sem nectários extraflorais (Tabela 6). Como consequência disto, o número de cupins atacados, e o número de espécies de formigas registradas em ambas os turnos, também foi significativamente maior em *Caryocar* do que em plantas sem NEFs (Tabelas 5 a 7).

Tabela 6 - Frequência de ocupação e ataque a cupins por formigas, sobre *Caryocar brasiliense* e plantas sem nectários extraflorais (vizinho mais próximo), em Itirapina.

| Variável                                       | <i>Caryocar<br/>brasiliense</i> | Vizinho<br>mais próximo | Significância<br>da diferença |
|------------------------------------------------|---------------------------------|-------------------------|-------------------------------|
| Número de plantas<br>com formigas              |                                 |                         |                               |
| DIA (30 pares)                                 | 21                              | 5                       | $X^2=17,37$ ; $P<0,001$       |
| NOITE (30 pares)                               | 20                              | 7                       | $X^2=11,38$ ; $P<0,001$       |
| DIA & NOITE                                    | 41                              | 12                      | $X^2=28,42$ ; $P<0,001$       |
| Número de cupins<br>atacados (6 por<br>planta) |                                 |                         |                               |
| DIA (180 cupins)                               | 54                              | 10                      | $X^2=55,56$ ; $P<0,001$       |
| NOITE (180 cupins)                             | 49                              | 17                      | $X^2=18,99$ ; $P<0,001$       |
| DIA & NOITE                                    | 103                             | 27                      | $X^2=54,22$ ; $P<0,001$       |
| Número de espécies<br>de formigas registradas  | 20                              | 7                       | $X^2=8,77$ ; $P<0,025$        |

Tabela 7 - Espécies de formigas observadas atacando cupins sobre plantas sem nectários extraflorais (vizinho mais próximo). Sessenta plantas foram utilizadas (30 por turno), cada uma recebendo 6 cupins.

| Espécie de formiga         | Número de ataques por formigas |                         |                         |
|----------------------------|--------------------------------|-------------------------|-------------------------|
|                            | Dia<br>(N=180 cupins)          | Noite<br>(N=180 cupins) | Total<br>(N=360 cupins) |
| 1- <i>C. crassus</i>       | 6                              | 0                       | 6                       |
| 2- <i>C. aff. blandus</i>  | 4                              | 0                       | 4                       |
| 3- <i>C. rengerii</i>      | 0                              | 3                       | 3                       |
| 4- <i>C. rufipes</i>       | 0                              | 3                       | 3                       |
| 5- <i>Pheidole</i> sp. 3   | 0                              | 9                       | 9                       |
| 6- <i>Ochetomyrmex</i> sp. | 0                              | 2                       | 2                       |
| 7- <i>Tapinoma</i> sp.     | 0                              | 2                       | 2                       |
| Total de ataques           | 10                             | 17                      | 27                      |
| Total de iscas atacadas    | 10                             | 17                      | 27                      |

Levando-se em conta o número de cupins atacados por formigas em ambos os turnos, percebe-se uma clara preferência destas para forragear sobre botões de *Caryocar* (onde localizam-se os NEFs), resultando num número significativamente maior ( $P < 0,025$ ) de cupins sendo atacados nesta região da planta do que em folhas jovens ou adultas (Tabela 8). Embora este mesmo padrão de forrageamento tenha sido observado de dia ( $P < 0,02$ ), os dados de ataque a cupins para o período noturno mostram uma homogeneidade espacial ( $P > 0,2$ ) na atividade de formigas sobre *Caryocar* (Tabela 8).

As distribuições temporais de ataques a cupins colocados em diferentes regiões de *Caryocar* são estatisticamente similares ( $P > 0,3$ ), indicando que cupins são atacados com velocidades idênticas nos botões, folhas jovens e folhas adultas de *Caryocar* (Fig. 19).

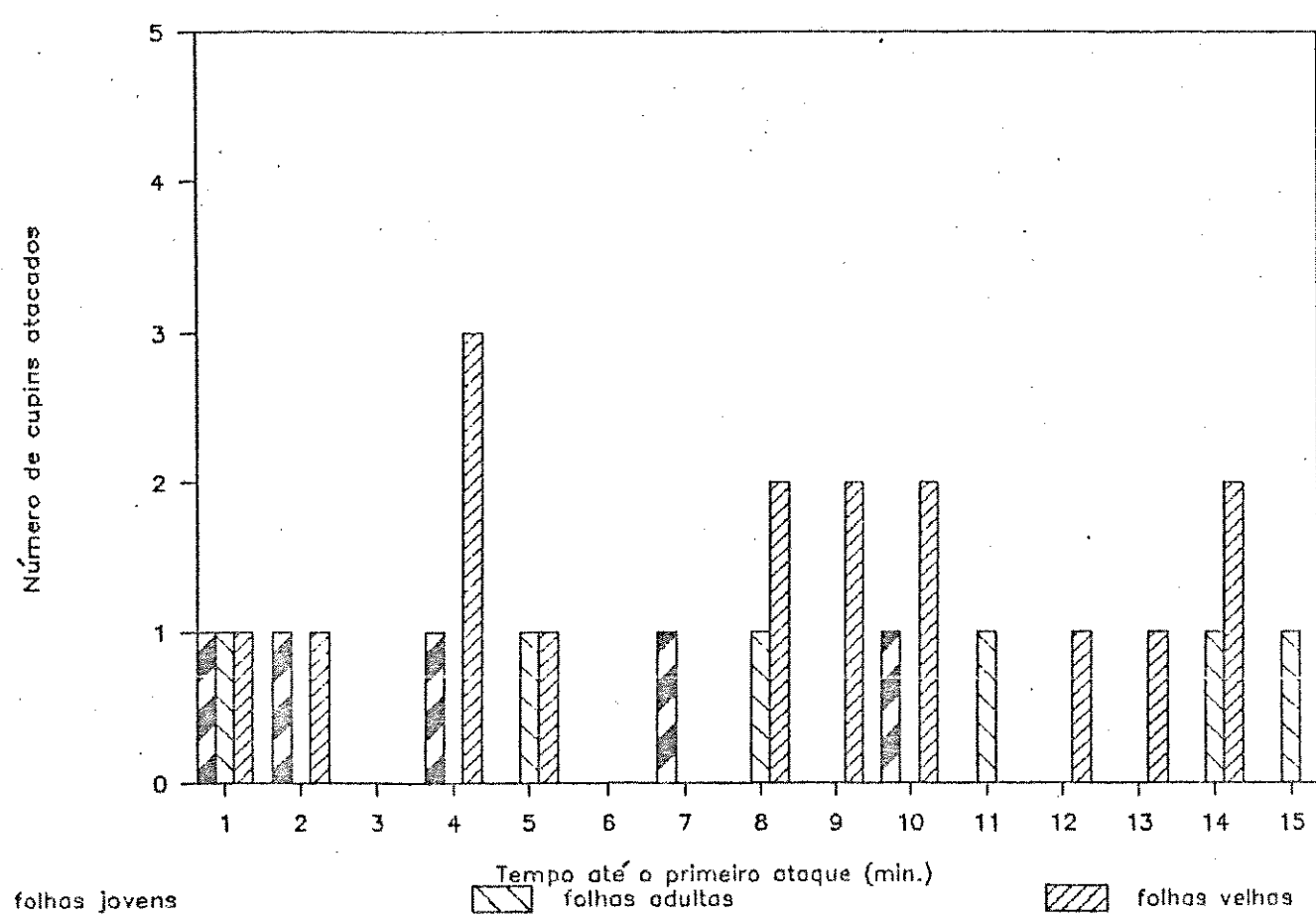
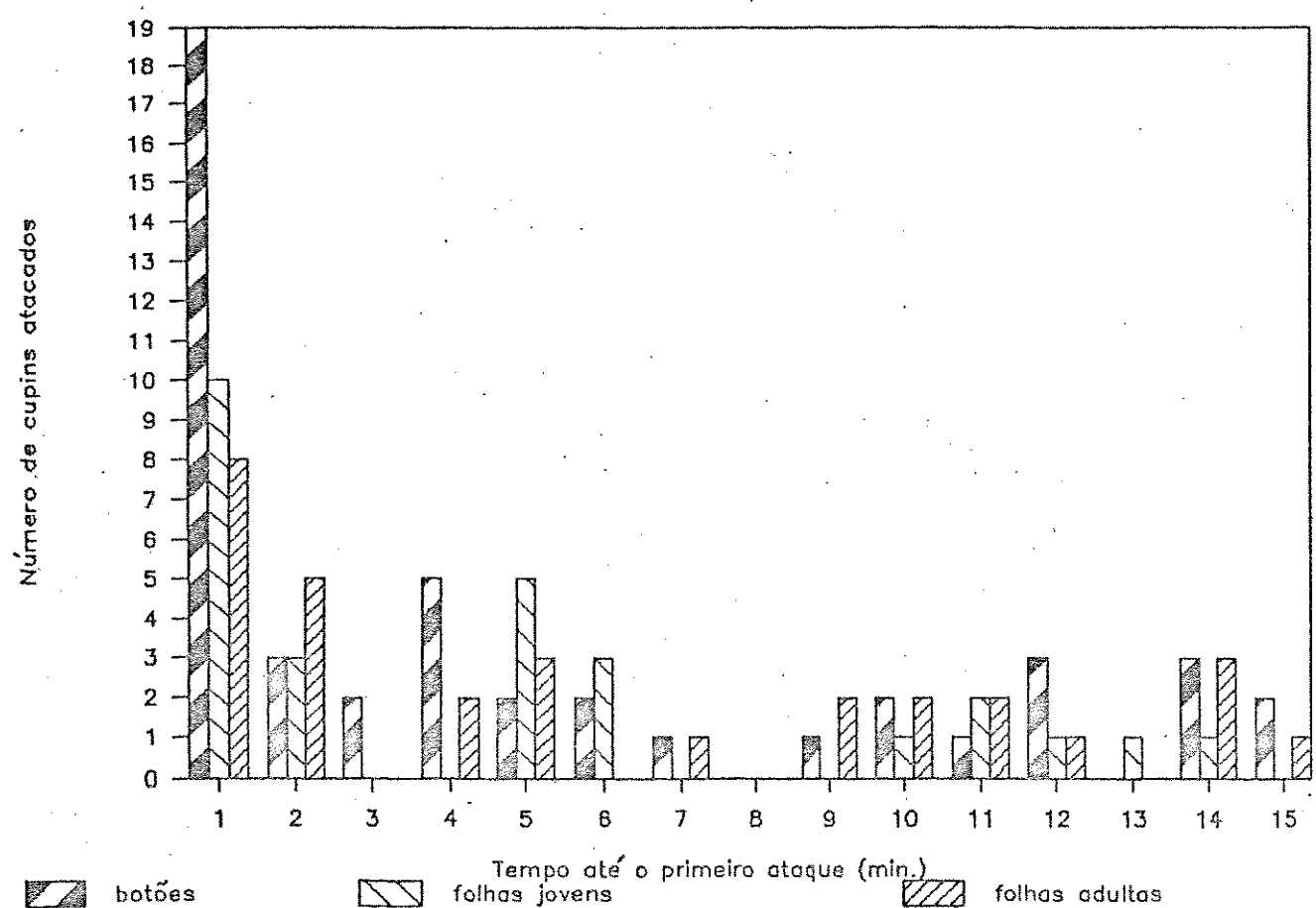
O forrageamento de formigas sobre plantas sem nectários segue um padrão oposto ao observado em *Caryocar*: a atividade das formigas tende a diminuir no sentido da base (folhas velhas) para o ápice (folhas novas) das plantas ( $P < 0,005$ , Tabela 8). Apesar disto, a velocidade com que cupins são atacados por formigas independe da localização destes nas plantas sem NEFs ( $P > 0,05$ , Fig. 19).

O comportamento predatório de formigas, em relação a cupins colocados sobre *Caryocar* e plantas sem NEFs, variou de acordo com o tamanho das diferentes espécies observadas. Formigas de tamanho grande (ca. 1,0 cm), como *Camponotus* e *Ectatomma*, atacam individualmente (Fig. 26) e matam o cupim em poucos segundos, carregando a presa inteira para o ninho. Por outro lado, formigas pequenas (menores que 0,3 cm), como *Brachymyrmex*, *Zacryptocerus*, *Wasmannia* e *Pheidole*, necessitam recrutar companheiras para poder subjugar e carregar a presa para o ninho. Nes-

Tabela 8 - Distribuição de ataques por formigas a cupins colocados em diferentes porções de indivíduos de *Caryocar brasiliense* e de plantas sem nectários extraflorais (vizinho mais próximo). Cada porção das plantas (ápice, meio e base) recebeu 60 cupins, totalizando 360 cupins (6 por planta). Trinta pares diferentes de plantas foram utilizados de dia e de noite.

| Variável              | Caryocar brasiliense  |                       |                       | Significância da diferença |
|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------------|
|                       | Ápice<br>(botões)     | Meio<br>(fls jovens)  | Base<br>(fls adultas) |                            |
| Nº de cupins atacados |                       |                       |                       |                            |
| DIA (N=180)           | 27                    | 15                    | 12                    | $X^2=6,04$ ; $P<0,02$      |
| NOITE (N=180)         | 19                    | 12                    | 18                    | NS; $P > 0,2$              |
| DIA & NOITE           | 46                    | 27                    | 30                    | $X^2=5,41$ ; $P<0,025$     |
| .....                 |                       |                       |                       |                            |
| Variável              | Vizinho mais próximo  |                       |                       | Significância da diferença |
|                       | Ápice<br>(fls jovens) | Meio<br>(fls adultas) | Base<br>(fls velhas)  |                            |
| Nº de cupins atacados |                       |                       |                       |                            |
| DIA (N=180)           | 1                     | 2                     | 7                     |                            |
| NOITE (N=180)         | 4                     | 4                     | 9                     |                            |
| DIA & NOITE           | 5                     | 6                     | 16                    | $X^2=12,67$ ; $P<0,005$    |

Figura 19. Distribuição temporal de ataques por formigas a cupins colocados em diferentes regiões de indivíduos de *Caryocar brasiliense* (acima) e de plantas sem nectários extraflorais (abaixo). Cento e três cupins foram atacados em iguais velocidades nas diferentes regiões de *Caryocar* (Teste Kruskal-Wallis,  $H=2,070$ ;  $P=0,35$ ; NS; GL=2). Vinte e sete cupins foram atacados em iguais velocidades nas diferentes regiões de plantas sem nectários (Teste Kruskal-Wallis,  $H=5,309$ ;  $P=0,07$ ; NS; GL=2). Ver também Tabela 8.



tes casos o cupim é atacado continuamente por várias formigas recrutadas, e sua total subjugação pode levar vários minutos. Partes mutiladas da presa são carregadas sequencialmente para o ninho pelas operárias pequenas, até a total remoção do cupim.

#### 4 - Infestação por herbívoros em indivíduos experimentais de *Caryocar brasiliense*

##### 4.1 - *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae)

A borboleta *Eunica bechina* desova em primórdios foliares e folhas jovens de *Caryocar brasiliense*. Adultos desta borboleta foram observados voando na área de estudo entre 10 e 13hs, período no qual supostamente as posturas são efetuadas. Os ovos são amarelos, cônicos, com cerca de 1 mm de altura (Figs. 20, 21). Indivíduos de *Caryocar* infestados por *Eunica* apresentam suas folhas jovens consideravelmente danificadas como resultado da atividade alimentar das larvas (Figs. 22, 23). Quando não estão se alimentando, as larvas de *Eunica* repousam isoladas sobre "trampolins" fixados no bordo das folhas, construídos com fezes da própria lagarta. Em alguns casos, este local de repouso é fixado na nervura central de folhas cujo limbo já tenha sido parcial ou totalmente consumido pela lagarta (Fig. 24).

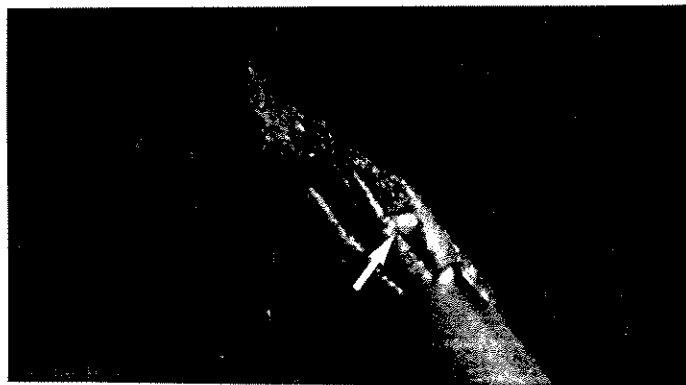
Ovos e larvas de *Eunica bechina* foram observados sobre *Caryocar* de setembro de 1986 a janeiro de 1987, sendo o período de maior ocorrência aquele correspondente aos meses de setembro e outubro, durante os quais a maioria das plantas possui apenas brotos e/ou folhas jovens (Fig. 25).

Figuras 20-24. Fig. 20. Ovo de *Eunica bechina* em folha jovem de *Caryocar brasiliense*. Fig. 21. Ovo de *Eunica* em primórdio foliar de *Caryocar*. Fig. 22. Larvas de *Eunica* se alimentando de folhas de *Caryocar*. Fig. 23. Indivíduo de *Caryocar* com as folhas jovens danificadas por larvas de *Eunica*. Fig. 24. Larva de *Eunica* repousando sobre "trampolim" fixado na nervura central de uma folha de *Caryocar* cujo limbo já foi parcialmente consumido.

20



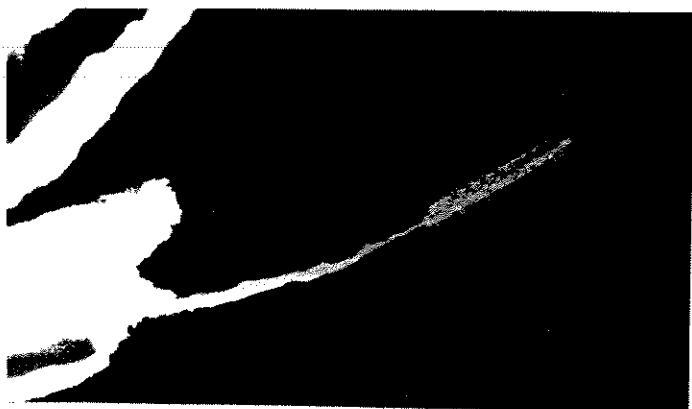
21



22



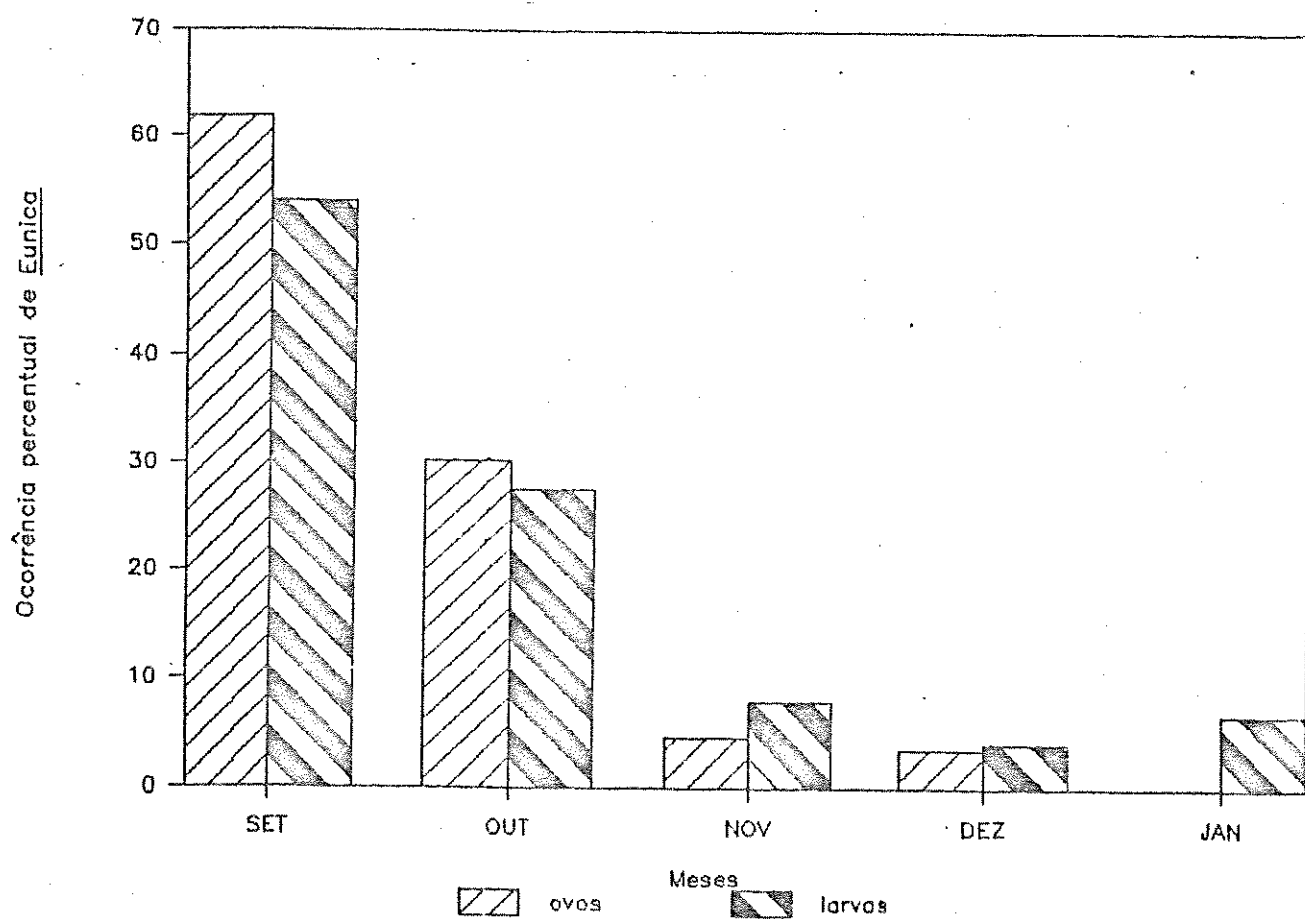
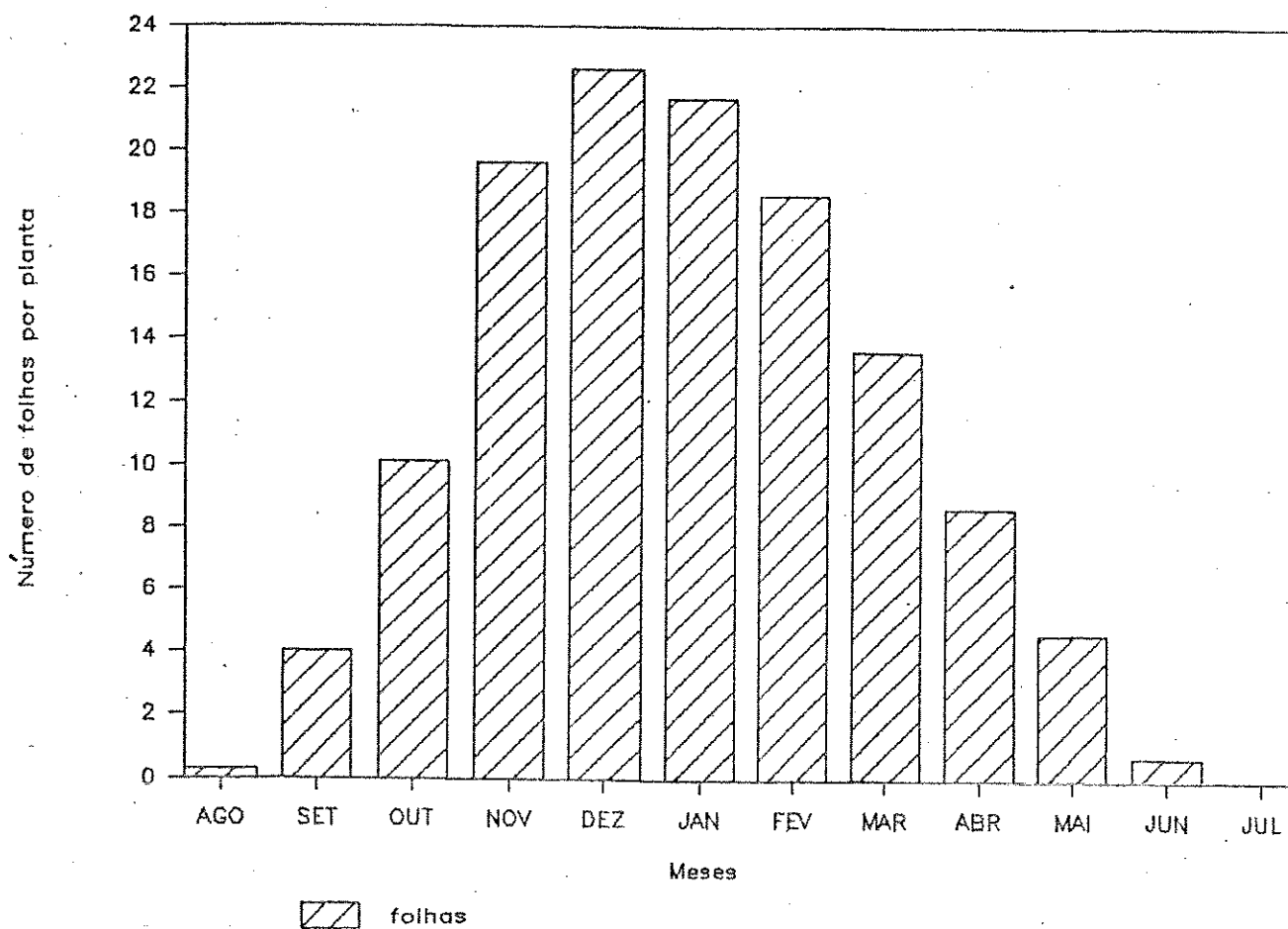
24



23



Figura 25. Ocorrência percentual de ovos e larvas de **Eunica bechina** (abaixo) sobre plantas de **Caryocar brasiliense** (N=80). Note que o período de maior ocorrência de **Eunica** corresponde aos meses de setembro e outubro, nos quais as plantas ainda possuem poucas folhas (acima).



Os resultados relativos à infestação por *Eunica*, de indivíduos controle (formigas presentes) e tratamento (formigas excluídas) de *Caryocar*, encontram-se nas Tabelas 9 e 10. Considerando-se todo o período de ocorrência de *Eunica* sobre *Caryocar* (setembro a janeiro), observa-se que não há diferença significativa entre as categorias experimentais de plantas no que se refere ao número de indivíduos infestados, bem como nos níveis de infestação (ovos e/ou larvas por folha) por *Eunica* (Tabela 9). Apesar disto, plantas controle tiveram significativamente menos indivíduos reinfestados por *Eunica* do que plantas tratamento (Tabela 9). Por outro lado, quando se considera o número de plantas infestadas por *Eunica* em diferentes períodos de avaliação, verifica-se que a partir do mês de outubro todas as avaliações registraram números significativamente maiores de plantas tratamento infestadas por *Eunica*, do que de plantas controle (Tabela 10).

Com exceção de um registro em outubro, as infestações por *Eunica* sobre plantas controle restringiram-se ao mês de setembro (Tabela 10), período de emissão de folhas e botões (Figs. 13, 14). Neste sentido, é relevante ressaltar que dos três censos de formigas realizados nos indivíduos controle de *Caryocar*, aquele conduzido em setembro (censo I) registrou números de formigas significativamente menores do que os censos posteriores de outubro e novembro (censos II e III, Tabela 3). Apesar disto, não foi observado qualquer relação entre os níveis de infestação por ovos de *Eunica* e ocupação por formigas em censos, para as 13 plantas controle nas quais foram registradas desovas desta borboleta (Tabela 11).

Nove das 40 plantas controle de *Caryocar* possuíam ninhos de formigas no interior de seus galhos secos. *Zacryptocerus pusillus*, *Azteca*

Tabela 9 - Infestação por *Eunica bechina* de plantas controle (formigas presentes, N=40) e tratamento (formigas excluídas, N=40) de *Caryocar brasiliense*, em Itirapina.

| Variável                                            | Controle              | Tratamento            | Significância<br>diferença                 |
|-----------------------------------------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------------------------------|
| Nº de plantas<br>infestadas por<br>ovos e/ou larvas | 18                    | 25                    | P = 0,09; NS<br>(Teste exato de<br>Fisher) |
| Nº de plantas<br>reinfestadas                       | 2                     | 9                     | P = 0,02; (Teste<br>exato de Fisher)       |
| Nº médio de *<br>ovos/folha                         | 0,43 ± 0,70<br>(N=13) | 0,75 ± 1,08<br>(N=27) | t = 0,96; P>0,2;<br>GL = 38                |
| Nº médio de *<br>larvas/folha                       | 0,16 ± 0,17<br>(N=15) | 0,29 ± 0,30<br>(N=26) | t = 1,53; P>0,1;<br>GL = 39                |

\* O número de observações (N) inclui infestações de uma mesma planta, registradas em avaliações diferentes, bem como reinfestações (ver Tabela 10).

Tabela 10 - Infestação por *Eunica bechina* em plantas controle (formigas presentes, N=40) e tratamento (formigas excluídas, N=40) de *Caryocar brasiliense*, em diferentes períodos de avaliação. Plantas que continuaram infestadas em avaliações diferentes, ou que foram reinfestadas, estão computadas. As comparações entre controle e tratamento foram feitas através do Teste exato de Fisher.

| Período de<br>Avaliação            | Número de plantas |             | infestadas por     |      | Eunica bechina               |      |             |           |    |
|------------------------------------|-------------------|-------------|--------------------|------|------------------------------|------|-------------|-----------|----|
|                                    | Plantas com ovos  |             | Plantas com larvas |      | Plantas com ovos e/ou larvas |      |             |           |    |
|                                    | Contr             | Trat        | Contr              | Trat | Contr                        | Trat |             |           |    |
| 16-17/Set/86                       | 10                | P > 0,7; NS | 8                  | 9    | P > 0,9; NS                  | 16   | P > 0,8; NS | 12        |    |
| 23/Set/86                          | 3                 | P = 1; NS   | 3                  | 2    | P > 0,4; NS                  | 5    | P > 0,4; NS | 6         |    |
| 01-02/Out/86                       | 0                 | P < 0,001   | 10                 | 0    | P < 0,01                     | 7    | 0           | P < 0,001 | 15 |
| 15/Out em diante<br>(5 avaliações) | 0                 | P < 0,02    | 6                  | 1    | P < 0,01                     | 10   | 1           | P < 0,002 | 11 |

Tabela 11 - Relação entre infestação por ovos de *Eunica bechina* (13 plantas controle receberam ovos desta borboleta) e ocupação por formigas nas plantas infestadas (baseado nos censos realizados de dia e de noite). Cálculos efetuados através da Correlação de Spearman.

- 
- 1 - Ovos de *Eunica*/folha de *Caryocar* x Nº médio de formigas/planta  
Equação de regressão:  $Y = 1,59 - 0,08X$ ;  $r^2 = 0,0026$ ;  $P > 0,05$ ; NS; GL=11
- 2 - Ovos de *Eunica*/folha de *Caryocar* x Total de formigas observadas  
Equação de regressão:  $Y = 19,13 - 1,02X$ ;  $r^2 = 0,0026$ ;  $P > 0,05$ ; NS; GL=11
- 3 - Ovos de *Eunica*/folha de *Caryocar* x Total de formigas observadas  
(apenas para *Camponotus* spp. e *Zacryptocerus pusillus*)  
Equação de regressão:  $Y = 13,15 - 7,19X$ ;  $r^2 = 0,0025$ ;  $P > 0,05$ ; NS; GL=11
- 4 - Ovos de *Eunica*/folha de *Caryocar* x Ocupação da planta por formigas  
em 12 amostragens (3 repetições por horário: 8hs, 14hs, 20hs, 2hs)  
Equação de regressão:  $Y = 7,39 + 0,53X$ ;  $r^2 = 0,0306$ ;  $P > 0,05$ ; NS; GL=11
- 5 - Ovos de *Eunica*/folha de *Caryocar* x Ocupação da planta por  
*Camponotus* spp. e *Zacryptocerus pusillus* (3 repetições por horário: 8hs, 14hs, 20hs, 2hs)  
Equação de regressão:  $Y = 6,61 + 0,009X$ ;  $r^2 = 0,0000$ ;  $P > 0,05$ ; NS; GL=11
-

sp. 1, *Camponotus pallescens* e *Pseudomyrmex gracilis* foram as espécies observadas nidificando em *Caryocar*. A presença de ovos e/ou larvas de *Eunica* foi detectada em 6 das 9 plantas com ninhos de formigas, e em 12 das 31 sem ninhos ( $X^2 = 2,20$ ;  $P > 0,1$ ; NS).

Na Tabela 12 encontram-se os resultados relativos a interação de diferentes espécies de formigas com larvas de *Eunica bechina*, obtidos a partir de encontros formiga x larva provocados sobre indivíduos de *Caryocar brasiliense*. Larvas foram retiradas de seus "trampolins" de repouso e colocadas nas proximidades de diferentes espécies de formigas (em nenhuma ocasião observou-se ataque às larvas quando estas repousavam nos "trampolins"). De um total de 47 encontros observados, 36 resultaram em ataques às larvas por parte das formigas ( $P < 0,001$ ; Tabela 12). Das 36 larvas atacadas, 20 foram mortas e removidas de *Caryocar* pelas formigas, enquanto que outras 7 saltaram da planta após receberem sucessivas mordidas das formigas. Portanto, 27 das 36 lagartas atacadas ( $P < 0,005$ ) foram excluídas de *Caryocar* como consequência de predação ou agressão por formigas (Tabela 12).

As espécies de formigas que exibiram maior agressividade em relação às larvas de *Eunica* foram *Azteca* sp. 1, *Camponotus* aff. *blandus* e *C. crassus*. Assim que detectavam (aparentemente pela visão) uma lagarta sobre *Caryocar*, estas formigas atacavam-na ferozmente com várias mordidas. Ao contrário de formigas *Camponotus*, que individualmente conseguiam matar e carregar a larva para o ninho, as pequenas operárias de *Azteca* (ca. 0,3 cm) recrutavam dezenas de companheiras para ajudar na subjugação e remoção da lagarta (Figs. 27-29). Embora de forma bem menos conspícua que *Camponotus* e *Azteca*, operárias de *Zacryptocerus pusillus* também exibiram comportamento agressivo em relação a larvas de

Tabela 12 - Interação entre formigas e larvas de *Eunica bechina* sobre plantas de *Caryocar brasiliense*, em Itirapina.

| Espécie de formiga                | Nº de encontros formiga x larva | Nº de larvas atacadas | Nº de larvas removidas por formigas | Nº de larvas pulando da planta após ataques | Total de larvas excluídas após ataques |
|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------------|-------------------------------------|---------------------------------------------|----------------------------------------|
| <i>Camponotus crassus</i>         | 15                              | 10                    | 6                                   | 3                                           | 9                                      |
| <i>Camponotus aff. blandus</i>    | 10                              | 10                    | 7                                   | 1                                           | 8                                      |
| <i>Zacryptocerus pusillus</i>     | 11                              | 8                     | 1                                   | 2                                           | 3                                      |
| <i>Azteca sp. 1</i>               | 5                               | 5                     | 5                                   | 0                                           | 5                                      |
| <i>Camponotus rufipes</i>         | 1                               | 1                     | 1                                   | 0                                           | 1                                      |
| <i>Camponotus rengeri</i>         | 2                               | 2                     | 0                                   | 1                                           | 1                                      |
| <i>Camponotus aff. cingulatus</i> | 3                               | 0                     | 0                                   | 0                                           | 0                                      |
| Total                             | 47                              | 36 *                  | 20                                  | 7                                           | 27 **                                  |

\* O número de larvas atacadas (36) é significativamente maior que o de larvas não atacadas (11),  $\chi^2 = 13,30$ ;  $P < 0,001$ .

\*\* O número de larvas excluídas da planta após ataques por formigas (27) é significativamente maior do que o de larvas permanecendo na planta após ataques (11),  $\chi^2 = 9,00$ ;  $P < 0,005$ .

Figuras 26-29. Fig. 26. Operária de *Camponotus* aff. *blandus* atacando cupim sobre *Caryocar*. Fig. 27. Operária de *C.* aff. *blandus* atacando larva de *Eunica bechina* sobre *Caryocar*. Figs. 28 e 29. Operárias de *Azteca* sp. 1 atacando larva de *Eunica*, antes (Fig. 28) e depois do recrutamento de companheiras (Fig. 29).

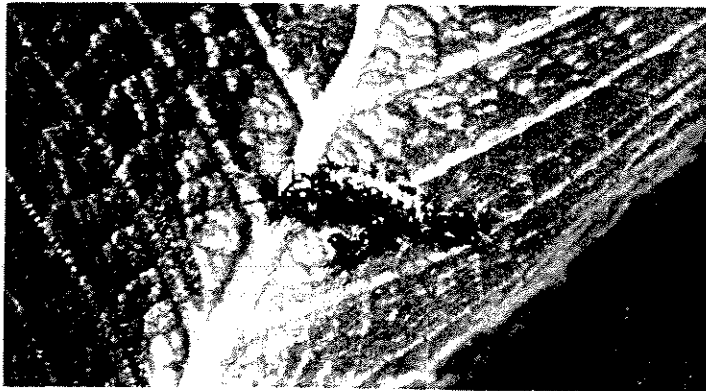
26



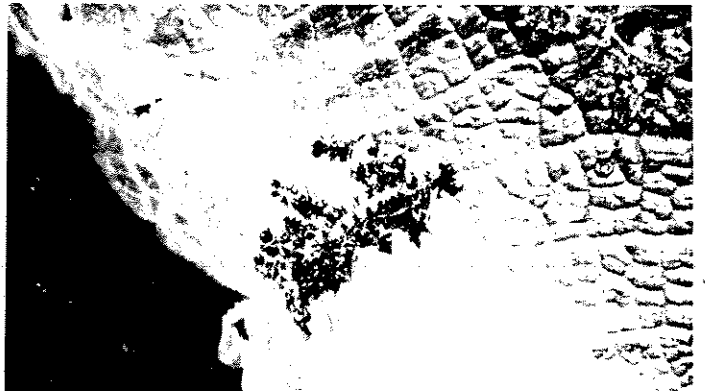
27



28



29



**Eunica.** Apesar de possuírem mandíbulas pequenas, mais adaptadas para a coleta de néctar e detrito, operárias de *Z. pusillus* atacaram 8 das 11 lagartas com as quais tiveram encontros provocados sobre *Caryocar* (Tabela 12). A maioria dos ataques por *Zacryptocerus* consistiu de mordidas eventuais, seguidas por abandono da larva por parte das formigas.

Quando atacadas por formigas, larvas de **Eunica** aparentemente expelam substâncias tóxicas de defesa, que podem repelir seus agressores a ponto de fazê-los desistir de ataques subsequentes, abandonando a larva. Depois de algumas mordidas desferidas nas larvas, as formigas frequentemente limpam as antenas e mandíbulas, com o auxílio das patas dianteiras.

O comportamento das lagartas de saltar da planta após ataques por formigas foi observado em 5 confrontos com *Camponotus* e em 2 com *Zacryptocerus*. Em 3 ocasiões a lagarta permaneceu pendurada por um fio de seda por aproximadamente 20 minutos, antes de retornar à folha. Nos outros 4 casos, a larva saltou direto para o chão, escondendo-se na serapilheira.

#### 4.2 - *Edessa rufomarginata* (Hemiptera: Pentatomidae)

O percevejo sugador *Edessa rufomarginata* copula e desova sobre *Caryocar brasiliense*. Adultos em cópula (Fig. 30) foram observados tanto de dia como à noite; a postura dos ovos, entretanto, é efetuada aparentemente no período noturno. Das 21 desovas de *Edessa* registradas sobre *Caryocar*, 19 consistiram de 14 ovos, enquanto que duas outras foram de 12 e 6 ovos cada. Dezesete das 21 desovas observadas foram

Figuras 30-37. Fig. 30. Adultos de *Edessa rufomarginata* copulando sobre *Caryocar brasiliense*. Figs. 31 e 32. Desova simples de 14 ovos (Fig. 31), e dupla de 28 ovos (Fig. 32), de *Edessa*. Fig. 33. Ninfas de *Edessa* (3º estadio) gregárias em ramo de *Caryocar*. Figs. 34 e 35. Ninfas de *Edessa* se alimentando de botão (Fig. 34) e fruto (Fig. 35) de *Caryocar*. Figs. 36 e 37. Operária de *Pachycondyla villosa* se alimentando de néctar nos botões de *Caryocar* (Fig. 36), e carregando ninfa de *Edessa* recém capturada (Fig. 37).

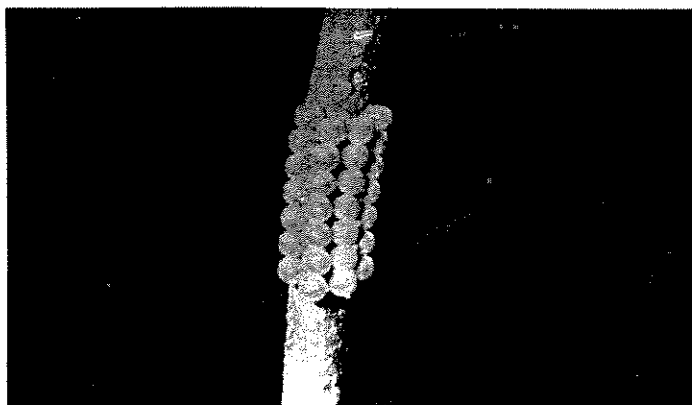
30



31



32



33



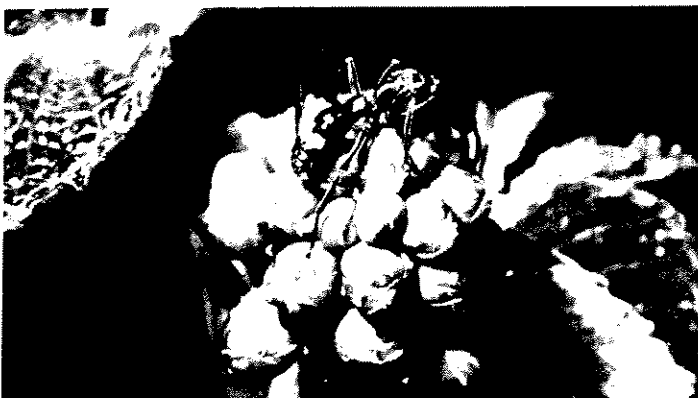
34



35



36



37



efetuadas na parte lenhosa dos ramos de *Caryocar* (Figs. 31, 32), enquanto que outras 4 ocorreram sobre frutos, botão ou folha ( $X^2=8,05$ ;  $P<0,005$ ). Os ovos são azuis e esféricos (ca. 1 mm de diâmetro), dispostos em fila dupla e fortemente aderidos à planta (Fig. 31). Em quatro ocasiões foram registradas desovas duplas, aparentemente de uma mesma fêmea (Fig. 32). Uma vez efetuada a postura, a fêmea abandona a desova. Após a eclosão, as ninfas irmãs podem permanecer gregárias até o terceiro estágio (Fig. 33).

Adultos e ninfas de *Edessa* foram observados, de dia e de noite, se alimentando de botões e frutos de *Caryocar* (Figs. 34, 35). Os percevejos inserem o aparelho bucal picador-sugador (rosto) no interior de botões e frutos, dos quais sugam a seiva. Quando saciadas, as ninfas normalmente repousam sob folhas da própria planta, enquanto que os adultos podem voar para outros locais de repouso.

Adultos de *Edessa* foram observados sobre *Caryocar* de agosto a dezembro de 1986, ao passo que desovas e ninfas ocorreram de outubro de 1986 a janeiro de 1987 (Fig. 38). Percebe-se uma clara sobreposição entre o período de maior abundância das formas imaturas de *Edessa* (ovos e ninfas), e a época de maior disponibilidade de frutos de *Caryocar* (Fig. 38).

Os resultados relativos a infestação por *Edessa* de plantas controle e tratamento de *Caryocar*, encontram-se na Tabela 13. O número de plantas controle infestadas por *Edessa* foi significativamente menor do que de plantas tratamento ( $P < 0,01$ ). Além disto, o número de desovas de *Edessa* registradas sobre indivíduos controle foi significativamente menor do que sobre indivíduos tratamento ( $P < 0,005$ ). O número de plantas recebendo mais de uma desova do percevejo não é estatística-

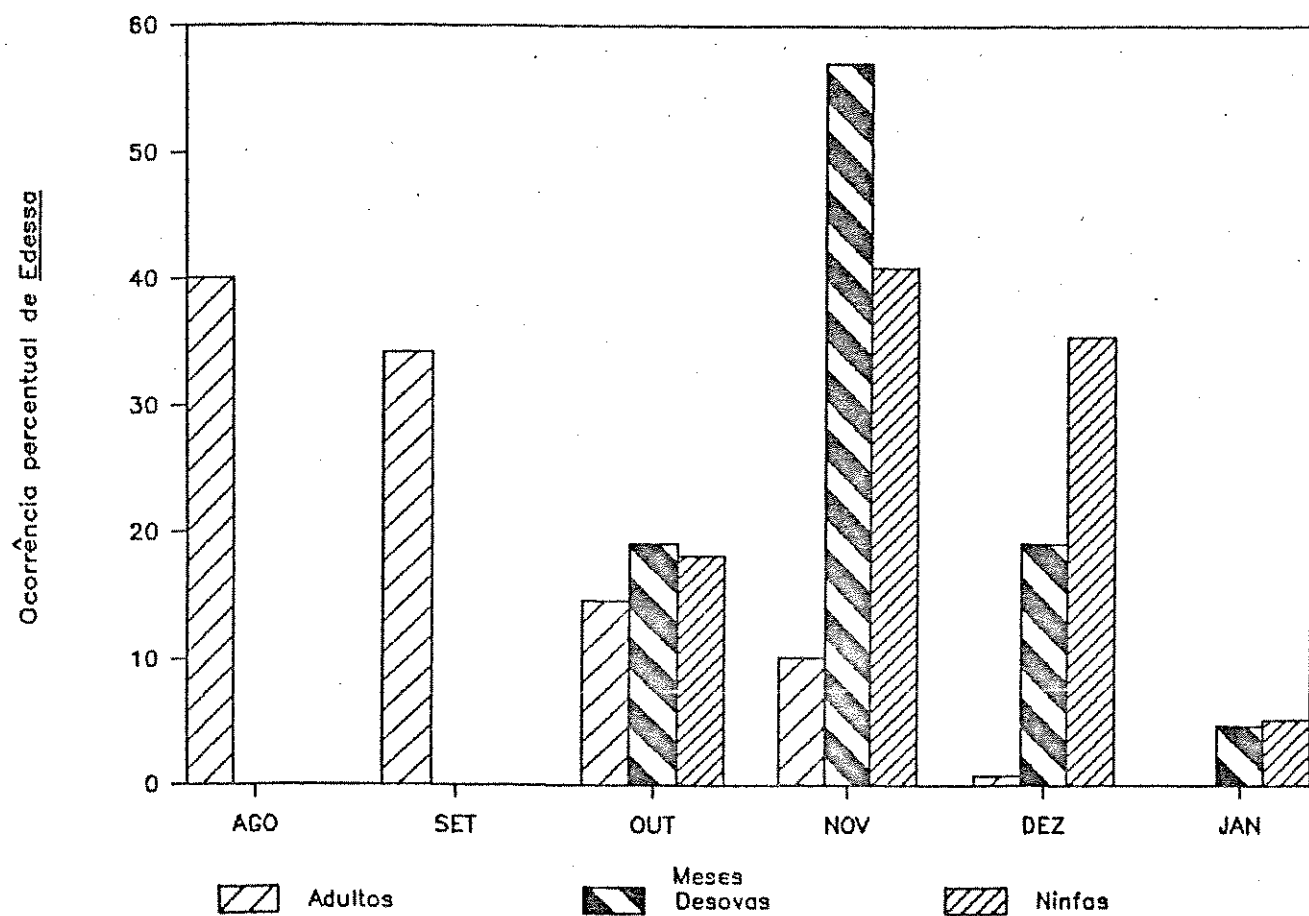
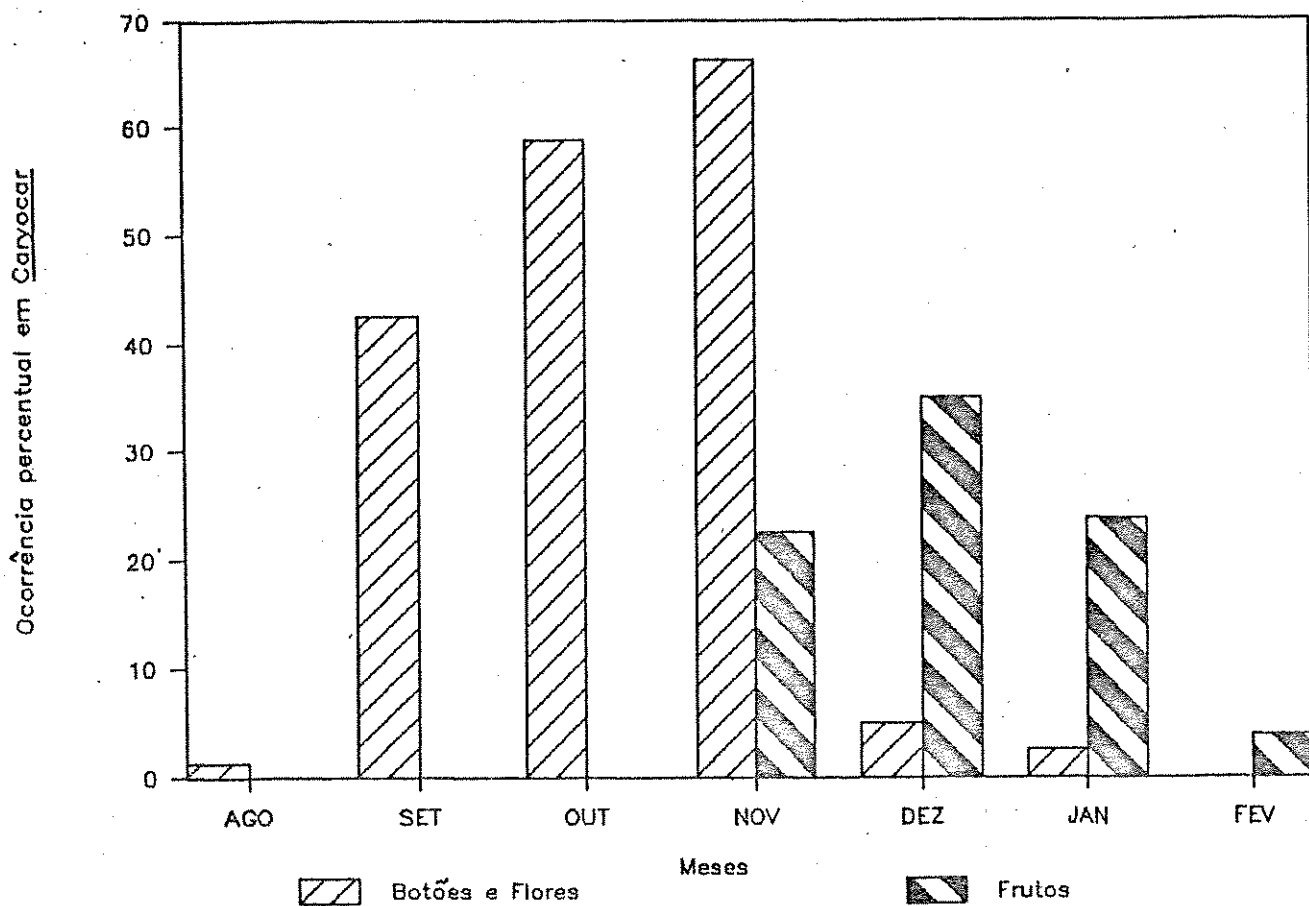
Tabela 13 - Infestação por *Edessa rufomarginata* em indivíduos controle (formigas presentes) e tratamento (formigas excluídas) de *Caryocar brasiliense*, em Itirapina.

---

| Variável                                   | Plantas controle<br>(N=40) | Plantas tratamento<br>(N=40) | Significância da diferença                 |
|--------------------------------------------|----------------------------|------------------------------|--------------------------------------------|
| Nº de plantas com desovas de <i>Edessa</i> | 3                          | 12                           | $X^2=6,65$ ; $P<0,01$                      |
| Nº de desovas de <i>Edessa</i>             | 3                          | 18                           | $X^2=10,71$ ; $P<0,005$                    |
| Nº de plantas com mais de uma desova       | 0                          | 4                            | $P = 0,058$ ; NS;<br>Teste exato de Fisher |

---

Figura 38. Ocorrência percentual de adultos, desovas e ninfas de *Edessa rufomarginata* em *Caryocar brasiliense* (N=80 plantas). Note a correspondência entre o período de ocorrência de desovas e ninfas (abaixo) e o período de frutificação de *Caryocar* (acima).



mente diferente para as duas categorias experimentais ( $P > 0,05$ ; Tabela 13).

A predação de *Edessa rufomarginata* por formigas visitantes de nectários de *Caryocar* foi registrada apenas uma vez, no período da manhã. Uma operária de *Pachycondyla villosa* foi observada carregando entre as mandíbulas uma ninfa (terceiro estadio) de *Edessa*, sobre uma planta de *Caryocar* (Figs. 36, 37). Em nenhuma outra ocasião observou-se comportamento agressivo por qualquer espécie de formiga em relação a adultos ou ninfas de *Edessa*. Entretanto, por diversas vezes foram observadas ninfas e adultos de *Edessa* afastarem-se de formigas (especialmente espécies de *Camponotus*) quando estas andam rapidamente através dos ramos, ou quando sobem nos botões de *Caryocar* para se alimentar nos nectários. Nestas ocasiões, normalmente o percevejo afasta-se para um local do ramo ou da inflorescência onde haja menor tráfego de formigas.

#### 4.3 - *Tetrastichus* spp. (Hymenoptera: Eulophidae)

##### 4.3.1 - *Tetrastichus* sp. 1 (galhador de folhas)

O microhimenópteo *Tetrastichus* sp. 1 ovipõe em folhas de *Caryocar brasiliense*, nas quais induz a formação de galhas esféricas, brancas, e densamente pilosas (Fig. 39). Folhas muito infestadas por este inseto ficam retorcidas e caem precocemente. Na Tabela 14 e na Figura 43 encontram-se os resultados relativos a infestação de indivíduos controle e tratamento de *Caryocar*, por *Tetrastichus* sp. 1. Não houve diferença significativa entre as categorias experimentais de plantas no que se refere ao número de indivíduos infestados, bem como na propor-

Figuras 39-42. Fig. 39. Folha de *Caryocar brasiliense* intensamente infestada pelo galhador *Tetrastichus* sp. 1. Figs. 40 e 41. Ramos de *Caryocar* parcial (Fig. 40) e totalmente infestados (Fig. 41) pelo galhador *Tetrastichus* sp. 2. Fig. 42. Inflorescência de *Caryocar* com dois botões mostrando sinais de apodrecimento como consequência de infestação pelo díptero *Prodiplosis floricola*.

#### 4.3.2 - *Tetrastichus* sp. 2 (galhador de ramo)

O microhimenóptero *Tetrastichus* sp. 2 ovipõe no interior de ramos de *Caryocar brasiliense*, induzindo a formação de galhas verrucosas que ocupam proporções variáveis dos ramos da planta (Figs. 40, 41), chegando em alguns casos a acarretar a morte dos mesmos. Apenas 9 plantas do grupo controle (N=30), contra 21 do grupo tratamento (N=30), tiveram seus ramos infestados por *Tetrastichus* sp. 2 ( $X^2=15,15$ ;  $P<0,001$ ). Além disto, os níveis de infestação por este inseto foram significativamente menores ( $P<0,01$ ) nos indivíduos de *Caryocar* do grupo controle do que naqueles do grupo tratamento (Fig. 44).

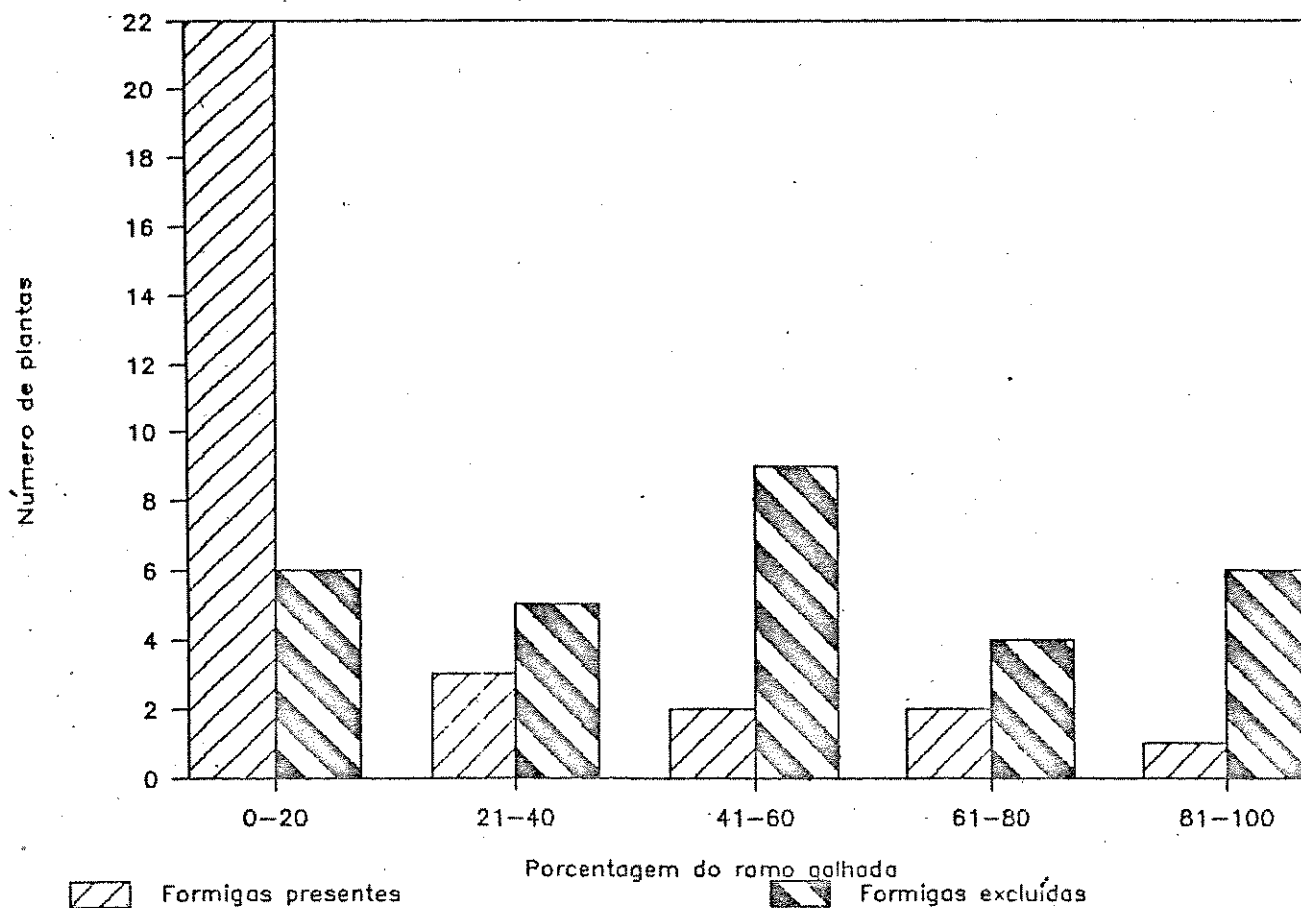
#### 4.4 - *Prodiplosis floricola* (Diptera: Cecidomyiidae)

Botões de *Caryocar brasiliense* infestados pelo díptero *Prodiplosis floricola* adquirem um aspecto típico de murchamento (Fig. 42), caindo ao solo em seguida como resultado da atividade alimentar das larvas, que consomem todo o seu interior.

O número de inflorescências e botões do grupo controle infestados por *Prodiplosis* foi significativamente menor do que aqueles do grupo tratamento (Tabela 15).

Figuras 43 e 44. Fig. 43. Níveis de infestação pelo galhador de folhas **Tetrastichus** sp. 1 em plantas controle (formigas presentes, N=30) e tratamento (formigas excluídas, N=30) de **Caryocar brasiliense**. As distribuições são estatisticamente similares (Teste Kolmogorov-Smirnov,  $P > 0,05$ ). Fig. 44. Níveis de infestação pelo galhador de ramo **Tetrastichus** sp. 2 em plantas controle (N=30) e tratamento (N=30) de **Caryocar**. As distribuições são significativamente diferentes (Teste Kolmogorov-Smirnov,  $D=0,533$ ;  $P < 0,01$ ).

44



43

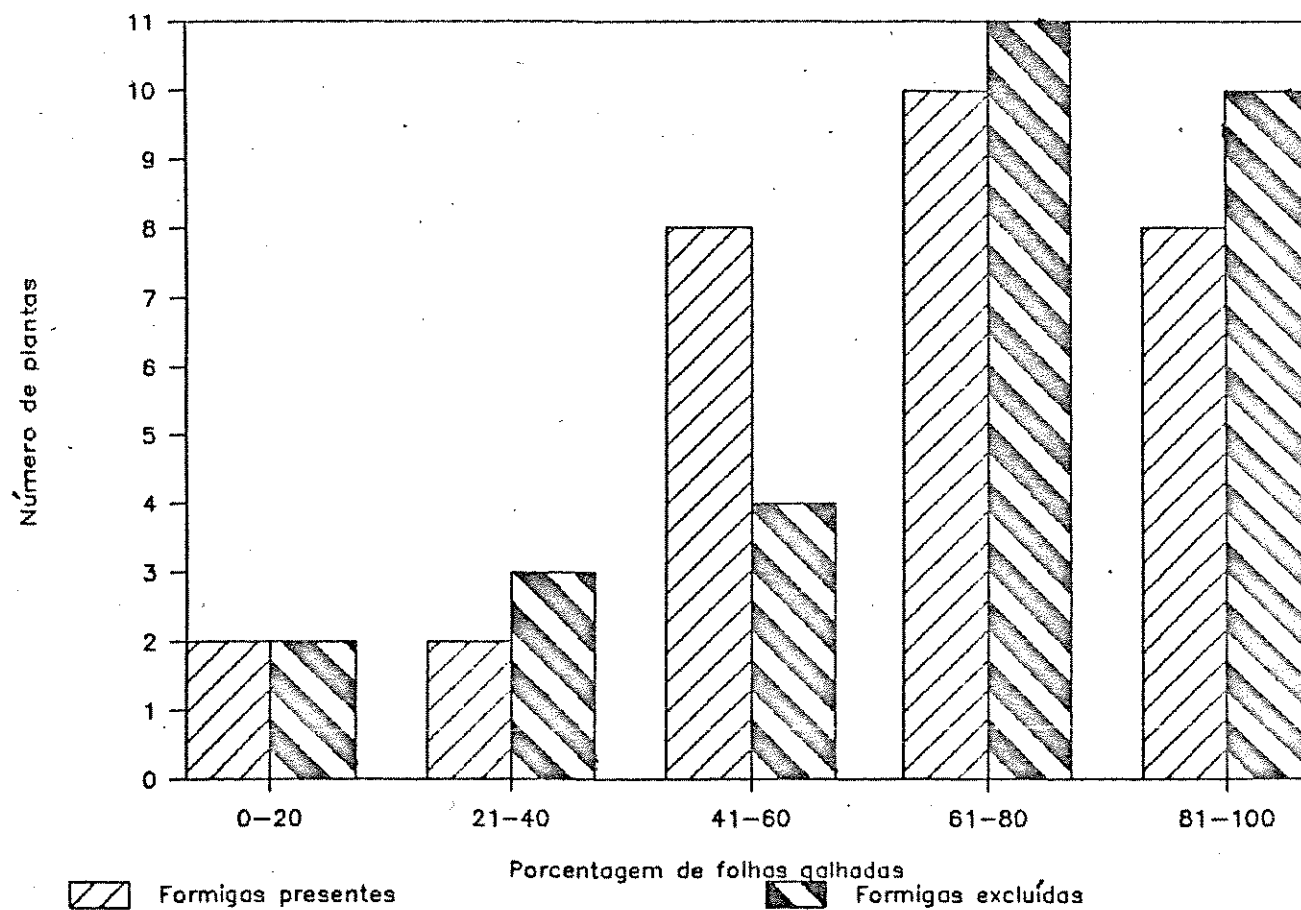


Tabela 15 - Infestação por *Prodiplosis floricola* em inflorescências controle (formigas presentes) e tratamento (formigas excluídas) de *Caryocar brasiliense*, em Itirapina.

---

| Variável                                      | Controle        |                   | Tratamento      |                   |
|-----------------------------------------------|-----------------|-------------------|-----------------|-------------------|
|                                               | Infls<br>(N=34) | Botões<br>(N=425) | Infls<br>(N=36) | Botões<br>(N=427) |
| Nº de inflorescências infestadas (% do total) | 12 (35.3%)      | *                 | 22 (61.1%)      |                   |
| Nº de botões infestados (% do total)          |                 | 40 (9,4%)         | ***             | 75 (17.5%)        |

---

\*  $X^2 = 4,66$ ;  $P < 0,05$ ; \*\*\*  $X^2 = 12,12$ ;  $P < 0,001$ .

Na Tabela 16 são apresentados os resultados relativos a sobrevivência de botões florais e produção de frutos pelas plantas controle (N=40) e tratamento (N=40) de *Caryocar*. O número de plantas controle com botões sobreviventes (i.e., que passaram à fase de flor) e com frutos (incluindo os abortados) é significativamente maior ( $P < 0,01$ ) que o de plantas tratamento. A proporção de botões sobreviventes nas plantas controle foi aproximadamente o dobro da observada para os indivíduos tratamento ( $P < 0,001$ ; Tabela 16). O número de frutos (abortados ou maduros) por flor foi significativamente maior nas plantas tratamento que nas controle. Entretanto, o número de plantas com frutos maduros, bem como as proporções frutos maduros/frutos produzidos são idênticas para ambas as categorias de plantas experimentais ( $P > 0,5$ ; Tabela 16). A produção de sementes também foi similar para plantas controle e tratamento ( $P > 0,5$ ). Portanto, apesar de plantas e inflorescências controle terem sido menos infestadas por *Edessa rufomarginata* e *Prodiplosis floricola* (ambos se alimentam de botões de *Caryocar*, ver Tabelas 13 e 15), e da proporção de botões sobreviventes ter sido maior em plantas controle (Tabela 16), a produção de frutos e sementes maduros foi idêntica para plantas de ambas as categorias experimentais.

Tabela 16 - Sobrevivência de botões florais e produção de frutos por indivíduos controle (formigas presentes) e tratamento (formigas excluídas) de *Caryocar brasiliense* em Itirapina.

| Variável                                            | Plantas controle<br>(N=40) | Plantas tratamento<br>(N=40) | Significância da diferença     |
|-----------------------------------------------------|----------------------------|------------------------------|--------------------------------|
| Plantas com botões sobreviventes                    | 25                         | 13                           | $\chi^2=7,22$ ; $P<0,01$       |
| Proporção de botões sobreviventes                   | 10,3%<br>(104/1008)        | 5,5%<br>(47/849)             | $\chi^2=14,10$ ; $P<0,001$     |
| Plantas com frutos (inclui frutos abortados)        | 24                         | 12                           | $\chi^2=7,27$ ; $P<0,01$       |
| Nº de frutos/Nº de flores (inclui frutos abortados) | 58/104                     | 45/47                        | $\chi^2=23,86$ ; $P<0,001$     |
| Plantas com frutos maduros                          | 9                          | 8                            | $\chi^2=0,07$ ; $P>0,5$ ; NS   |
| Nº de frutos maduros/<br>Nº de flores               | 15/104<br>(14,4%)          | 14/47<br>(30,0%)             | $\chi^2=4,92$ ; $P<0,05$       |
| Nº de frutos maduros/<br>Nº de frutos produzidos    | 15/58                      | 14/45                        | $\chi^2=0,34$ ; $P>0,5$ ; NS   |
| Nº de sementes por fruto maduro                     | $1,47 \pm 0,83$            | $1,35 \pm 0,50$              | $t=0,43$ ; $P>0,5$ ; GL=27; NS |

## DISCUSSÃO

### 1 - Fenologia de *Caryocar brasiliense*

O padrão fenológico observado em *Caryocar brasiliense*, no cerrado de Itirapina, coincide com o registrado para esta espécie em outras áreas de cerrado, e segue a tendência geral de várias outras espécies típicas deste tipo de vegetação (Warming, 1908; Barros & Caldas, 1980; Ribeiro et al., 1982; Gribel, 1986). Em *Caryocar*, assim como em outras espécies arbustivo-arbóreas de cerrado, a maioria dos eventos fenológicos ocorre na estação seca, ficando para o período chuvoso o desenvolvimento e maturação dos frutos. Assim, antes da chegada das primeiras chuvas, as espécies lenhosas do cerrado já iniciaram a renovação de suas folhas, bem como a emissão de botões florais. Este mesmo padrão fenológico foi observado por Monasterio & Sarmiento (1976) para todas as espécies arbóreas dos llanos venezuelanos. A progressiva perda de folhas durante a estação seca provavelmente favorece um melhor balanceamento hídrico, já que neste período a taxa fotossintética é bem menor devido à dificuldade de obtenção de água (Monasterio & Sarmiento, 1976). A emissão de folhas e botões pouco antes do início das chuvas parece relacionada com ambientes relativamente previsíveis do ponto de vista climático; uma folhagem desenvolvida durante a época chuvosa resultaria em altas taxas fotossintéticas ao longo de todo o período em que a água não representa um fator limitante para as diferentes funções metabólicas da planta (Gribel, 1986). Este comportamento é exclusivo de espécies arbustivo-arbóreas, que possuem sistema radicular profundo. Plantas herbáceas exploram águas superficiais, e só iniciam a brotação após o início das chuvas.

O padrão de floração de *Caryocar brasiliense* enquadra-se no que foi denominado por Gentry (1974) como estratégia "cornucopia", a qual caracteriza-se pela produção de um grande número de flores durante várias semanas. Em Itirapina, a floração de *Caryocar* foi mais intensa nos meses de outubro e novembro (Figs. 12 a 14), com o tempo de floração individual podendo alcançar 3 a 4 semanas. Durante este período os morcegos polinizadores de *Caryocar* (cf. Gribel, 1986) podem formar linhas de captura ("trap-line") e incluir determinados indivíduos floridos em suas rotas diárias, já que existiria uma constância na disponibilidade do recurso alimentar (i.e., néctar floral) permitindo esta estratégia de forrageamento pelos morcegos (Fleming, 1982).

A maturação dos frutos de *Caryocar* na época chuvosa é típica de ambientes tropicais sujeitos à sazonalidade, e característica de plantas com frutos zoocóricos (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 1983; Wikander, 1984). Os frutos de *Caryocar* são tipicamente zoocóricos (polpa amarela atrativa e comestível), e sua dispersão na região de Brasília pode ser efetuada pela ema (*Rhea americana*), gralha (*Cyanocorax cristatellus*) e pela cotia (*Dasypus aguti*) (Gribel, 1986). Estas espécies também ocorrem na região de Itirapina, e eventualmente poderiam participar da dispersão de diásporos de *Caryocar* na época chuvosa, quando a atividade animal é sabidamente mais intensa na vegetação de cerrado (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 1983).

## 2 - A fauna de formigas associada a *Caryocar brasiliense*

Este estudo registrou um total de 17 gêneros e 34 espécies de formigas visitantes de nectários extraflorais (NEFs) de *Caryocar brasiliense*. Estes valores são superiores numericamente aos observados em estudos similares realizados em diferentes regiões do globo, estando entretanto bem mais próximos dos resultados obtidos para áreas tropicais da América Central e Austrália (Tabela 17). Mesmo considerando-se que os estudos mencionados na Tabela 17 tenham utilizado metodologias variáveis para estimar a fauna de formigas associada a NEFs de diferentes espécies vegetais, é bastante evidente a superioridade de áreas tropicais em relação a áreas temperadas, no que se refere ao número de gêneros e espécies de formigas registradas. O número médio de gêneros e espécies de formigas observados visitando plantas com NEFs em ambientes tropicais é aproximadamente o dobro daquele observado para áreas temperadas ( $P < 0,01$ ; Tabela 17).

Tanto em número de espécies como em número de indivíduos registrados, formigas *Camponotus* foram as melhor representadas nos censos realizados em *Caryocar brasiliense*. Dentre as 10 espécies deste gênero registradas, *Camponotus rufipes*, *C. crassus*, *C. aff. blandus* e *C. rengerii* foram as mais abundantes nos censos, e as que mais iscas (cupins vivos) atacaram em *Caryocar*. Morais (1980) mostrou que *Camponotus rufipes* e *C. crassus* são as espécies de formigas mais abundantes do cerrado de Mogi-Guaçu, forrageando intensamente na vegetação. Junto com *C. aff. blandus*, estas duas espécies também foram as que mais cupins atacaram sobre *Qualea grandiflora*, num estudo realizado em Itirapina por Oliveira, Silva & Martins (1987).

Tabela 17 - Número de espécies e gêneros de formigas visitantes de nectários extraflorais de diferentes espécies de plantas, para localidades de regiões temperadas (TE) e tropicais (TR). Não estão incluídas espécies de plantas que mantêm mutualismos obrigatórios com formigas.

| Espécie de planta                              | Formigas visitantes |                  | Localidade/Região  | Fonte Bibliográfica      |
|------------------------------------------------|---------------------|------------------|--------------------|--------------------------|
|                                                | Nº de gêneros*      | Nº de espécies** |                    |                          |
| <i>Helianthella quinquinervis</i> (Compositae) | 3                   | 5                | Colorado-EUA / TE  | Inouye & Taylor, 1979    |
| <i>Ipomoea pandurata</i> (Convolvaceae)        | 7                   | 10               | N. Carolina-EUA/TE | Beckmann & Stucky, 1981  |
| <i>I. carnea</i>                               | 6                   | 10               | Costa Rica / TR    | Keeler, 1977             |
| <i>Mentzelia nuda</i> (Loasaceae)              | 4                   | 5                | Nebraska-EUA / TE  | Keeler, 1981a            |
| <i>Pteridium aquilinum</i> (Polypodiaceae)     | 7                   | 8                | N. Jersey-EUA / TE | Beattie, 1985            |
| <i>Costus woodsonii</i> (Zingiberaceae)        | 4                   | 7                | Panama / TR        | Schemske, 1980           |
| <i>C. pulverulentus</i>                        | 9                   | 12               | Panama / TR        | Schemske, 1982           |
| <i>C. scaber</i>                               | 9                   | 13               | Panama / TR        | Schemske, 1982           |
| <i>C. allenii</i>                              | 11                  | 17               | Panama / TR        | Schemske, 1982           |
| <i>C. laevis</i>                               | 12                  | 24               | Panama / TR        | Schemske, 1982           |
| <i>Cassia fasciculata</i> (Caesalpinaceae)     | 8                   | 10               | Iowa - EUA / TE    | Kelly, 1986              |
|                                                | 10                  | 12               | Florida-EUA / TR   | Barton, 1986             |
| <i>Vicia sativa</i> (Fabaceae)                 | 1                   | 1                | Yorkshire-Ingl./TE | Koptur & Lawton, 1988    |
| <i>Calathea ovadensis</i> (Maranthaceae)       | 9                   | 16               | Mexico / TR        | Beattie, 1985            |
| <i>Passiflora incarnata</i> (Passifloraceae)   | 5                   | 5                | Georgia-EUA / TE   | McLain, 1983             |
| <i>P. vitifolia</i>                            | 11                  | 20               | Costa Rica / TR    | Smiley, 1986             |
| <i>P. quadrangularis</i>                       | 7                   | 15               | Costa Rica / TR    | Smiley, 1986             |
| <i>Bixa orellana</i> (Bixaceae)                | 8                   | 12               | Costa Rica / TR    | Bentley, 1977b           |
| <i>Aphelandra deppeana</i> (Acanthaceae)       | ?                   | 8                | Costa Rica / TR    | Deuth, 1976              |
| <i>Ferocactus gracilis</i> (Cactaceae)         | 10                  | 11               | Mexico / TR        | Blom & Clark, 1980       |
| <i>Acacia pycnantha</i> (Mimosaceae)           | 13                  | 24               | Australia / TR     | Beattie, 1985            |
| <i>Helichrysum viscosum</i> (Compositae)       | 9                   | 13               | Australia / TR     | O'Dowd & Catchpole, 1983 |
| <i>Byttneria aculeata</i> (Sterculiaceae)      | 14                  | 25               | Costa Rica / TR    | Hespenheide, 1985        |
| <i>Inga densiflora</i> (Mimosaceae)            | 6                   | 6                | Costa Rica / TR    | Koptur, 1984             |
| <i>I. punctata</i>                             | 6                   | 11               | Costa Rica / TR    | Koptur, 1984             |
| <i>Catalpa speciosa</i> (Bignoniaceae)         | 4                   | 5                | Michigan-EUA / TE  | Stephenson, 1982         |
| <i>Qualea grandiflora</i> (Vochysiaceae)       | 7                   | 12               | São Paulo / TR     | Oliveira et al., 1987    |
| <i>Caryocar brasiliense</i> (Caryocaraceae)    | 17                  | 34               | São Paulo / TR     | Oliveira (este estudo)   |

\* O número médio de gêneros de formigas registrados em localidades temperadas (4,87  $\pm$  2,36; N=8) é significativamente menor do que em localidades tropicais (9,37  $\pm$  3,18; N=19); t = 3,59; P < 0,01; GL = 25.

\*\* O número médio de espécies de formigas registradas em localidades temperadas (6,12  $\pm$  3,04; N=8) é significativamente menor do que em localidades tropicais (15,1  $\pm$  7,06; N=20); t = 3,45; P < 0,01; GL = 26.

Os gêneros *Zacryptocerus*, *Azteca* e *Pheidole* também foram abundantes sobre *Caryocar*, sendo que o alto número de indivíduos de *Z. pusillus* e *Azteca* sp. 1 registrados foi certamente ocasionado pelo fato destas duas espécies nidificarem, respectivamente, em 6 e 2 das plantas nas quais foram realizados os censos.

Espécies de *Camponotus* normalmente estão entre as mais frequentes em qualquer estudo faunístico de formigas, especialmente em localidades tropicais. No presente estudo, das 34 espécies de formigas observadas forrageando em *Caryocar*, 10 são do gênero *Camponotus*. No cerrado de Mogi-Guaçu, 11 das 42 espécies de formigas registradas por Moraes (1980) também pertenciam a este gênero. Espécies de *Camponotus* também estão entre as formigas mais abundantes que visitam nectários de plantas de outras áreas tropicais (e.g., Schemske, 1980, 1982; Koptur, 1984; Stephenson, 1982) ou temperadas (McLain, 1983). Segundo Wilson (1976, 1987) o "sucesso ecológico" deste gênero de formigas é evidenciado não apenas pela sua alta abundância local, como também pela grande diversidade de espécies e de adaptações, e ampla distribuição geográfica.

O fato dos nectários extraflorais das sépalas de *Caryocar* serem ativos de dia e de noite possibilita que a planta seja intensamente visitada por formigas nestes dois períodos. A mudança na composição de espécies de formigas visitantes de NEFs, entre os períodos diurno e noturno, foi um fato observado tanto nos censos como nos levantamentos com iscas. Uma vez que néctar é um recurso rapidamente renovável, é de se esperar que espécies nectarívoras tendam a divergir em seus horários de atividade alimentar de modo a reduzir a competição interespecífica; esta divergência temporal é mais evidente quando as espécies em questão são próximas filogeneticamente (Planka, 1978).

Utilizando-se como exemplo as espécies de *Camponotus* registradas nos censos sobre *Caryocar*, é bastante evidente a segregação temporal entre dois grupos de espécies: *Camponotus crassus* e *C. aff. blandus* ocorreram exclusivamente nas amostragens diurnas, enquanto que *C. rufipes*, *C. rengerii*, *C. pallescens*, *C. aff. cingulatus* e *C. aff. melanoticus* incluíram a grande maioria dos indivíduos registrados à noite (Tabela 4, Fig. 16). Embora de forma menos evidente, o mesmo padrão de segregação temporal entre espécies de *Camponotus* foi também observado nos levantamentos com iscas efetuados em *Caryocar* (Tabela 5, Fig. 18). Moraes (1980) detectou esta mesma tendência no cerrado de Mogi-Guaçu, onde *C. crassus* e *C. rufipes* apresentam um deslocamento em seus horários de atividade, sendo cada uma respectivamente mais frequente de dia e de noite. Esta segregação temporal sugere um possível mecanismo de redução de competição, uma vez que estas duas espécies além de possuírem dietas semelhantes, também mostraram-se negativamente associadas em iscas distribuídas por Moraes (1980).

### 3 - Forrageamento de formigas em *Caryocar* e em plantas sem nectários extraflorais

A presença de nectários extraflorais (NEFs) claramente aumenta a densidade de formigas sobre *Caryocar brasiliense*, em relação a plantas não nectaríferas. Tanto de dia como à noite, a frequência de ocupação por formigas, bem como o número de cupins atacados por estas, foi significativamente maior sobre *Caryocar* do que em plantas sem NEFs. Estes resultados indicam que a presença de NEFs em *Caryocar* resulta num for-

rageamento preferencial de formigas sobre esta planta, em detrimento de outras espécies vegetais que não fornecem recompensas alimentares. Esta preferência faz com que mais cupins sejam atacados sobre *Caryocar* como consequência de comportamento agressivo por parte das formigas visitantes, evidenciando o potencial protetor destas contra insetos fitófagos da planta. O papel de NEFs como promotores de atividade de formigas sobre plantas de cerrado foi também ressaltado para *Qualea grandiflora*, onde a alta densidade de formigas resulta num número significativamente maior de cupins atacados por formigas nesta planta, do que em espécies sem NEFs (Oliveira, Silva & Martins, 1987).

Resultados similares aos obtidos para *Caryocar* e *Qualea* foram também encontrados por Barton (1986) com *Cassia fasciculata*, planta herbácea que possui NEFs no pecíolo. Este autor mostrou que 61% dos indivíduos de *Cassia*, contra menos de 10% dos indivíduos de espécies sem NEFs, estavam ocupados por formigas visitantes. Utilizando larvas de *Drosophila* como herbívoros simulados, Barton (1986) também demonstrou que o forrageamento preferencial de formigas sobre *Cassia* resulta num número significativamente maior de larvas sendo atacadas por estes insetos nesta planta, do que em plantas sem NEFs.

Vinte espécies de formigas foram observadas atacando cupins sobre *Caryocar*, sendo que o maior potencial protetor foi apresentado por formigas *Camponotus* (especialmente *C. crassus* e *C. aff. blandus*), responsáveis por 50% do total de cupins atacados. Formigas dos gêneros *Brachymyrmex*, *Zacryptocerus*, *Wasmannia* e *Pheidole* também exibiram agressividade em relação aos cupins, somando 35% do total de iscas atacadas.

Como vários autores já demonstraram, apesar de muitas espécies de formigas exibirem comportamento agressivo em relação a insetos fitófagos que encontram sobre plantas com NEFs, a efetividade da proteção contra herbivoria claramente varia entre diferentes espécies de formigas (e.g., Bentley, 1977b; Inouye & Taylor, 1979; Schemske, 1980; Koptur, 1984). Dentre os vários fatores que podem influenciar no grau de proteção conferido por diferentes espécies de formigas, talvez os mais importantes sejam: (1) agressividade (porém, veja Letourneau, 1983); (2) comportamento territorial próximo a fontes alimentares; (3) tamanho da formiga em relação ao inseto fitófago; (4) eficiência no recrutamento de companheiras; (5) amplitude da dieta da formiga (além de nectarívora, a formiga deve ser predadora); (6) abundância local da formiga. Formigas *Camponotus*, especialmente *C. crassus*, *C. rufipes* e *C. aff. blandus*, satisfazem todos os requisitos acima mencionados, justificando assim seu alto potencial protetor para plantas com NEFs em vegetação de cerrado. Espécies de outros gêneros (e.g., *Brachymyrmex*, *Wasmannia*, *Pheidole*), além de serem visitantes mais raros dos NEFs de *Caryocar*, são de tamanho menor e bem menos alertas e agressivas que *Camponotus*, embora possuam sistemas de recrutamento altamente eficientes (cf. Wilson, 1971).

Estudos de forrageamento de formigas sobre mirmecófitas (i.e., plantas que normalmente abrigam colônias de formigas) tem relatado um patrulhamento mais intenso por formigas em partes mais jovens da folhagem (próximo ao meristema apical) do que em folhas adultas ou velhas da planta hospedeira (Janzen, 1967a; Downhower, 1975; McKey, 1984). Em *Acacia cornigera* (Mimosaceae), o forrageamento diferencial de formigas inquilinas parece estar relacionado com uma maior oferta

de néctar extrafloral e/ou corpúsculos alimentares nas porções mais jovens dos ramos da planta (Janzen, 1967a). Em outras mirmecófitas o forrageamento preferencial de formigas próximo ao meristema de crescimento não está associado com a distribuição de alimento na planta, sendo interpretado como uma estratégia da colônia inquilina para maximizar a taxa de crescimento da planta hospedeira (reduzindo os danos ao meristema), o que garantiria o crescimento da colônia (Downhower, 1975; McKey, 1984). Em *Triplaris surinamensis* (Polygonaceae), uma mirmecófita que parece não fornecer alimento para suas formigas inquilinas, o patrulhamento uniforme por formigas na folhagem da planta parece relacionado a dois fatores: (1) proteção do meristema apical e (2) defesa da rainha e de formas imaturas da colônia, alojadas na base da planta hospedeira (Oliveira, Oliveira-Filho & Cintra, 1987).

Em mutualismos formiga-planta mediados apenas pela oferta de néctar extrafloral a formigas visitantes, espera-se que a planta aloque mais néctar para regiões mais vulneráveis a ataques por herbívoros, aumentando assim a probabilidade de que estes sejam encontrados e atacados pelas formigas (Bentley, 1977a). Os resultados obtidos sobre forrageamento de formigas em *Caryocar* concordam com esta expectativa. Cupins colocados sobre botões de *Caryocar* foram significativamente mais atacados por formigas do que aqueles colocados em outras regiões da planta. Embora os cupins tenham sido atacados com velocidades idênticas nas diferentes regiões de *Caryocar*, o maior patrulhamento por formigas sobre os botões é certamente devido a uma maior oferta de néctar extrafloral nesta região da planta (cada botão possui 5 nectários ativos). É importante ressaltar que os nectários extraflorais existentes nos primórdios foliares de *Caryocar* (Fig. 6) já encontravam-se virtualmente secos nas folhas jovens onde foram colocados cupins.

Ao subirem num indivíduo de **Caryocar**, as formigas normalmente vão direto para o ápice da planta a fim de se alimentarem do néctar extrafloral dos botões. Ao abandonarem os botões, as formigas frequentemente patrulham todas as folhas da planta. Portanto, é intenso o tráfego de formigas subindo e descendo através do caule de **Caryocar** e, apesar de existir uma maior concentração de indivíduos nos botões, as folhas da planta são também regularmente patrulhadas por formigas isoladas.

O forrageamento de formigas sobre plantas sem NEFs seguiu um padrão oposto ao observado em **Caryocar**, com um maior número de cupins sendo atacados na base da planta (folhas velhas). As poucas formigas que sobem em plantas sem NEFs tendem a abandoná-las antes de alcançarem as folhas apicais, o que provavelmente explica porque os cupins colocados nas folhas velhas foram atacados em maior número do aqueles localizados na folhagem apical destas plantas.

#### 4 - Infestação por herbívoros nas plantas experimentais de **Caryocar brasiliense**

##### 4.1 - **Eunica bechina**

Os resultados deste estudo mostram que formigas visitantes de **Caryocar brasiliense** exibem comportamento agressivo em relação às larvas da borboleta **Eunica bechina**, podendo acarretar na morte (por predação), injúria física, ou exclusão (pelo menos temporária) das lagartas de plantas de **Caryocar**. A partir do mês de outubro, quando a abundância de formigas sobre **Caryocar** duplica em relação ao mês anterior

(censos II e III, Tabela 3), ovos e larvas de *Eunica* são encontrados com maior frequência sobre indivíduos do grupo tratamento (formigas excluídas) que do grupo controle (formigas presentes; Tabela 10). A menor abundância de formigas sobre *Caryocar* em setembro (censo I, Tabela 3), mês que corresponde ao final da época seca, é provavelmente decorrente de uma menor disponibilidade de alimento (néctar) sobre as plantas, conforme também ressaltado por Moraes (1980) para o cerrado de Mogi-Guaçu.

Apesar dos níveis de infestação por *Eunica* (número de ovos e larvas por folha) serem similares para plantas controle e tratamento, um número significativamente maior destas últimas foi reinfestado pela borboleta (Tabela 9). Pereira-Netto & Hay (1986) mostraram que a taxa de fotossíntese por folíolos jovens de *Caryocar brasiliense* é significativamente maior que a de folíolos maduros, o que torna o custo energético de estar continuamente infestada por larvas de *Eunica* (que consomem folhas jovens) provavelmente alto para a planta.

Embora não tenha ficado claro neste estudo se a presença de formigas reduz a probabilidade de uma fêmea de *Eunica* desovar sobre *Caryocar*, as diversas adaptações defensivas apresentadas pelas larvas desta borboleta, indicam uma resposta evolutiva à predação por formigas. O "trampolim" de repouso construído pelas larvas, os numerosos e longos espinhos do corpo, bem como o comportamento de expelir substâncias tóxicas e/ou saltar da planta quando atacadas, constituem exemplos evidentes de contra-adaptações das larvas à pressão de predação por formigas. Algumas destas táticas defensivas são também apresentadas por larvas de outros lepidópteros que se alimentam de plantas nec-taríferas (Benson et al., 1975; Heads & Lawton, 1985), e por aranhas

cujo contato com formigas é relativamente constante (Oliveira & Sazima, 1984, 1985).

#### 4.2 - *Edessa rufomarginata*

O intenso tráfego de formigas através do caule de indivíduos controle de *Caryocar*, muito provavelmente foi o responsável pela ocorrência significativamente mais baixa de desovas de *Edessa rufomarginata* nestas plantas do que em indivíduos tratamento (formigas excluídas). Uma vez que fêmeas de *Edessa* desovam preferencialmente na parte lenhosa de *Caryocar*, é razoável supor que o movimento constante de formigas através do caule dificulte grandemente a postura dos ovos por este percevejo. Neste sentido é relevante ressaltar que apenas uma desova de *Edessa*, de um total de três encontradas nas plantas controle, localizava-se na parte lenhosa de *Caryocar*. Por outro lado, em plantas tratamento, fêmeas de *Edessa* desovaram 16 vezes na parte lenhosa, contra apenas 2 vezes em outras regiões da planta. Além disto, das 21 desovas de *Edessa* registradas neste estudo, a única com apenas 6 ovos foi efetuada sobre uma planta controle de *Caryocar* (19 outras consistiram de 14 ovos, e uma de 12 ovos).

A presença de formigas sobre plantas de *Caryocar*, além de dificultar a postura dos ovos por parte de fêmeas de *Edessa*, também oferece um risco de predação para as ninfas deste percevejo, conforme foi observado com a formiga *Pachycondyla villosa*. Uma vez que as ninfas se alimentam nos botões e frutos de *Caryocar*, a possibilidade de predação, injúria física, ou simplesmente perturbação ocasionada por formi-

gas visitantes de NEFs é relativamente alta. Portanto, é de se esperar que fêmeas de *Edessa* tendam a desovar em plantas de *Caryocar* que não tenham formigas, ou que sejam pouco visitadas por estas, o que aumentaria a chance não apenas da postura dos ovos ser bem sucedida, como também das ninfas se desenvolverem até a fase adulta.

#### 4.3 - *Tetrastichus* spp.

Formigas protegeram *Caryocar brasiliense* muito menos eficientemente contra galhadores de folhas (*Tetrastichus* sp. 1) que de ramos (*Tetrastichus* sp. 2). No primeiro caso, a única diferença encontrada entre controle e tratamento refere-se às populações de folhas como um todo, com o inseto galhador atacando um número significativamente maior de folhas da segunda categoria experimental. Por outro lado, formigas mostraram-se altamente eficientes na redução de infestação pelo galhador de ramos de *Caryocar*. Neste caso, tanto o número de plantas infestadas, como a intensidade da infestação por *Tetrastichus* sp. 2, foram significativamente maiores para plantas tratamento.

Muito provavelmente a maior proteção aos ramos de *Caryocar* seja decorrente da intensa movimentação de formigas na parte lenhosa da planta, a qual constitui a principal via de acesso aos nectários, localizados nas inflorescências apicais. Como já foi dito, há um constante tráfego de formigas subindo e descendo através do caule de *Caryocar*, com indivíduos isolados forrageando sobre as folhas. Sendo assim, o número de formigas por unidade de área tende a ser maior na parte lenhosa do que nas folhas de *Caryocar*, resultando numa maior eficiência de proteção aos ramos que às folhas da planta.

#### 4.4 - *Prodiplosis floricola*

A atividade de formigas sobre *Caryocar brasiliense* claramente interfere na infestação desta planta pelo díptero *Prodiplosis floricola*. O número de botões e inflorescências do grupo controle infestados por *Prodiplosis* foi significativamente menor do que aqueles do grupo tratamento.

Muito provavelmente a maior sobrevivência de botões em plantas controle do que em plantas tratamento de *Caryocar* (Tabela 16) é decorrente não apenas da maior infestação por *Edessa rufomarginata*, como também por *Prodiplosis floricola* nos indivíduos tratamento (já que estes insetos se alimentam de botões). O fato da sobrevivência diferencial de botões, entre as duas categorias experimentais de plantas, não resultar numa maior produção de frutos e sementes maduras pelas plantas controle de *Caryocar* (Tabela 16), é provavelmente devido a fatores relacionados com o processo de polinização das plantas. Apesar da produção de frutos e sementes ter sido a mesma para plantas controle e tratamento, a eficiência de polinização destas últimas foi significativamente maior (Tabela 16). Gribel (1986) mostrou que apenas 3% das flores produzidas por *Caryocar brasiliense* resultam em frutos maduros na região de Brasília. Em Itirapina, estes valores foram significativamente menores para "flores controle" (14%) que para "flores tratamento" (30%). A taxa de aborto de frutos e sementes é extremamente variável em condições naturais, e para muitas espécies de plantas apenas

uma pequena fração das flores produzem frutos maduros (Stephenson, 1981). A produção de frutos e sementes maduras pode ser limitada por fatores como predação, clima, disponibilidade de recursos, ausência de polinizadores e qualidade genética do zigoto (Stephenson, 1981).

Em cerrados do Brasil central, árvores de *Caryocar brasiliense* produzem uma quantidade de frutos significativamente maior quando há polinização cruzada (Gribel, 1986). Uma vez que a maioria dos cerrados paulistas ocorre em manchas isoladas, circundadas por plantações e áreas urbanizadas, é possível que a baixa densidade de morcegos polinizadores represente uma limitação para produção de frutos por *Caryocar*, em cerrados como o de Itirapina. Além disto, o pequeno porte dos indivíduos estudados em Itirapina (0,5 a 1,5 m de altura), talvez reduza a frequência de visitas de morcegos a flores desta planta na área de estudo. Este fato poderia resultar em altas taxas de autogamia, acarretando numa baixa produção de frutos pelas plantas.

A propagação vegetativa parece ser o principal meio de reprodução das plantas de *Caryocar brasiliense* estudadas em Itirapina. A emissão de brotos a partir da base do caule, e das raízes subterrâneas, é uma estratégia de propagação bastante comum para diversas espécies de cerrado (Eiten, 1972), e particularmente evidente nas plantas estudadas em Itirapina. Uma vez que *Caryocar brasiliense* é uma espécie arbórea que chega a atingir cerca de 10 m de altura, a propagação vegetativa na fase jovem é provavelmente de grande valia para a manutenção e crescimento da planta. A emissão de novos ramos, o engrossamento do lenho na porção basal da planta, bem como o fortalecimento do sistema radicular, é especialmente importante para plantas de pequeno porte em cerrado, onde a ocorrência de fogo pode representar um risco para a

sobrevivência de plantas jovens (Eiten, 1972). Além disto, na fase jovem das plantas a pressão por herbívoros é normalmente mais intensa (Koptur, 1984).

Vários autores já demonstraram que a visita de formigas a NEFs associados com partes reprodutivas de plantas pode resultar num aumento da produção de frutos e sementes, decorrente da proteção contra herbívoros de botões, flores ou frutos (e.g., Bentley, 1976; Inouye & Taylor, 1979; Keeler, 1981a; Schemske, 1980). As particularidades do ambiente do cerrado fazem com que a visita de formigas aos NEFs dos botões de *Caryocar* reduza a infestação por vários tipos de herbívoros, sem contudo acarretar num acréscimo da produção de frutos e sementes pelas plantas. Neste caso, o benefício recebido pela planta parece residir na proteção de estruturas vegetativas, como folhas e ramo, o que pode representar um aumento na expectativa de sobrevivência das plantas jovens. Indivíduos menos infestados poderiam alocar mais energia para a fabricação e fortalecimento de estruturas de sustentação (caule, ramos, raízes) e assimilação (folhas), garantindo uma maior chance de desenvolvimento, tendo em vista as peculiaridades já mencionadas do ambiente do cerrado, bem como as características de *Caryocar brasiliense* na área onde este estudo foi realizado.

## CONCLUSÕES

- 1 - O comportamento fenológico de *Caryocar brasiliense* no cerrado de Itirapina é estreitamente condicionado por fatores climáticos, com a maioria dos eventos fenológicos ocorrendo na época seca.
- 2 - A produção contínua de néctar extrafloral pelos botões de *Caryocar*, possibilita que a planta seja intensamente visitada por diversas espécies de formigas, de dia e de noite.
- 3 - Espécies do gêneros *Camponotus* (especialmente *C. crassus*, *C. aff. blandus* e *C. rufipes*), *Zacryptocerus*, *Azteca* e *Pheidole* são as mais abundantes sobre *Caryocar*, sendo que formigas *Camponotus* representaram mais de 50% dos indivíduos observados.
- 4 - Ocorre uma mudança na composição das espécies de formigas visitantes de nectários de *Caryocar*, entre os períodos diurno e noturno. Sendo *Camponotus crassus*, *C. aff. blandus* e *Zacryptocerus pusillus* as espécies mais abundantes durante o dia; e *Camponotus rufipes*, *C. rengerii* e *Pheidole* sp. 1, as espécies mais abundantes em censos noturnos.
- 5 - Plantas de *Caryocar brasiliense* são mais intensamente visitadas por formigas do que outras espécies não portadoras de NEFs. Como provável consequência dos NEFs em *Caryocar*, um número significativamente maior de cupins é atacado por formigas sobre o pequi do que sobre plantas vizinhas sem NEFs. Formigas patrulham e atacam cupins com maior frequência na região dos botões, onde localizam-se os NEFs de *Caryocar*. Espécies de *Camponotus* foram as que mostraram um maior potencial para proteção de *Caryocar* contra herbívoros, sendo responsáveis por 50% dos cupins atacados por formigas sobre esta planta.

6 - A visita de formigas aos NEFs de *Caryocar* reduz a probabilidade de infestação da planta pela borboleta *Eunica bechina*, pelo percevejo sugador *Edessa rufomarginata*, pelo díptero *Prodiplosis floricola*, pelo galhador de ramos *Tetrastichus* sp. 2 e, em menor grau, pelo galhador de folhas *Tetrastichus* sp. 1.

7 - O intenso tráfego de formigas sobre plantas de *Caryocar*, associado ao comportamento agressivo destas (observado em relação a várias larvas de *Eunica*, e uma ninfa de *Edessa*), parecem ser os responsáveis pela menor infestação por herbívoros em plantas controle (formigas presentes) que em plantas tratamento (formigas excluídas).

8 - A proteção conferida por formigas contra insetos consumidores de botões florais de *Caryocar* (*Edessa* e *Prodiplosis*), não acarreta numa maior produção de frutos ou sementes por parte de plantas controle, em relação a plantas tratamento.

9 - A interação com formigas, mediada pela oferta de néctar extrafloral, possivelmente aumenta as chances de sobrevivência e desenvolvimento de plantas jovens de *Caryocar brasiliense* no cerrado de Itirapina, onde a propagação vegetativa por esta espécie é bastante evidente.

## RESUMO

*Caryocar brasiliense* possui nectários extraflorais (NEFs) na face externa das sépalas de seus botões florais, os quais são intensamente visitados por diversas espécies de formigas. Este estudo investigou a interação de formigas com *Caryocar*, em vegetação de cerrado, no município de Itirapina-SP. Foi registrado um total de 34 espécies (17 gêneros) de formigas visitantes de *Caryocar*, em Itirapina. Tanto em número de espécies como em número de indivíduos registrados, formigas *Camponotus* foram as melhor representadas nos censos realizados sobre *Caryocar*. Formigas dos gêneros *Zacryptocerus*, *Azteca* e *Pheidole* também foram comumente observadas visitando NEFs de *Caryocar*. *Camponotus crassus*, *C. aff. blandus* e *Zacryptocerus pusillus* foram as formigas mais abundantes durante o dia, enquanto que *Camponotus rufipes*, *C. rengerii* e *Pheidole sp. 1* foram as mais abundantes durante a noite.

O número de plantas de *Caryocar* sendo visitadas por formigas foi significativamente maior que o de espécies sem NEFs. Como consequência disto, o número de iscas (cupins vivos) atacadas por formigas também foi maior em *Caryocar* que em plantas sem NEFs. Formigas forragearam preferencialmente sobre botões de *Caryocar*, atacando um número significativamente maior de cupins nesta região da planta do que em folhas jovens ou adultas.

Experimentos envolvendo a exclusão forçada de formigas em parte da população de *Caryocar*, demonstraram que estes insetos podem reduzir a infestação destas plantas por cinco espécies de herbívoros: (1) *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae); (2) *Edessa rufomarginata* (Hemiptera: Pentatomidae); (3) *Tetrastichus* spp. (Hymenoptera: Eulophidae; duas espécies); (4) *Prodiplosis floricola* (Diptera: Cecidomyiidae).

A proteção conferida por formigas contra herbívoros de *Caryocar*, não resultou numa maior produção de frutos ou sementes por parte das plantas. É sugerido que a interação com formigas, mediada pela oferta de néctar extrafloral, possivelmente aumente as chances de sobrevivência e desenvolvimento das plantas de *Caryocar* em Itirapina, onde a propagação vegetativa por esta espécie é bastante evidente.

## SUMMARY

*Caryocar brasiliense* bears extrafloral nectaries (EFNs) on the outer surface of the sepals of its buds, which are intensively visited by several ant species. This study investigated the interaction between ants and *Caryocar* in an area of cerrado vegetation near Itirapina-SP. A total of 34 ant species (17 genera) were recorded visiting *Caryocar* at Itirapina. Both in number of species and individuals *Camponotus* ants were the most representatives in ant censuses conducted on *Caryocar*. Other ant genera such as *Zacryptocerus*, *Azteca* and *Pheidole* were also commonly observed on the EFNs of *Caryocar*. *Camponotus crassus*, *C. aff. blandus* and *Zacryptocerus pusillus* were the most abundant diurnal ants, while *Camponotus rufipes*, *C. rengeri* and *Pheidole* sp. 1 were the most abundant nocturnal ones.

The number of *Caryocar* plants being visited by ants was significantly greater than that of non-nectariferous plants, resulting in many more termite-baits being attacked by ants on *Caryocar* than on plants without EFNs. Ants foraged more intensively on the buds of *Caryocar*, where a greater number of termites were attacked, as compared with young or mature leaves.

Ant-exclusion experiments have demonstrated that ants can reduce the infestation of *Caryocar* by five species of herbivores: (1) *Eunica bechina* (Lepidoptera: Nymphalidae); (2) *Edessa rufomarginata* (Hemiptera: Pentatomidae); (3) *Tetrastichus* spp. (Hymenoptera: Eulophidae; two species); (4) *Prodiplosis floricola* (Diptera: Cecidomyiidae).

The protection afforded by the ants against herbivores of *Caryocar* has not resulted in a greater production of fruits or seeds by the plants. It is suggested that the interaction with ants, mediated by the offer of extrafloral nectar, could increase the probability of survival and growth of plants of *Caryocar* in Itirapina, where vegetative propagation by this species is particularly evident.

## BIBLIOGRAFIA

- Baker, H.G., Opler, P.A. & Baker, I. 1978. A comparison of the amino acid components of floral and extrafloral nectaries. *Bot. Gaz.* 139: 322-332.
- Barradas, M.M. 1972. Informações sobre floração, frutificação e dispersão do piqui *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Ci. Cult.* 24: 1063-1068.
- Barradas, M.M. 1973. Morfologia do fruto e da semente de *Caryocar brasiliense* (Piqui), em várias fases de desenvolvimento. *Rev. Biol.* 9: 69-84.
- Barros, M.A.G. & Caldas, L.S. 1980. Acompanhamento de eventos fenológicos apresentados por cinco gêneros nativos do cerrado (Brasília-DF). *Brasil Florestal* 42:7-14.
- Barton, A.M. 1986. Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology* 67:495-504.
- Beattie, A.J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Beckmann, R.L. & Stucky, J.M. 1981. Extrafloral nectaries and plant guarding in *Ipomoea pandurata* (L.) G.F.W. Mey (Convolvulaceae). *Amer. J. Bot.* 68:72-79.
- Belt, T. 1874. *The naturalist in Nicaragua.* Bumpus, London.
- Benson, W.W. 1985. Amazon ant-plants. In Prance, G.T. & Lovejoy, T.E. (eds). *Amazonia.* pp.239-266. Pergamon Press, Oxford.
- Benson, W.W., Brown, K.S.Jr, & Gilbert, L.E. 1975. Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution* 29: 659-680.

- Bentley, B.L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57:815-820.
- Bentley, B.L. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:407-428.
- Bentley, B.L. 1977b. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *J. Ecol.* 65:27-38.
- Bequart, J. 1922. Ants and their diverse relations to the plant world. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 45:333-621.
- Bhattacharyya, B. & Maheshwari, J.K. 1971a. Studies on extrafloral nectaries of the Leguminales. I. Papilionaceae, with a discussion on the system of the Leguminales. *Proc. Indian Nat. Sci. Acad.* 37:11-30.
- Bhattacharyya, B. & Maheshwari, J.K. 1971b. Studies on extrafloral nectaries of the Leguminales. II. The genus *Cassia* Linn. (Caesalpinaceae). *Proc. Indian Nat. Sci. Acad.* 37:74-90.
- Blom, P.E. & Clark, W.H. 1980. Observations of ants (Hymenoptera: Formicidae) visiting extrafloral nectaries of the barrel cactus *Ferrocactus gracilis* (Cactaceae) in Baja California. *South. Nat.* 25: 181-96.
- Boucher, D.H., James, S. & Keeler, K.H. 1982. The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:315-347.
- Brown, W.L., Jr. 1960. Ants, acacias and browsing mammals. *Ecology* 41: 587-592.

- Brown, W.L., Jr. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. In Meggers, B.J., Ayensu, E. & Duckworth, W.D. (eds). **Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review**. pp.161-185. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Buckley, R.C. (ed) 1982. **Ant-plant interactions in Australia**. Dr. Junk Publishers, The Hague.
- Carroll, C.R. & Janzen, D.H. 1973. Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:231-257.
- Caspari, R. 1848. **De nectaribus**. Elverfeld, Bonn.
- Dahlgren, K.V. 1945. On the secretion of sugar in *Impatiens*. *Ark. Bot.* (Stokh.) 32:53-55.
- Delpino, F. 1875. Rapporti tra insetti e tra nettari estranuziali in alcune piante. *Boll. Soc. Entomol.* (Firenze) 7:69-90.
- Deuth, D. 1976. The function of extrafloral nectaries in *Aphelandra deppeana* Schl. & Cham. (Acanthaceae). *Brenesia* 10/11:135-145.
- Downhower, J.F. 1975. The distribution of ants on *Cecropia* leaves. *Biotropica* 7:59-62.
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38: 201-341.
- Elias, T.S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In Bentley, B.L. & Elias, T.S. (eds). **The biology of nectaries**. pp. 174-203. Columbia University Press, New York.
- Elias, T.S. & Gelband, H. 1975. Nectar: its production and functions in trumpet creeper. *Science* 189:289-291.

- Esau, K. 1974. *Anatomia das plantas com sementes*. Edgar Blucher, São Paulo.
- Ferreira, M.B. 1980. Frutos comestíveis nativos do cerrado em Minas Gerais. *Inf. Agrop.*, Belo Horizonte 6:9-18.
- Fittkau, E.J. & Klinge, H. 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5:2-14.
- Fleming, T.H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. In Kunz, T.H. (ed). *Ecology of bats*. pp. 287-323. Plenum Press, New York.
- Futuyma, D.J. & Slatkin, M. (eds) 1983. *Coevolution*. Sinauer, Sunderland.
- Frey-Wyssling, A. 1955. The phloem supply to the nectaries. *Acta Bot. Neerl.* 4:358-369.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- Giannotti, E. 1988. Composição florística e estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado e de transição entre cerrado e mata ciliar da Estação Experimental de Itirapina (SP). Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Gilbert, L.E. & Raven, P.H. (eds) 1975. *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin.
- Goodland, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. *J. Ecol.* 59:411-419.
- Gottsberger, G. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1983. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg* 7:315-353.

- Gribel, R. 1986. Ecologia da polinização e da dispersão de *Caryocar brasiliense* Camb. (Caryocaraceae) na região do Distrito Federal. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Handro, W. & Barradas, M.M. 1971. Sobre os óleos do fruto e da semente do piqui - *Caryocar brasiliense* Camb. (Caryocaraceae). In Ferri, M.G. (ed). III Simpósio sobre o cerrado. pp. 110-113. Edusp, São Paulo.
- Hedges, P.A. & Lawton, J.H. 1984. Bracken, ants and extrafloral nectarines. II. The effect of ants on the insect herbivores of bracken. J. Anim. Ecol. 53:1015-1031.
- Hedges, P.A. & Lawton, J.H. 1985. Bracken, ants and extrafloral nectarines. III. How insect herbivores avoid ant predation. Ecol. Entomol. 10:29-42.
- Heithaus, E.R., Culver, D.C. & Beattie, A.J. 1980. Models of some ant-plant mutualisms. Am. Nat. 116:347-361.
- Heringer, E.P. 1970. O pequizeiro (*Caryocar brasiliense* Camb.). Brasil Florestal, 1:28-31.
- Hespenheide, H.A. 1985. Insect visitors to extrafloral nectarines of *Byttneria aculeata* (Sterculiaceae): relative importance and roles. Ecol. Entomol. 10:191-204.
- Holldobler, B. 1977. Communication in social Hymenoptera. In Sebeok, T. (ed). How animals communicate. pp. 418-471. Indiana University Press, Bloomington.
- Huxley, C. 1980. Symbiosis between ants and epiphytes. Biol. Rev. 55: 321-340.
- Inouye, D.W. & Taylor, O.R. 1979. A temperate region plant-ant-seed predator system: consequences of extrafloral nectar secretion by *Helianthella quinquinervis*. Ecology 60:1-7.

- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249-275.
- Janzen, D.H. 1967a. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 47:315-558.
- Janzen, D.H. 1967b. Fire, vegetation structure, and the ant x acacia interaction in Central America. *Ecology* 48:6-35.
- Janzen, D.H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50:147-153.
- Janzen, D.H. 1972. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. *Ecology* 53:885-892.
- Janzen, D.H. 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6:237-259.
- Janzen, D.H. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. *Science* 188:936-937.
- Jeanne, R.L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology* 60:1211-1224.
- Jolivet, P. 1986. *Les fourmis et les plantes: Un exemple de coévolution*. Éditions Boubée, Paris.
- Keeler, K.H. 1977. The extrafloral nectaries of *Ipomoea carnea* (Convolvulaceae). *Amer. J. Bot.* 64:1182-1188.
- Keeler, K.H. 1979a. Species with extrafloral nectaries in a temperate flora (Nebraska). *Prairie Nat.* 11:33-38.
- Keeler, K.H. 1979b. Distribution of plants with extrafloral nectaries and ants at two elevations in Jamaica. *Biotropica* 11:152-154.
- Keeler, K.H. 1980a. The extrafloral nectaries of *Ipomoea leptophylla* (Convolvulaceae). *Amer. J. Bot.* 67:216-222.

- Keeler, K.H. 1980b. Distribution of plants with extrafloral nectaries in temperate communities. *Am. Midl. Nat.* 104:274-280.
- Keeler, K.H. 1981a. Function of *Mentzelia nuda* (Loasaceae) postfloral nectaries in seed defense. *Amer. J. Bot.* 68:295-299.
- Keeler, K.H. 1981b. Cover of plants with extrafloral nectaries at four northern California sites. *Madroño* 28:26-29.
- Keeler, K.H. & Kaul, R.B. 1979. Morphology and distribution of petiolar nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Amer. J. Bot.* 66:946- 952.
- Kelly, C.A. 1986. Extrafloral nectaries: ants, herbivores and fecundity in *Cassia fasciculata*. *Oecologia (Berlin)* 69:600-605.
- Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Studia Entomol.* 15:3-334.
- Kempf, W.W. 1973. A new *Zacryptocerus* from Brazil, with remarks on the generic classification of the tribe Cephalotini (Hymenoptera - Formicidae). *Studia Entomol.* 16:449-462.
- Koptur, S. 1979. Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. *Amer. J. Bot.* 66:1016-1020.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosoideae) saplings by ants. *Ecology* 65:1787-1793.
- Koptur, S. & Lawton, J.H. 1988. Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents, and herbivores. *Ecology* 69:278-283.
- Lawton, J.H. & Heads, P.A. 1984. Bracken, ants and extrafloral nectaries. 1. The components of the system. *J. Anim. Ecol.* 53: 995-1014.

- Letourneau, D.K. 1983. Passive aggression: an alternative hypothesis for the *Piper-Pheidole* association. *Oecologia* (Berlin) 60:122-126.
- Luttge, V. 1971. Structure and function of plant glands. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22:23-44.
- Mariconi, F.A.M. 1970. *As saúvas*. Editora Agronômica Ceres, São Paulo.
- McKey, D. 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica* 16:81-99.
- McLain, D.K. 1983. Ants, extrafloral nectaries and herbivory on the passion vine, *Passiflora incarnata*. *Am. Midl. Nat.* 110:433-439.
- Messina, F.J. 1981. Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: interactions on goldenrod (*Solidago* sp.). *Ecology* 62:1433-1460.
- Monasterio, M. & Sarmiento, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan llanos. *J. Biogeography* 3:325-356.
- Morais, H.C. 1980. Estrutura de uma comunidade de formigas arborícolas em vegetação de campo cerrado. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- O'Dowd, D.J. 1979. Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia* (Berlin) 43:233-248.
- O'Dowd, D.J. & Catchpole, E.A. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp. - ant interactions. *Oecologia* (Berlin) 59:191-200.
- Oliveira, P.S. & Leitão-Filho, H.F. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 19:140-148.

- Oliveira, P.S. & Oliveira-Filho, A.T. (em preparação). Frequency and distribution of extrafloral nectaries among woody plants in cerrado areas of western Brazil.
- Oliveira, P.S., Oliveira-Filho, A.T. & Cintra, R. 1987. Ant foraging on ant-inhabited *Triplaris* (Polygonaceae) in western Brazil: a field experiment using live termite-baits. *J. Trop. Ecol.* 3:193-200.
- Oliveira, P.S. & Sazima, I. 1984. The adaptive bases of ant-mimicry in a neotropical aphantochilid spider (Araneae: Aphantochilidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 22:145-155.
- Oliveira, P.S. & Sazima, I. 1985. Ant-hunting behaviour in spiders with emphasis on *Strophius nigricans* (Thomisidae). *Bull. Br. Arachnol. Soc.* 6:309-312.
- Oliveira, P.S., Silva, A.F. & Martins, A.B. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia (Berlin)* 74:228-230.
- Pereira-Netto, A.B. & Hay, J.D. 1986. Fotossíntese em *Caryocar brasiliense*. *Revta. Bras. Bot.* 9:259-262.
- Pianka, E.R. 1978. *Evolutionary ecology*. Harper & Row, New York.
- Pickett, C.H. & Clark, W.D. 1979. The function of extrafloral nectaries in *Opuntia acanthocarpa* (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* 66: 618-625.
- Prance, G.T. & Freitas da Silva, M.F. 1973. Caryocaraceae. *Flora Neotropica* 12:1-75.
- Ribeiro, J.F., Gonzales, M.I., Oliveira, P.E.A.M. & Melo, J.T. 1982. Aspectos fenológicos de espécies nativas do cerrado. *Anais do XXXII Congresso Nacional de Botânica*, pp. 181-198.

- Rickson, F.R. 1971. Glycogen plastids in Muellerian body cells of *Cecropia peltata*, a higher green plant. *Science* 173:344-347.
- Rizzini, C.T. & Mors, W.B. 1976. *Botânica econômica brasileira*. Edusp, São Paulo.
- Rogers, C.E. 1985. Extrafloral nectar: entomological implications. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 31:15-20.
- Schemske, D.W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *J. Ecol.* 68:959-967.
- Schemske, D.W. 1982. Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. *Ecology* 63:932-941.
- Schimper, A.F.W. 1888. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzern und Ameisen im tropischen Amerika. *Bot. Mittell. aus den Tropen, Jena*, 5:1-95.
- Schnell, R., Cusset, G. & Quenum, M. 1963. Contribution à l'étude des glandes extra-florales chez quelques groupes de plantes tropicales. *Rev. Gen. Bot.* 70:269-341.
- Schremmer, F. 1970. Extranuptiale Nektarien: Beobachtungen au *Salix eleagnos* und *Pteridium aquilinum*. *Oesterr. Bot. Z.* 117:205-222.
- Siebert, R.J. 1948. The use of glands in a taxonomic consideration of the family Bignoniaceae. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 35:123-136.
- Smiley, J.T. 1985. *Heliconius* caterpillar mortality during establishment on plants with and without attending ants. *Ecology* 66: 845-849.
- Smiley, J.T. 1986. Ant constancy at *Passiflora* extrafloral nectaries: Effects on caterpillar survival. *Ecology* 67:516-521.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:253-279.

- Stephenson, A.G. 1982. The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. *Ecology* 63:663-669.
- Tempel, A.S. 1983. Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) and nectar-feeding ants: a nonmutualistic interaction. *Ecology* 64: 1411-1422.
- Tilman, D. 1978. Cherries, ants, and tent caterpillars: timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillars to ant predation. *Ecology* 59:686-692.
- Trelease, W. 1881. The foliar nectar glands of *Populus*. *Bot. Gaz.* 6: 384-390.
- Van der Pijl, L. 1955. Some remarks on myrmecophytes. *Phytomorphology* 5:190-200.
- Warming, E. 1908. Lagoa Santa - Contribuição para a geographia phyto-biologica. Tradução de A. Lofgren. Imprensa Official do Estado de Minas Geraes, Belo Horizonte.
- Way, M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 8:307-344.
- Wheeler, W.M. 1910. *Ants: their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York.
- Wheeler, W.M. 1942. Studies of neotropical ant-plants and their ants. *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard* 90:1-262.
- Wheeler, W.M. & Bequart, J. 1929. Amazonian myrmecophytes and their ants. *Zool. Anz.* 82:10-39.
- Wikander, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decídua en Venezuela. *Biotropica* 16:276-283.
- Wilson, E.O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press, Cambridge.

- Wilson, E.O. 1976. Which are the most prevalent ant genera? *Studia Entomol.* 19:187-200.
- Wilson, E.O. 1987. Causes of ecological success: the case of the ants. *J. Anim. Ecol.* 56:1-9.
- Zar, J.H. 1984. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall, New Jersey.
- Zimmermann, J. 1932. Über die Extrafloren Nektarien der Angiospermen. *Beih. Bot. Zentralbl.* 49:99-196.