

Este exemplar corresponde à redação final da  
tese defendida pelo candidato Carlos Roberto  
Sorensen Dutra da Fonseca e aprovada pela  
Comissão julgadora.



Woodruff W. Benson  
04/07/91

INTERAÇÃO ENTRE TACHIGALIA MYRMECOPHILA DUCKE (CAESALPINACEAE)  
E FORMIGAS ASSOCIADAS

CARLOS ROBERTO SORENSEN DUTRA DA FONSECA

Tese apresentada ao Instituto de Biologia,  
da Universidade Estadual de Campinas,  
como requisito parcial para a obtenção do  
Grau de Mestre em Ciências Biológicas -  
Ecologia

Orientador: Dr. Woodruff W. Benson

19/10/91

F733i

14114/BC

1991

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

Aos meu pais pela confiança.

Aos meus amigos pela força.

IN DATA WE TRUST

"Little Martho"

## AGRADECIMENTOS

III

Ao Dr. Woodruff W. Benson, por me apresentar as mirmecófitas, e me permitir conhecer a Amazônia.

Aos amigos da W, Gislene Ganade, Manolo Whittaker, Zé Luis Campana Camargo, Sharon Pollar, Rita Mesquita, Mario Cohn-Haft, Dadão, José Paulo Garcia, Nadja, Leandro Valle, Valerie Kapos e Jay Malcolm, pelos agradáveis momentos na "Tropical Rain Forest".

Aos amigos da UNICAMP, Lenice Medeiros, Márcio Zikán, Martinho Carvalho, Margarete Valverde, Daniela Oliveira, pelas discussões sobre a "Heavy Ecology".

Aos Amigos do INPA, Glória Moreira, Jorge Rebelo, Ulisses, Rosa e Ro, pelas peladas, risadas e peladas.

Aos amigos Sabá, Palheta, Mano e Boca, pela ajuda de campo e pelos longos papos de rede, dominó e cachaça.

A Marcio Zizan e Rosana Franco pela gentileza quanto a revisão e tradução de partes do texto, e pelo apoio dado durante os últimos meses da tese.

A Paulo Moutinho pelo programa do índice de diversidade.

Agradeço a Dr. Ana Y Harada pela morfotipagem das Azteca, ao Dr. Philip Ward pelas identificações das Pseudomyrmex, ao Dr. Keith Brown pela identificação dos Hesperidae, e a Marcelo G. de Oliveira pela identificação da Catenococcus sp.

Ao apoio logístico dado pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, na pessoa da Dr. Marina Wong, sem o qual este trabalho não poderia ter sido realizado. Ao Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Fundação de Amparo a Pesquisa de São Paulo (FAPESP) e ao Smithsonian Institution, pelos auxílios financeiros concedidos.

## I N D I C E

Sumário das Figuras e Tabelas .....	V
Resumo .....	X
Capítulo I .....	1
Padrões de herbivoria em um sistema mutualístico entre <u>Tachigalia myrmecophila</u> Ducke (Caesalpinaceae) e <u>Pseudomyrmex concolor</u> Autor (Formicidae)	
I.1 - Resumo .....	2
I.2 - Abstract .....	3
I.3 - Introdução .....	4
I.4 - História de Vida .....	6
I.5 - Área de Estudo .....	9
I.6 - Materiais e Métodos .....	11
I.7 - Resultados .....	18
I.8 - Discussão .....	32
Capítulo II .....	39
Sucessão de Formigas em uma Mirmecófita Neotropical, <u>Tachigalia myrmecophila</u> Ducke (Caesalpinaceae)	
II.1 - Resumo .....	40
II.2 - Abstract .....	41
II.3 - Introdução .....	42
II.4 - Materiais e Métodos .....	44
II.5 - Resultados.....	49
II.6 - Discussão .....	55
Referências Bibliográficas .....	68

SUMÁRIO DAS FIGURAS E TABELAS  
(SEGUNDO A ORDEM DO TEXTO)

CAPÍTULO 1

Padrões de herbivoria em uma árvore mirmecófila  
da floresta tropical chuvosa: Tachigalia myrmecophila  
(Caesalpinaceae)

Figura 1- Localização da reserva Cabo Frio do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. A) Brasil, localização de Manaus. B) Detalhe regional salientando o entroncamento entre o Rio Negro e o Rio Solimões formando o Rio Amazonas. O acesso à reserva Cabo Frio é feito pela estrada Manaus-Boa Vista e a estrada secundária ZF3. C) Detalhe local da reserva Cabo Frio, mostrando as curvas de nível e o sistema de igarapés..... 10

Tabela 1- Número de herbívoros em plantas de Tachigalia myrmecophila naturalmente colonizadas pela formiga Pseudomyrmex concolor e em plantas cujas formigas foram experimentalmente removidas, nos 8 censos realizados. O teste G foi utilizado para os contrastes entre grupos..... 20

Tabela 2- Ordens de herbívoros atacando Tachigalia myrmecophila naturalmente colonizadas e plantas experimentais. Os contrastes entre grupos foram feitos por qui-quadrado..... 21

Figura 2- Distribuições observadas (barras cheias) e esperadas pelo oferecimento de folhas (barras vazias) dos herbívoros de *Tachigalia myrmecophila* em relação à folha apical (1) das plantas hospedeiras. O teste G foi utilizado para se avaliar o ajuste entre as distribuições. A- Lepidoptera, B- Coleoptera, C-Homoptera..... 22

Tabela 3- Taxas de herbivoria de *Tachigalia myrmecophila* (% / dia) em folíolos maduros e imaturos, nas estações seca e chuvosa, para as plantas com *Pseudomyrmex concolor* (n = 10) e plantas com formigas removidas experimentalmente (n = 10). Os valores correspondem às médias  $\pm$  1 Erro Padrão. O número de folíolos em cada grupo encontra-se entre parênteses. Analisaram-se conjuntamente as diferenças nas taxas de herbivoria entre grau de maturação, estação e grupo através de análise de variância fatorial (2 x 2 x 2). As taxas de herbivoria por folíolo (TH) foram transformadas para  $\ln(1 + (1000 \times TH))$  ..... 24

Figura 3- Nível de herbivoria foliar em *Tachigalia myrmecophila* no grupo naturalmente colonizado por *Pseudomyrmex concolor* (n = 22, retângulo cheio) e no grupo experimental (n = 23, retângulo vazio). A - Pré-manipulação, folhas presentes no início do experimento, B - Pós-manipulação, folhas que surgiram após o início do experimento. Os traços horizontais representam as médias. Retângulos compreendem  $\pm$  1 Desvio Padrão. Os pontos representam os valores máximos e mínimos..... 26

Tabela 4- Fenologia foliar de Tachigalia myrmecophila para plantas naturalmente ocupadas (n = 26) e naturalmente desocupadas (n = 17). ALT - altura das plantas. INI - Número de folhas e folíolos iniciais. Número de folhas ou folíolos produzidos - PRO, e perdidos - PER durante 18 meses de observação. LON é a longevidade estimada. Valores são as médias  $\pm$  1 Desvio Padrão. Os grupos foram contrastados com o teste t..... 28

Tabela 5- Relação entre a emissão e a perda foliar mensal de Tachigalia myrmecophila (n = 18 meses) e a pluviosidade. Relaciona-se a pluviosidade mensal com a fenologia foliar do mês (0) e de até os 4 meses posteriores (1, 2, 3, 4). Utilizou-se o coeficiente da correlação de Pearson (r) para se avaliar o melhor ajuste..... 30

Figura 4- Produção foliar mensal de 43 plantas jovens de Tachigalia myrmecophila. Percentagem das plantas que estão produzindo folhas no mês (barras) e a pluviosidade mensal (linha)..... 31



SUMÁRIO DAS FIGURAS E TABELAS  
(SEGUNDO A ORDEM DO TEXTO)

CAPÍTULO 2

Sucessão de formigas em uma mirmecófito neotropical,

Tachigalia myrmecophila Ducke (Caesalpinaceae).

- Figura 1- Padrão de ocupação de Tachigalia myrmecophila por formigas Pseudomyrmex (2 spp.) e Azteca (6 spp.). As médias são as linhas horizontais. Os retângulos compreendem 1 Erro Padrão. As linhas verticais representam a amplitude amostral. Os pontos representam plantas individuais. O número amostral encontra-se entre parenteses. Distribuições similares por Análise de Variância ( $P > 0,05$ ) apresentam a mesma letra ..... 50
- Tabela 1- Padrão de ocupação das formigas segundo o a altura de Tachigalia myrmecophila nas reservas Cabo Frio e 41. Os valores acima são a médias e o tamanho amostral (N). O mínimo e o máximo encontram-se abaixo entre parênteses. Formigas ordenadas conforme valores médios total. Teste t,  $P < 0,05$  (\*) ..... 51
- Figura 2 - Diversidade de formigas associadas a plantas de Tachigalia myrmecophila de crescentes classes de altura (1<2<3<4). O método de rarefação é bastante sensível a espécies raras. A riqueza de espécies influencia o ponto terminal, enquanto a equitabilidade determina a forma da curva..... 52

Tabela 2- Efeito da altura de Tachigalia myrmecophila na diversidade de formigas associadas. As classes de altura correspondem ao 1 , 2 , 3 e 4 quartil. N representa o tamanho amostral. a) Regressão Semi-logarítmica aplicada a curva de rarefação. Os coeficientes das regressões foram comparados por Análise de Variância. R<sup>2</sup> é o coeficiente de determinação. b) Distribuições observadas das espécies de formigas em cada classe de altura. Contrastes por Kolmogorov-Smirnov.

Figura 3- Distribuição diferencial de altura de plantas de Tachigalia myrmecophila ocupadas por formigas (N = 62) e desocupadas (N = 4). Duzentos e quatro plântulas estavam desocupadas por não apresentarem domácias..... 56

Figura 4- Relação entre o DAP e a altura em Tachigalia myrmecophila. Ajuste por regressão polinomial. Nota-se o aumento em espalhamento dos pontos a partir de 25 m, sugerindo o alcance da altura adulta com crescimento subsequente em diâmetro..... 57

Figura 5- Variação do espaço (comprimento x largura) de domícia por folha de Tachigalia myrmecophila em relação à altura da planta. Ajuste por regressão polinomial. Cada ponto representa uma planta..... 58

O mutualismo entre formigas e plantas é o tema do presente estudo, sendo que a compreensão de alguns de seus aspectos ecológicos e evolutivos constitui o meu objetivo central. O sistema escolhido inclui a árvore mirmecófila Tachigalia myrmecophila, as formigas associadas dos gêneros Pseudomyrmex e Azteca, além de uma guilda de insetos fitófagos. Este trabalho é constituído de dois capítulos independentes, porém complementares, que permitirão, espero, esclarecer algumas questões sobre a evolução da mirmecofilia em Tachigalia.

O primeiro capítulo, denominado "Padrões de herbivoria em uma árvore mirmecófila de uma floresta tropical úmida: Tachigalia myrmecophila (Caesalpinaceae)" visa, através de uma abordagem experimental e quantitativa, testar a hipótese de que há um benefício mútuo advindo da interação entre os organismos em questão.

O segundo capítulo, "Sucessão de formigas em uma mirmecófito neotropical, Tachigalia myrmecophila Ducke (Caesalpinaceae)", descreve uma seqüência de ocupação não sazonal, contínua e direcional de oito espécies de formigas em relação ao desenvolvimento ontogenético da planta hospedeira.

Formigas Pseudomyrmex spp. e Azteca spp. parecem contribuir substancialmente para o aptidão de Tachigalia myrmecophila diminuindo a pressão exercida por herbívoros generalistas e especialistas. A diversidade de formigas é assegurada pela partilha dos recursos oferecidos, em um processo de sucessão ecológica que é possível graças a alta complexidade arquitetural da planta hospedeira.

## Abstract

The ant-plant mutualism is the theme of this study, being the comprehension of some of its ecological and evolutionary aspects my main objective. The system chosen enclose the myrmecophilous tree Tachigalia myrmecophila, the plant-ants of the genus Pseudomyrmex and Azteca, and a guild of phytophagous insects. This work has two independent but complementary chapters that will, I hope, shed light on the evolution of the myrmecophily on Tachigalia.

The first chapter, entitled "Patterns of herbivory on a myrmecophilous tree of a tropical rain forest: Tachigalia myrmecophila (Caesalpinaceae)", presents through an experimental and quantitative approach a test of the hypothesis of mutual benefit from the ant-plant interaction.

The second chapter, "Succession and diversity of ants on a myrmecophilous tree: Tachigalia myrmecophila (Caesalpinaceae)", describes a sequence of non-seasonal, continuous and directional occupations by eight species of ants through the ontogenetic development of the host plant.

The ants Pseudomyrmex spp. and Azteca spp. seem to contribute highly for the fitness of Tachigalia myrmecophila, decreasing the force of the specialist and generalist herbivores. The ant diversity is assured by the partitioning of the available resource on a successional process made possible by the high architectural complexity of the host plant.

Elas [Pseudomyrma] parecem especialmente adaptadas à árvore [Acacia], e eu nunca as vi em outro lugar. Além das Pseudomyrma, eu encontrei outra formiga que vive nestas acacias; é uma pequena espécie preta de Crematogaster, cujos hábitos parecem ser bastante diferentes das Pseudomyrma. Elas fazem os buracos de entrada dos espinhos [domácias] perto do centro de um dos pares, e não perto do final, como a Pseudomyrma; e não é tão ativa quanto esta espécie. Ela é também mais rara; mas quando ela ocorre, ocupa toda a árvore, com a exclusão da outra.

Thomas Belt, 1874

C A P I T U L O I

PADRÕES DE HERBIVORIA EM UMA ÁRVORE MIRMECÓFILA  
DA FLORESTA TROPICAL CHUVOSA: Tachigalia myrmecophila  
(CAESALPINACEAE)

Carlos Roberto Sorensen Dutra da Fonseca

Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)  
Departamento de Zoologia, I.B. , CP.6109  
Campinas, São Paulo, Brasil, CEP.13081

Palavras Chaves: Herbivoria, Mutualismo, Mirmecófitas, Formigas  
Mirmecofilia, Tachigalia, Pseudomyrmex

Cabeçalho: Herbivoria em uma mirmecófitas

## RESUMO

Tachigalia myrmecophila Ducke (Caesalpinaceae) é uma árvore mirmecófila da floresta Amazônica cujas plantas jovens encontram-se associadas à formiga agressiva Pseudomyrmex concolor (Formicidae) na região de Manaus, Amazonas, Brasil. A domícia foliar de Tachigalia myrmecophila servem como sítio de nidificação para colônias de formigas. Normalmente apenas uma colônia é encontrada por planta hospedeira. Tachigalia não oferece diretamente nenhum tipo de recurso alimentar para as formigas associadas. Este sistema foi escolhido para se testar experimentalmente a hipótese de mutualismo entre a planta e a formiga, já que experimentos sobre a função da mirmecofilia estiveram restritos a plantas de vegetação secundária e a plantas que oferecem recursos alimentares para as formigas. Os resultados das comparações entre plantas naturalmente ocupadas e plantas experimentais, cujas colônias foram mortas por aplicação de um inseticida, mostram que plantas sem formigas apresentam uma maior frequência de herbívoros, maiores taxas de herbivoria, maiores níveis acumulados de herbivoria e uma redução em seu crescimento apical. Observações fenológicas de plantas naturalmente ocupadas e desocupadas indicam que a longevidade das folhas de plantas com colônias ativas de Pseudomyrmex concolor (72 meses) é 2,4 vezes superior às das plantas sem formigas (31 meses). Os resultados corroboram a hipótese de que a relação entre Tachigalia myrmecophila e Pseudomyrmex concolor é de natureza mutualística, salientando que o ataque por insetos fitófagos é um fator fundamental para a evolução da mirmecofilia.

## ABSTRACT

Tachigalia myrmecophila Ducke (Caesalpinaceae) is a myrmecophilous Amazonian tree which young plants are associated with the aggressive ant Pseudomyrmex concolor (Formicidae), near Manaus, Amazonas, Brasil. The leaf domatia of Tachigalia myrmecophila are used by the colony of ants as nesting site. Usually only one colony is present at a host plant. Tachigalia do not directly offer any food resource to the plant-ants. This system was chosen to test experimentally the hypothesis of mutualism between myrmecophytes and ants, since the experiments about the function of the myrmecophily are restricted to plants growing in the secondary vegetation and plants that offer some type of food to the ants. The results of the comparison between naturally occupied plants and experimental plants in which colonies were killed by application of an insecticide show that plants without ants present a higher frequency of herbivores, a higher herbivory rate, a higher accumulated herbivory level and a lower apical growth. Observations on the phenology of naturally occupied and unoccupied plants suggest that the longevity of the leaves of plants with active colonies of Pseudomyrmex concolor (72 months) is 2,4 times higher than in the plants without ants (31 months). The results corroborate the hypothesis that the interaction between Tachigalia myrmecophila and Pseudomyrmex concolor is mutualistic in nature, stressing that the attack by phytophagous insects is a prime factor on the evolution of the myrmecophily.



## INTRODUÇÃO

Associações entre mirmecófitas e formigas na região Neotropical são conhecidas para aproximadamente 250 espécies vegetais, pertencentes a 19 famílias, e para aproximadamente 120-180 espécies de formigas (Belt 1874, Bequaert 1922, Wheeler 1942, Benson 1985). Embora a hipótese de benefício mútuo entre mirmecófitas e formigas tenha sido enunciada no final do século XIX (Belt 1874), alguns autores acreditavam ser fortuita a presença de formigas em cavidades de plantas superiores, chegando a sugerir ser tais relações desvantajosas para as plantas (Bequaert 1922). Wheeler (1910), em uma revisão sobre o assunto, concluía que até então não era possível apontar positivamente para qualquer uma das duas hipóteses.

A maioria das interações conhecidas entre formigas e plantas tende a ser oportunista ou não especializada (Schemske 1982, Beattie 1985). Evidências de fortes especializações evolutivas foram registradas em sistemas onde as plantas oferecem diretamente grande parte da demanda energética e nutricional às colônias de formigas (Schemske 1982), seja através de corpúsculos de Belt, Müllerianos, Beccarianos e nectários (Janzen 1966, 1969, Rickson 1980, McKey 1984), e em sistemas onde as plantas oferecem sítios adequados para a nidificação das formigas, sejam domácias (Benson 1985) ou raízes externas (Kleinfeld 1978).

Com os trabalhos clássicos de Janzen (1966, 1967a,b, 1969), na América Central, envolvendo interações entre Acacia (Mimosaceae)/Pseudomyrmex (Pseudomyrmecinae) e entre Cecropia (Cecropiaceae)/Azteca (Dolichoderinae), a hipótese de que a

interação entre formigas e plantas mirmecófitas é de natureza mutualística foi corroborada e difundida. Testes experimentais envolvendo mirmecófitas são pouco freqüentes (Janzen 1966, Schupp 1986), apesar de terem se mostrado extremamente potentes em estabelecer as vantagens adaptativas de associações entre formigas e plantas possuidoras de nectários extraflorais (Bentley 1977). Os únicos testes experimentais existentes com mirmecófitas foram realizados com Cecropia e Acacia que oferecerem recurso alimentar para as formigas e são plantas de vegetação secundária (Janzen 1966, Schupp 1986). Como a maioria das mirmecófitas neotropicais ocorrem no interior de matas primárias e não oferecem diretamente nenhum recurso alimentar para as formigas associadas (Benson 1985), a realização de testes experimentais nestes sistemas pode levar a um maior esclarecimento a cerca dos padrões e processos associados a evolução da mirmecofilia.

A pressão de herbívoros, diminuindo as taxas fotossintéticas, de trepadeiras e epífitas, causando competição por luz, e de fogo, danificando irremediavelmente os meristemas de crescimento, são fatores implicados na evolução da mirmecofilia (Beattie 1985). Além disto, a mirmecotrofia, o fornecimento de nutrientes às mirmecófitas por formigas, pode ser o principal benefício na evolução de domácias em plantas de ambientes oligotróficos (Janzen 1974, Rickson 1979, Huxley 1978, Beattie 1989).

A herbivoria frequentemente diminui drasticamente a aptidão das plantas (Bentley *et al.* 1980, Louda 1982, Marquis 1984, porém ver Maschinski & Whitham 1989) e pode alterar o resultado de interações competitivas (Bentley & Whittaker 1979), modificar o

processo de sucessão vegetal (Brown *et al.* 1987) e mudar a composição taxonômica de comunidades naturais (Kulman 1971). A herbivoria foliar, além de diminuir diretamente a área fotossinteticamente ativa, pode induzir a abscisão foliar (Stiling & Simberloff 1989, porém ver Williams & Whitham 1986) e facilitar a instalação de fungos ou patógenos (Thresh 1981).

A pressão de herbivoria pode selecionar para a fixação de características que dificultam ou impedem o aproveitamento das plantas como recurso (Ehrlich & Raven 1964, Feeny 1975, Rhoades & Cates 1976). Atualmente se reconhece que as plantas podem reduzir a herbivoria por fuga temporal ou espacial (Janzen 1970), com defesas químicas (Feeny 1970, 1975, Coley 1983a), físicas (Levin 1973) ou biológicas (Janzen 1966, 1967a).

O objetivo deste trabalho é testar experimentalmente a hipótese de mutualismo entre Tachigalia myrmecophila Ducke (Caesalpinaceae), uma árvore de dossel de matas tropicais úmidas da América do Sul, e uma formiga associada, Pseudomyrmex concolor (Pseudomyrmecinae), procurando-se avaliar o papel dos herbívoros na evolução da mirmecofilia.

## HISTÓRIA DE VIDA

As árvores do gênero Tachigalia ocorrem nas matas tropicais úmidas da América do Sul, chegando a atingir regiões sub-tropicais da mata Atlântica e, no caso de T. versicolor, até a Costa Rica na América Central. Na revisão mais recente do gênero são reconhecidas 22 espécies, 16 das quais são mirmecófitas (Dwyer 1954). Muitas espécies de Tachigalia parecem ser semelparas

(monocárpicas), podendo demorar de 15 a 20 anos para frutificar e, logo em seguida, morrer. A reprodução é assincrônica a nível populacional (Foster 1977). Em *T. versicolor* o ato reprodutivo dura de 3 a 6 meses e a morte da planta mãe ocorre dentro de 1 ano (Foster 1977). Sendo a monocarpia pouco comum para árvores de grande porte, hipóteses explicativas foram formuladas baseadas em disponibilidade de luminosidade (Foster 1977) e fuga temporal dos parasitas do mutualismo (sensu Janzen 1975, D. McKey, manuscrito), sendo que ambas as hipóteses não foram submetidas a teste.

*Tachigalia myrmecophila* Ducke é uma árvore de dossel (30-40 m) de mata densa de terra firme (Pires & Prance 1985). Na região Amazônica, a floração ocorre no início da estação seca, durante a qual é produzido um grande número de pequenas flores amarelas polinizadas por beija-flores e insetos (A. Whitaker, com. pes.). No final da estação seca ocorre a frutificação, que pode durar até vários meses. A sua posição privilegiada na copa facilita a dispersão de seus frutos anemócoros que contém uma única semente.

*Tachigalia myrmecophila* apresenta folhas compostas paripenadas com 4 (3-6) jugos, sendo que a base de sua raque foliar é expandida e preenchida por parênquima frouxo que, quando retirado, oferece espaço para a nidificação de formigas e alimentação de cochonilhas (Wheeler 1921). Plantas jovens crescem sem ramificações até 5 - 10 metros. Após este tamanho as árvores apresentam pequenas copas que irão se expandir significativamente quando atingirem posições mais iluminadas no dossel. As formigas colonizam plântulas a partir de cerca de 0,70 cm de altura. Na área de estudo, a maioria das plantas de até três metros de altura

é colonizada pela formiga Pseudomyrmex concolor. As formigas do gênero Pseudomyrmex, habitantes de Tachigalia, são chamadas de tachi pela população local. Conforme estas plantas crescem em altura, Pseudomyrmex nigrescens substitui P. concolor e, posteriormente, ao atingirem a região mais alta do dossel, P. nigrescens é substituída por formigas do gênero Azteca (veja capítulo 2).

As formigas do gênero Pseudomyrmex apresentam geralmente hábitos alimentares generalistas, forrageiam solitariamente sobre plantas, tendem a nidificar em árvores e possuem ferrão (Janzen 1966). Minhas observações sugerem que, após fecundação, as rainhas aladas de Pseudomyrmex concolor voam solitárias à procura de plântulas com pecíolos desocupados onde possam fundar uma nova colônia. Ao encontrar, a rainha corta uma entrada circular, de 2-3 mm de diâmetro, entre a inserção da raque foliar e o primeiro par de folíolos, e inicia a retirada do material interno. Posteriormente, a fêmea sela a entrada com detrito pelo interior da domácia, onde permanece pelo menos dois meses. Após este prazo, as primeiras operárias começam a aparecer e exercer uma patrulha incipiente. Pseudomyrmex concolor é poligínica e uma única colônia pode conter até 7 rainhas. Dentro das domácias estas formigas mantêm uma pequena população de cochonilhas (Cataenococcus sp., Coccidae) que, aparentemente, é uma de suas principais fontes de alimentação. As formigas predam estas cochonilhas (Wheller 1921) e provavelmente se utilizam de suas excreções. Insetos localizados por operárias não servem presas, mas são atacados por insistentes mordidas, ou com o auxílio de

seus ferrões, até serem expulsos da planta. Poucas operárias de *P. concolor* normalmente são encontradas patrulhando as folhas de *T. myrmecophila* mas, quando quando a planta é perturbada, centenas de operárias podem sair em patrulha à superfície da planta. A picada de *P. concolor*, em humanos, é dolorosa e produz um pequeno hematoma que chega a durar várias horas.

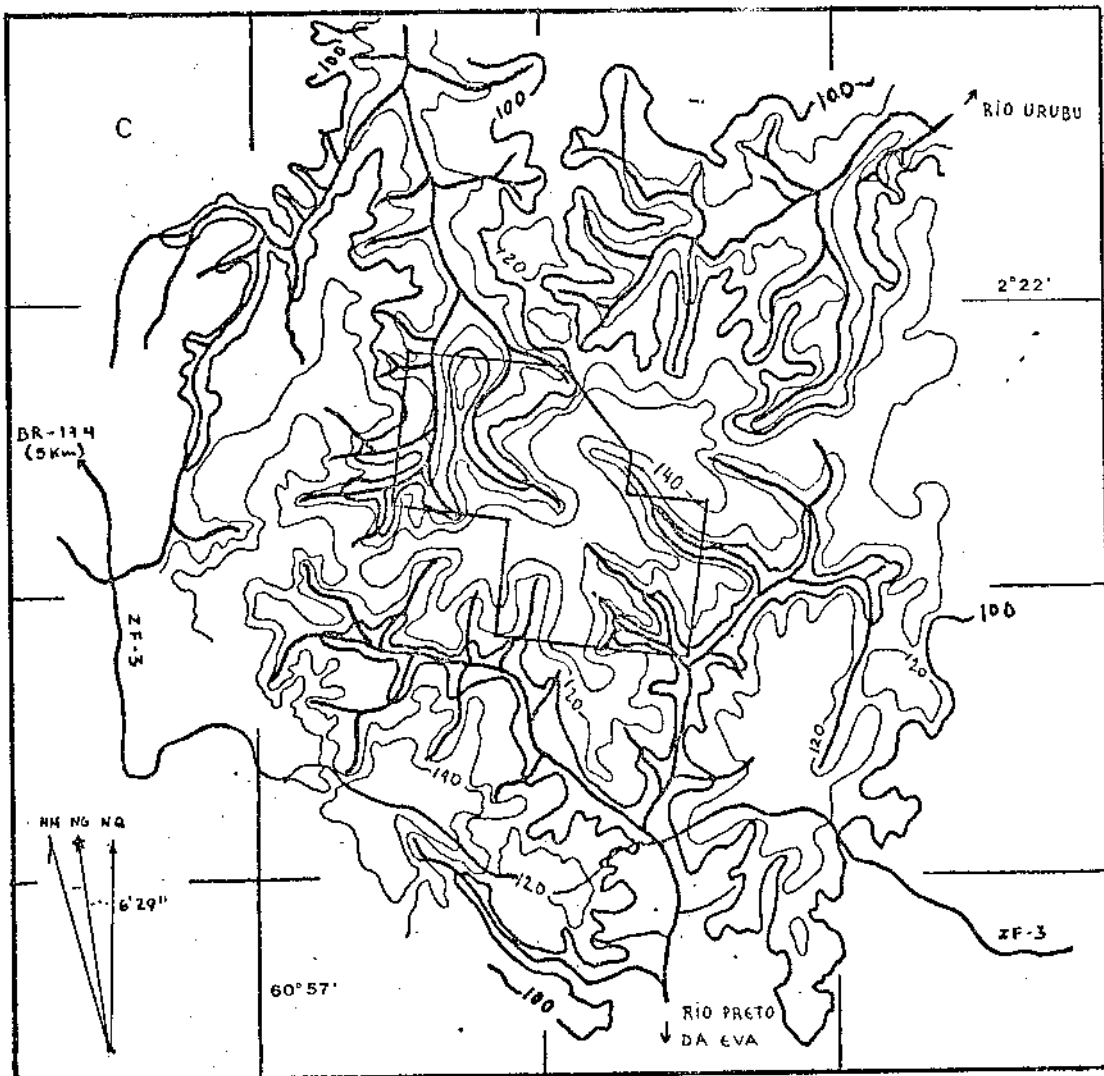
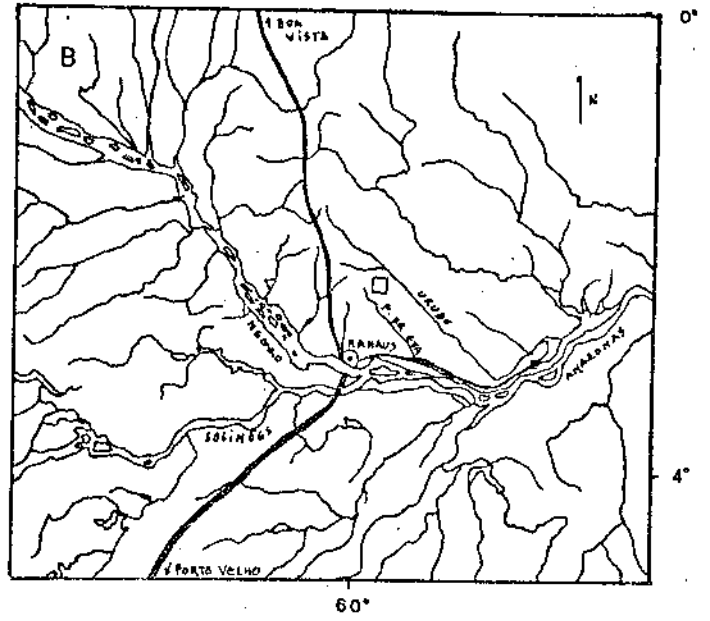
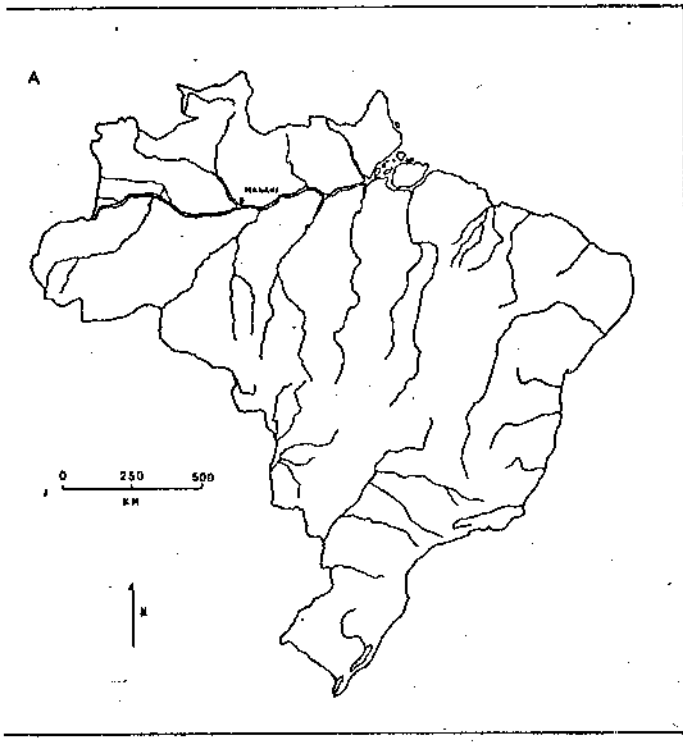
Observei que as operárias de *P. concolor* limpam as folhas de *Tachigalia myrmecophila*. Durante os períodos de limpeza, um número variável de operárias, que pode alcançar uma centena, encontram-se quase que imóveis sobre o limbo foliar, preocupadas em retirar fungos, líquens e pequenos dejetos lá encontrados. Após segurar com suas mandíbulas o objeto a ser retirado as operárias executam um rápido movimento com o abdômen que aparentemente funciona como um sistema de alavanca.

#### ÁREA DE ESTUDO

Este trabalho foi conduzido na reserva Cabo Frio, mantida pelo projeto binacional Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Brasil / Fundo Mundial da Vida Silvestre - WWF, USA), estando situada a aproximadamente 120 km ao norte da cidade de Manaus, Amazonas, Brasil (2°24'S, 59°52'W - Fig.1). A reserva possui uma área de 1000 hectares de floresta densa de terra firme (Pires & Prance 1985) inserida em uma região de mata contínua relativamente intocada.

O clima regional é classificado como Tropical Úmido sustentando uma vegetação de floresta tropical úmida, segundo

Figura 1- Localização da reserva Cabo Frio do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. A) Brasil, localização de Manaus. B) Detalhe regional salientando o entroncamento entre o Rio Negro e o Rio Solimões formando o Rio Amazonas. O acesso à reserva Cabo Frio é feito pela estrada Manaus-Boa Vista e a estrada secundária ZF3. C) Detalhe local da reserva Cabo Frio, mostrando as curvas de nível e o sistema de igarapés.





Holdridge (1967). A vegetação é essencialmente perenifolia com uma pequena freqüência de deciduidade na estação menos úmida. A temperatura média anual é 26 °C (Nimer 1879). As chuvas apresentam uma certa sazonalidade, sendo registradas as menores precipitações nos meses de julho a setembro. A precipitação anual média de Manaus, nos últimos trinta anos, é 2186 mm. O ano de 1989 foi relativamente chuvoso e a reserva Cabo Frio recebeu um total de 2693 mm.

O relevo é formado por platôs com uma altitude de 80 a 140 m, cujo solo argilo-arenoso é caracteristicamente profundo, ácido, e bem drenado (Sombroek 1966). Um rico sistema de ravinas e igarapés alaga consideráveis extensões de terra e modifica profundamente a estrutura e a composição da comunidade vegetal.

A vegetação apresenta uma altura variável de 30 a 37 m, com árvores emergentes alcançando 45-50 m. As famílias de maior riqueza de espécies são Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Annonaceae e Lecythidaceae, enquanto as famílias mais abundantes são Burseraceae, Sapotaceae, Leguminosae e Lecythidaceae (Rankin-de-Merona *et al.* no prelo). O sub-bosque tem como elemento predominante as palmeiras acaules (Arecaceae). A floresta em geral apresenta o pico de floração no final da estação seca e início da estação chuvosa, enquanto a frutificação ocorre caracteristicamente durante a estação chuvosa.

#### MATERIAL E MÉTODOS

Cinquenta indivíduos jovens de *Tachigalia myrmecophila*, com altura entre 0,50 e 2,50 m, foram separados em dois grupos,

pareados por similaridade do número de folhas e folíolos. Um indivíduo em cada par foi atribuído aleatoriamente ao grupo controle (C) e o outro ao grupo experimental (E). Os grupos gerados apresentaram-se similares em altura média (C-1,52 m, E-1,63 m), número médio de folhas (C-7,28, E-7,32) e número médio de folíolos (C-39,96, E-41,32). No decorrer do experimento, 5 indivíduos foram danificados por motivos externos ao trabalho, permanecendo para os contrastes entre o grupo controle e experimental 22 e 23 plantas, respectivamente. O grupo controle não sofreu nenhum tipo de manipulação, enquanto o grupo experimental teve suas colônias extraídas em setembro de 1988 por aplicação de aproximadamente 1 ml de solução contendo o piretróide sintético Deltametrine (25 g/l) no interior da domácia de cada folha. Não foi detectada nenhuma alteração ocasionada nas plantas pelo inseticida. Diversas tentativas de recolonização por Pseudomyrmex concolor foram observadas e, quando possível, impedidas por retirada manual das rainhas ou operárias. Com dez meses de experimento, as domácias de 11 plantas experimentais que tinham sido recolonizadas sofreram uma nova aplicação de inseticida.

Censos de herbívoros foram realizados a cada dois meses. Os herbívoros foram identificados no campo a nível de ordem e, quando possível, o material era coletado para posterior identificação a nível específico, estando este material depositado na coleção entomológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA, Brasil). Para comparar o número de herbívoros sobre plantas dos grupos controle e experimental, foi utilizado o teste G com

replicações, considerando-se as plantas como réplicas. Os censos foram utilizados para a avaliação da heterogeneidade temporal, através das propriedades aditivas da distribuição G (Sokal & Rohlf 1981). Foi aplicado o teste qui-quadrado, com os herbívoros de todos os censos agrupados por ordem, para se avaliar quais as ordens de herbívoros que respondem significativamente ao tratamento.

A localização dos herbívoros em relação a idade da folha, e conseqüentemente ao grau de maturação, foi registrado para todos os herbívoros encontrados durante as observações em Tachigalia myrmecophila, quando a estatura e a ausência de ramificações permitiram sua exata localização em relação à folha apical (posição 1). Para se testar a distribuição real dos herbívoros é independente da posição relativa da folha, foi utilizado o teste G, com fator de correção de Williams, com as freqüências esperadas baseadas na disponibilidade de folhas em cada posição. Para efeito de teste, foram agrupadas as freqüências dos herbívoros das posições inferiores de forma a se obter o valor 3 como a menor freqüência esperada (Sokal & Rohlf 1981).

A taxa de herbivoria foi estimada entre dezembro e fevereiro de 1988 (início da estação chuvosa) e entre junho e agosto 1989 (início da estação seca) para dez plantas dos grupos controle e experimental. Para as medições foram sorteados seis folíolos dentre os maduros e, quando a planta possuía folha imatura, todos os folíolos imaturos foram utilizados. A taxa de herbivoria (TH) foi estimada para cada folíolo, em um intervalo de 60/62 dias, utilizando-se a área total do folíolo (AF) e as áreas de

herbivoria (AH) no tempo inicial (i) e final (f), a partir da expressão (1):

$$TH = (AHi/AFi - AHf/AFf) \times 100 / t \quad (1)$$

sendo t o número de dias entre os dois censos. A taxa de herbivoria é a média diária de herbivoria de um folíolo, expressa pela percentagem de sua área total.

A área total do folíolo foi estimada, a partir do produto (CL) entre o comprimento e a largura do folíolo, pela regressão  $AF = 4,261 + 0,657 CL$  ( $r^2 = 0,975$ ,  $N = 31$ ,  $P < 0,001$ ), sendo que este ajuste foi obtido a partir de folíolos representativos das várias classes de tamanho, provenientes de 10 indivíduos de *Tachigalia myrmecophila*. A área de herbivoria do folíolo foi estimada com a utilização de uma grade de pontos equidistantes 5 mm, sendo o número de pontos contidos na área de herbivoria multiplicado por 0,25 cm<sup>2</sup>. Para folíolos em expansão assume-se que a taxa de crescimento da área foliolar é semelhante à da área de herbivoria (Reichle et al. 1973). As diferenças nas taxas de herbivoria entre estações (chuvosa e seca), entre grupos (controle e experimental) e entre grau de maturação (imaturos e maduros) foram testadas por uma Análise de Variância Fatorial (2 x 2 x 2, Systat 1988), considerando os folíolos como replicatas após a transformação  $LN(1 + (1000 \times TH))$  de modo a homogeneizar a variância (Coley 1980, 1983a). Apesar de os dados não apresentarem distribuição normal devido a muitos valores nulos (Kolmogorov-Smirnov,  $DIF = 0,255$ ,  $P < 0,001$ ), a ANOVA fatorial mostrou ser o

teste mais potente.

Durante 18 meses, de setembro de 1988 a janeiro de 1990, registrou-se bimestralmente o nível de herbivoria para cada um dos 45 indivíduos. As plantas utilizadas nos experimentos não possuíam ramificações de modo que, ao se marcar com uma argola de arame a segunda folha apical no início do experimento, podiam ser diferenciadas todas as folhas. As folhas paripenadas de Tachigalia apresentam de 3-6 pares de folíolos. Os folíolos localizados a direita da raque foliar, no sentido basal-distal, foram denominados com números pares crescentes e os folíolos à esquerda, com números ímpares crescentes. Folíolos totalmente perdidos podiam ser reconhecidos pelas marcas salientes deixadas na região de abscisão. Desta forma, a arquitetura de Tachigalia myrmecophila permitiam que todos os folíolos pudessem ser discriminados sem a necessidade de marcas locais.

No início do experimento existiam cerca de 2300 folíolos nas 45 plantas. O nível de herbivoria foi calculado como a média dos danos foliolares registrados para todos os folíolos de uma planta em um determinado tempo. O dano foliar foi estimado usando-se as seguintes classes: 0 - Folíolo intacto, 1 - 1/25% de dano, 2 - 26/50% de dano, 3 - 51/75% de dano, 4 - 76/99% de dano e 5 - Folíolo ausente. A variação no nível de herbivoria de uma planta, no decorrer do experimento, foi utilizada como parâmetro para se contrastar os grupos controle e experimental. Utilizou-se o teste t pareado, de uma cauda, para se testar a hipótese nula que o incremento no nível de herbivoria sofrido pelo grupo experimental é igual ao do grupo controle. Como hipótese alternativa, temos

que o grupo experimental apresenta um nível superior no incremento da herbivoria em relação ao grupo controle (Sokal & Rohlf 1981).

Posteriormente, analisei separadamente o nível de herbivoria para as folhas existentes até setembro de 1988 (pré-manipulação) e para as folhas que surgiram após o início do experimento (pós-manipulação). O nível de herbivoria do grupo pré-manipulação inclui o dano foliar de todos os folíolos potencialmente presentes nas folhas existentes no início do experimento. O nível de herbivoria do grupo pós-manipulação inclui o dano foliar de todos os folíolos das folhas que surgiram após o início do experimento, podendo ser visualizado como uma curva de esforço acumulado para produção de nova área fotossintética. O teste t pareado, de uma cauda, foi aplicado para as folhas pré e pós-manipulação testando-se a igualdade nos níveis de herbivoria para o grupo controle e experimental, contra a hipótese alternativa de maior nível de herbivoria no grupo experimental.

O crescimento apical de cada planta foi medido com uma trena, com precisão de 0,1 cm, pelo comprimento entre o seu meristema apical e uma marca metálica colocada na segunda folha, no sentido do ápice para a base, no início do experimento. O parâmetro utilizado para quantificar o crescimento apical do grupo controle e do experimental foi o coeficiente da regressão linear ( $\beta$ ), por planta, entre a variável dependente comprimento apical (cm) e a variável independente tempo (meses). Como a distribuição não se mostrou normal, foi aplicado o teste não paramétrico Mann-Whitney, para a comparação entre os grupos.

A fenologia foliar natural de Tachigalia myrmecofila foi

acompanhada em 43 plantas adicionais, escolhidas aleatoriamente, por um período de 19 meses entre agosto de 1988 e janeiro de 1990, estando 26 das plantas colonizadas por P.concolor e 17 naturalmente desocupadas. A queda das folhas e folíolos existentes no início da observação, assim como a emissão e a queda das folhas e folíolos surgidos após agosto de 1988, foram registradas mensalmente. A longevidade (L) da folha de cada indivíduo foi estimada utilizando-se o número de folhas no início da observação (Nti), o número de folhas produzidas (e) e o número de folhas perdidas (p) em um determinado intervalo de tempo (t), através da fórmula de Begon & Mortimer (1986),

$$L = [((Nti + e) / p) - 1] (t)$$

Este modelo, utilizado em estudos populacionais, pressupõe que as taxas de produção e de perda foliar sejam constantes no tempo. A longevidade dos folíolos foi calculada de modo análogo.

Correlações lineares foram utilizadas para averiguar se a emissão e a perda foliar podem ser influenciadas pela pluviosidade. As percentagens de plantas emitindo e perdendo folhas em um determinado mês foram as variáveis dependentes relacionadas à precipitação do mês e de meses anteriores.

O número de folhas de uma planta, relacionado à sua altura, parece refletir o estado fisiológico, ou "vigor", da planta. Como a fenologia, e a resultante arquitetura de Tachigalia myrmecophila, pode ser influenciada pela presença de colônias ativas de formigas, correlacionou-se o número de folhas e folíolos

das plantas com as suas respectivas alturas, de modo a se averiguar se esta relação é afetada pela ausência de formigas. Foram utilizados dados de 49 plantas aleatoriamente escolhidas, 31 colonizadas por *P. concolor* e 18 naturalmente desocupadas. Análise de variância foi utilizada para testar a diferença entre os coeficientes das regressões.

Bimestralmente foram observados a ocorrência e o crescimento natural de trepadeiras sobre plantas do grupo controle e experimental.

## RESULTADOS

Entre os 96 registros de herbívoros, a ordem Homoptera foi a mais freqüente (47%), seguida por Lepidoptera (27%), Coleoptera (16%), Orthoptera (8%) e Heteroptera (2%). A lagarta de *Hyalophirus infernalis* (Lepidoptera, Hesperidae) foi o herbívoro mais freqüente entre os lepidópteros (48%), enquanto entre os coleópteros a larva de um besouro (*C.sp1*), ainda não identificado, foi a mais freqüente (63%).

Todos os 8 censos de herbívoros apresentaram um número maior de herbívoros em plantas do grupo experimental, sem formigas, sendo que em cinco censos esta tendência foi significativa (teste G, g.l. = 1,  $P < 0,05$ ). Apesar da alta heterogeneidade observada entre censos ( $G = 32,55$ , g.l. = 7,  $P < 0,001$ ), o total de herbívoros é significativamente maior nas plantas das quais as formigas foram removidas experimentalmente (Tabela 1).

Todas as ordens de insetos ocorreram mais freqüentemente em plantas experimentais, sendo que as ordens Homoptera ( $X^2 = 20,01$ ,



g.l. = 1,  $P < 0,001$ ), Lepidoptera ( $X^2 = 8,39$ , g.l. = 1,  $P < 0,01$ ) e Coleoptera ( $X^2 = 5,82$ , g.l. = 1,  $P < 0,05$ ) responderam significativamente à manipulação (Tabela 2). Cochonilhas Cataenococcus sp., associadas a Pseudomyrmex concolor, não foram registradas em plantas experimentais, sugerindo uma forte dependência de formigas.

Os Lepidoptera localizam-se preferencialmente em folhas apicais de Tachigalia myrmecophila ( $G_{adj} = 28,77$ , g.l. = 9,  $P < 0,001$ , Fig. 2a). Uma grande contribuição para este padrão foi dada por Hyalophirus infernalis que ovipoe preferencialmente em folhas imaturas e alimenta-se exclusivamente de folhas em desenvolvimento. Chysoplectrum pervivax por sua vez, se alimentando e construindo seu abrigo em folhas maduras, parece ser a única exceção a contrariar o padrão geral dos lepidoptera.

O padrão de distribuição dos Coleoptera apesar de não evidenciar nenhuma preferência ( $G_{adj} = 8,63$ , g.l. = 7,  $P > 0,05$ , Fig. 2b) parece ter sido formado por dois distintos grupos de herbívoros. A lagarta do besouro C.spl alimenta-se preferencialmente de folhas maduras e responde pelos picos de freqüência a partir da quarta posição. Outros besouros adultos encontrados nos censos localizavam-se preferencialmente nas folhas apicais.

A localização dos Homoptera ( $G_{adj} = 10,77$ , g.l. = 8,  $P > 0,05$ , Fig. 2c) não foram significativamente distintas das distribuições esperadas com base no número de folhas disponíveis em cada posição. Observações de campo sobre o comportamento dos homoptera corroboram esta afirmação.

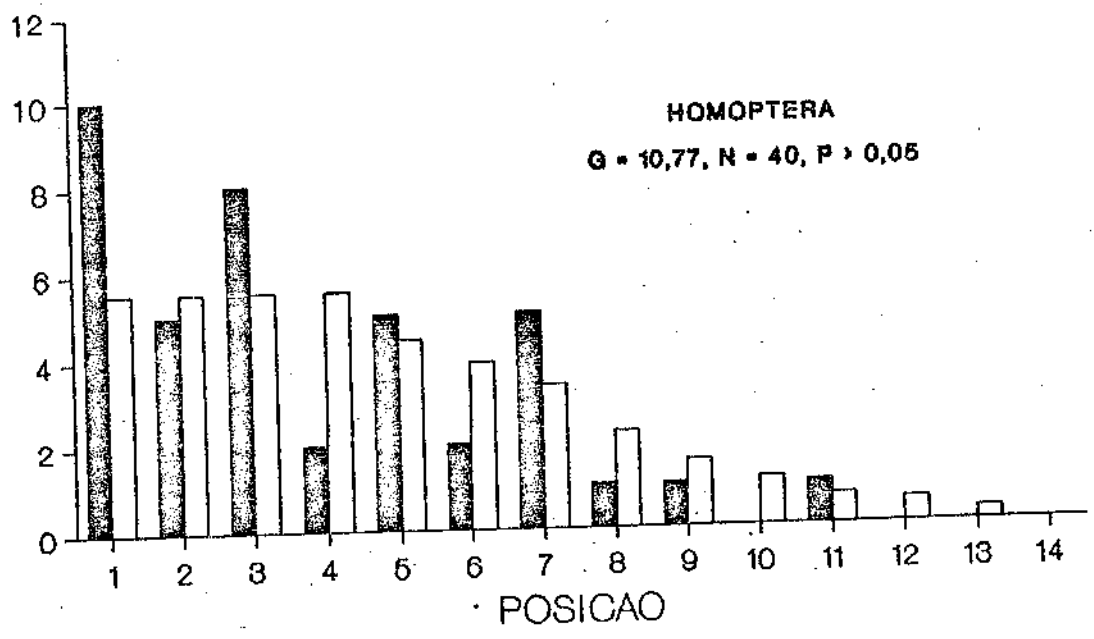
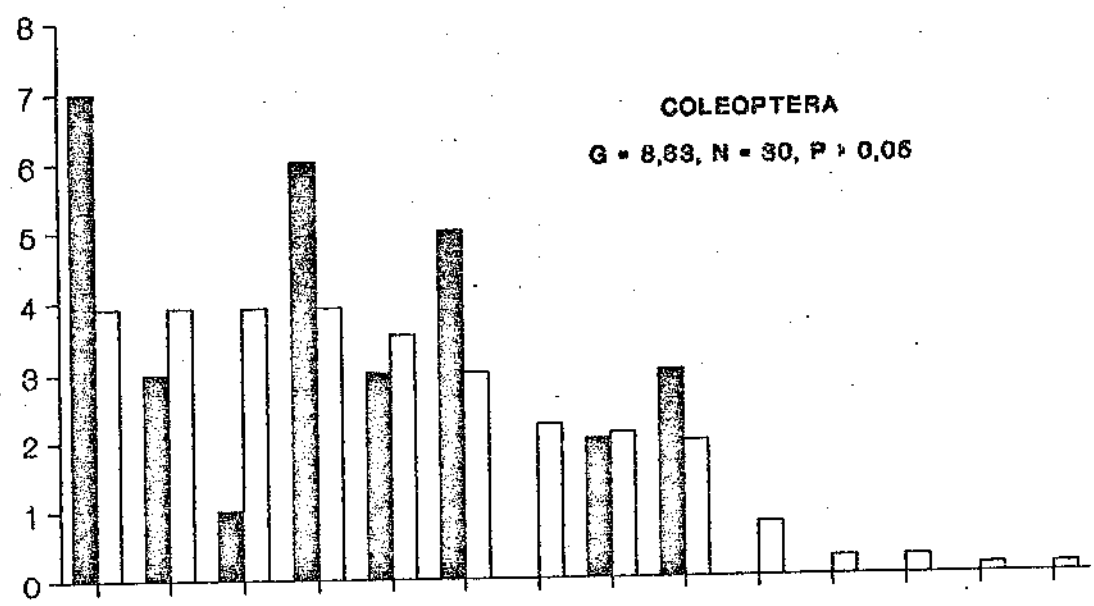
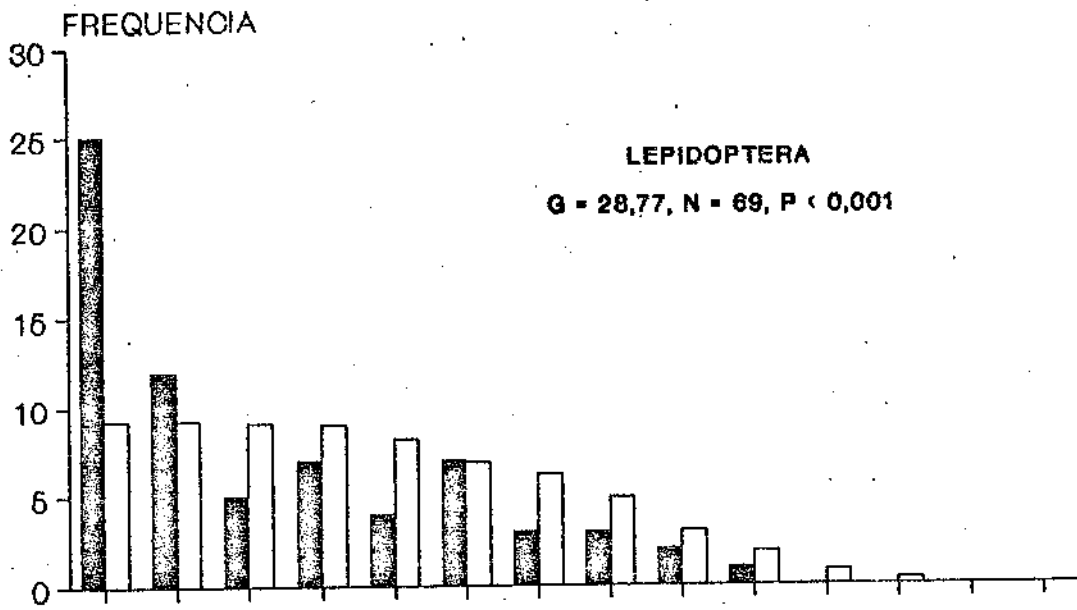
Tabela 1- Número de herbívoros em plantas de Tachigalia myrmecophila naturalmente colonizadas pela formiga Pseudomyrmex concolor e em plantas cujas formigas foram experimentalmente removidas, nos 8 censos realizados. O teste G foi utilizado para os contrastes entre grupos.

DATA	COLÔNIA DE FORMIGA Presente (n = 22)	Ausente (n = 23)	TOTAL	G.L.	G	P	
NOV 88	0	7	7	1	5,891	<0,05	
JAN 89	2	7	9	1	2,141	ns	
MAR 89	1	11	12	1	7,487	<0,01	
MAI 89	5	6	11	1	0,039	ns	
JUL 89	4	12	16	1	3,801	ns	
SET 89	3	15	18	1	7,558	<0,01	
NOV 89	3	11	14	1	4,210	<0,05	
JAN 90	0	9	11	1	8,246	<0,01	
	18	78	96	TOTAL	8	39,374	<0,001
				AGRUPADO	1	6,823	<0,01
				HETEROGENEIDADE	7	32,551	<0,001

Tabela 2- Ordens de herbívoros atacando Tachigalia myrmecophila naturalmente colonizadas e plantas experimentais. Os contrastes entre grupos foram feitos por qui-quadrado.

ORDEM	COLÔNIA DE FORMIGA		Total (%)	X <sup>2</sup>	P
	Presente (n = 22)	Ausente (n = 23)			
HOMOPTERA	7	38	45 (47)	20,010	<0,001
LEPIDOPTERA	5	20	25 (27)	8,385	<0,01
COLEOPTERA	3	13	16 (16)	5,816	<0,05
ORTHOPTERA	2	6	8 (8)	-	-
HETEROPTERA	1	1	1 (2)	-	-

Figura 2- Distribuições observadas (barras cheias) e esperadas pelo oferecimento de folhas (barras vazias) dos herbívoros de Tachigalia myrmecophila em relação à folha apical (1) das plantas hospedeiras. O teste G foi utilizado para se avaliar o ajuste entre as distribuições. A- Lepidoptera, B- Coleoptera, C-Homoptera.



A taxa de herbivoria em Tachigalia myrmecophila aumentou de 5 a 100 vezes com a remoção de Pseudomyrmex concolor, sendo que no geral esta diferença mostrou-se altamente significativa ( $F = 50,46$ , g.l. = 1,  $P < 0,001$ , Tabela 3). Os folíolos imaturos foram no geral 4 a 6 vezes mais atacados do que os maduros ( $F = 32,27$ , g.l. = 1,  $P < 0,001$ ) e, durante a estação chuvosa, as plantas apresentaram taxas de herbivoria cerca de 3 vezes superiores àquelas da estação seca ( $F = 7,22$ , g.l. = 1,  $P < 0,01$ , Tabela 3). O efeito da retirada das formigas interagiu significativamente com a estação do ano e com o grau de maturação dos folíolos ( $F = 14,24$ , g.l. = 1,  $P < 0,001$ ), o que sugere que o comportamento de procura do sítio de alimentação dos herbívoros é influenciado pela atividade de patrulha de Pseudomyrmex concolor.

Coley (1980) registrou para a não mirmecófita Tachigalia versicolor, durante a estação chuvosa no Panamá, uma taxa diária de herbivoria de 0,775% para folíolos imaturos e de 0,005% para maduros. Os valores para folhas imaturas são similares para as plantas desocupadas de T. myrmecophila na mesma estação ( $X = 0,714\%$  / dia), enquanto os folíolos imaturos de plantas ocupadas por Pseudomyrmex concolor apresentaram uma taxa de herbivoria extremamente inferior ( $X = 0,007\%$  / dia). As taxas de herbivoria dos folíolos maduros de Tachigalia versicolor foram mais similares as taxas de herbivoria de plantas ocupadas ( $X = 0,024\%$  / dia) do que de plantas desocupadas ( $X = 0,117\%$  / dia) de Tachigalia myrmecophila.

As diferenças demonstradas nas taxas diárias de herbivoria refletiram-se na diferenciação crescente do nível de herbivoria

Tabela 3- Taxas de herbivoria de Tachigalia myrmecophila (% / dia) em folíolos maduros e imaturos, nas estações seca e chuvosa, para as plantas com Pseudomyrmex concolor (n = 10) e plantas com formigas removidas experimentalmente (n = 10). Os valores correspondem às médias  $\pm$  1 Erro Padrão. O número de folíolos em cada grupo encontra-se entre parênteses. Analisaram-se conjuntamente as diferenças nas taxas de herbivoria entre grau de maturação, estação e grupo através de análise de variância fatorial (2 x 2 x 2). As taxas de herbivoria por folíolo (TH) foram transformadas para  $\ln (1 + (1000 \times TH))$ .

MATURAÇÃO	FORMIGA	E S T A Ç Ã O D O A N O			
		CHUVOSA		SECA	
Folíolos Maduros	Presente	0,024 $\pm$ 0,022 (60)	0,007 $\pm$ 0,005 (60)		
	Ausente	0,117 $\pm$ 0,050 (60)	0,036 $\pm$ 0,026 (60)		
Folíolos Imaturos	Presente	0,007 $\pm$ 0,003 (36)	0,025 $\pm$ 0,010 (24)		
	Ausente	0,714 $\pm$ 0,207 (12)	0,159 $\pm$ 0,096 (23)		
FONTE DA VARIAÇÃO		S.Q.	gl	F	P
GRUPO		142,178	1	50,460	<0,001
MATURAÇÃO		90,937	1	32,274	<0,001
ESTAÇÃO		20,351	1	7,223	<0,01
GRUPO x MATURAÇÃO		27,444	1	9,740	<0,01
GRUPO x ESTAÇÃO		51,964	1	18,442	<0,001
MATURAÇÃO x ESTAÇÃO		2,925	1	1,038	NS
GRU x MAT x ESTAÇÃO		40,128	1	14,242	<0,001
ERRO		921,377	327	2,818	

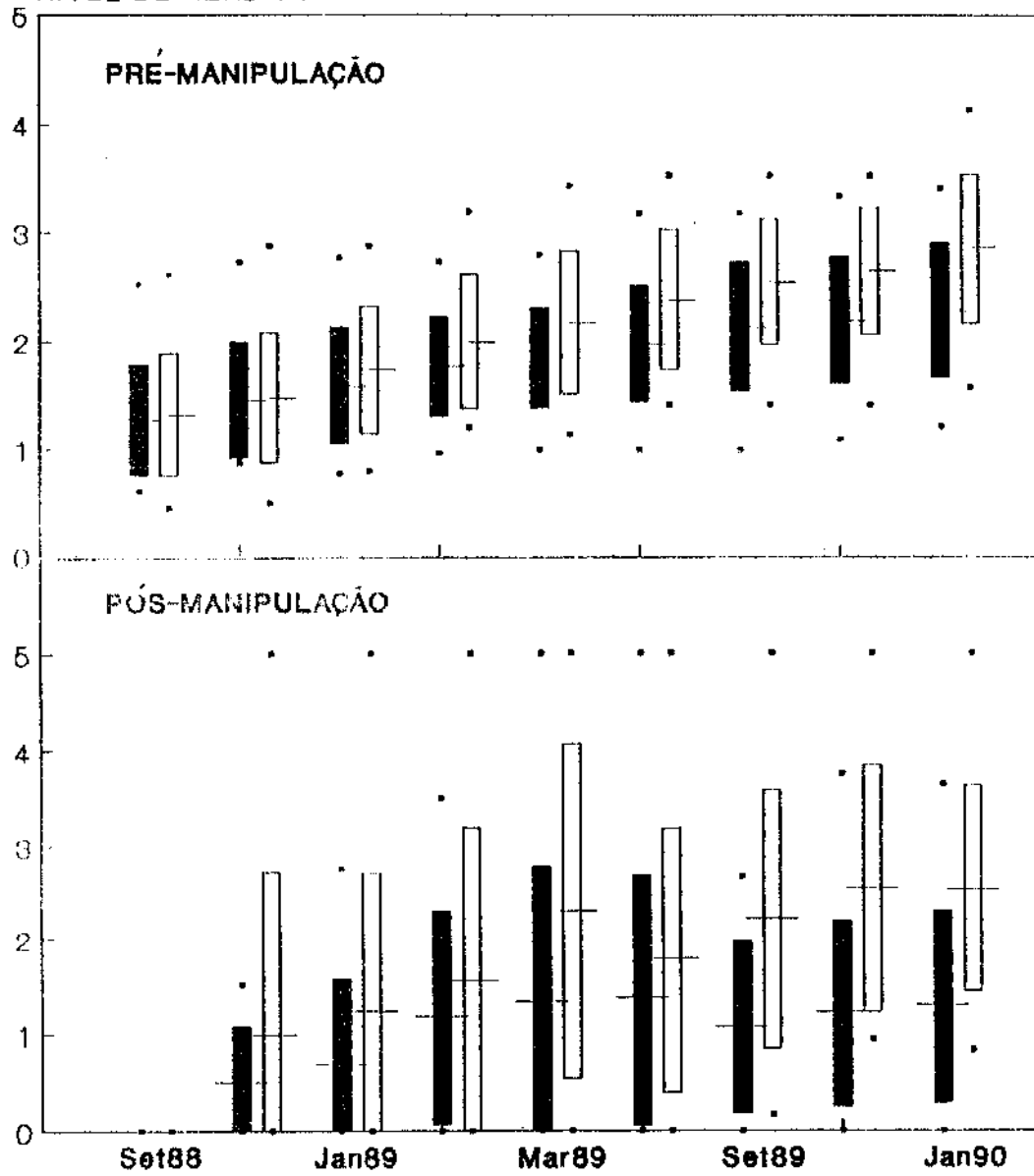
entre o grupo controle e experimental. O grupo das plantas experimentais, que teve suas colônias extraídas, apresentou um acréscimo no nível de herbivoria ( $X = 1,59 \pm 0,52$ ,  $n = 23$ ), durante os 18 meses de experimento, superior ao das plantas do grupo controle ( $X = 0,82 \pm 0,50$ ,  $n = 22$ ), sendo esta diferença altamente significativa (teste t,  $t = 5,135$ ,  $gl = 44$ ,  $P < 0,001$ ). Esta diferenciação deveu-se principalmente, porém não exclusivamente, às folhas que foram lançadas após o início do experimento (pós-manipulação) e assim passaram toda a fase inicial de sua expansão e maturação sem a proteção de Pseudomyrmex concolor. Considerando apenas as folhas denominadas pós-manipulação (Fig. 3a), constata-se que o acréscimo do nível de herbivoria do grupo experimental ( $X = 2,53 \pm 1,10$ ) foi cerca de 2 vezes superior ao do grupo controle ( $X = 1,30 \pm 1,00$ ), sendo esta diferença significativa (teste-t,  $t = 3,98$ ,  $gl = 43$ ,  $P < 0,001$ ). As folhas que já estavam maduras no início do experimento (pré-manipulação) sofreram uma diferenciação menos acentuada, mas altamente significativa (teste-t,  $t = 3,08$ ,  $gl = 43$ ,  $P < 0,005$ , Fig.3b). O grupo experimental ( $X = 1,54 \pm 0,69$ ) sofreu um acréscimo de herbivoria cerca de 50% superior ao do grupo controle ( $X = 1,02 \pm 0,40$ ).

Todas as plantas, exceto uma, apresentaram correlações significativas ( $P < 0,05$ ) entre crescimento apical e tempo, em meses. Os coeficientes das regressões, representando as taxas de crescimento do ápice, para plantas do grupo controle ( $X_b = 1,147 \pm 1,142$  cm / mês) mostraram-se em média 56% maiores do que para plantas com formigas removidas ( $X_b = 0,731 \pm 0,742$  cm / mês). A



Figura 3- Nível de herbivoria foliar em Tachigalia myrmecophila no grupo naturalmente colonizado por Pseudomyrmex concolor (n = 22, retângulo cheio) e no grupo experimental (n = 23, retângulo vazio). A - Pré-manipulação, folhas presentes no início do experimento, B - Pós-manipulação, folhas que surgiram após o início do experimento. Os traços horizontais representam as médias. Retângulos compreendem  $\pm 1$  Desvio Padrão. Os pontos representam os valores máximos e mínimos.

# NÍVEL DE HERBIVORIA



diferença observada, margeando a significância (Mann-Whitney,  $P = 0,069$ ), indica que níveis altos de herbivoria, e possivelmente outros prejuízos causados pela ausência das formigas, acabam por comprometer o crescimento das plantas jovens de Tachigalia myrmecophila.

A fenologia de plantas ocupadas por Pseudomyrmex concolor e naturalmente desocupadas sugere que as formigas influem na retenção das folhas e folíolos de Tachigalia myrmecophila, mas não alteram significativamente a produção foliar e foliolar (Tabela 4). No início das observações os dois grupos não apresentavam diferenças quanto à altura, ao número de folhas e folíolos semelhantes (teste-t,  $P > 0,05$ ). Enquanto a produção mensal de folhas, durante os 18 meses de observação, foi similar (teste-t,  $t = 0,48$ , g.l. = 41,  $P > 0,05$ ), o número de folhas perdidas pelo grupo desocupado ( $X = 4,00$ ) foi superior ao do grupo de plantas naturalmente ocupadas ( $X = 2,58$ ), sendo esta diferença significativa (teste-t,  $t = 2,21$ , g.l. = 41,  $P < 0,05$ ). O número de folíolos produzidos por ambos os grupos foi similar (teste-t,  $t = 0,54$ , g.l. = 41,  $P > 0,05$ ), enquanto o número de folíolos perdidos durante os 18 meses de observação foi superior para o grupo de plantas desocupadas (teste-t,  $t = 2,05$ , g.l. = 41,  $P < 0,05$ ).

As diferenças fenológicas foram refletidas nas longevidades de folhas e folíolos. As folhas de plantas com formigas persistiram 2,4 vezes mais que as das plantas desocupadas (Ocupadas- 72,4 meses, Desocupadas- 30,7 meses, teste-t,  $t = 2,98$ , g.l. = 41,  $P < 0,01$ ). Em relação aos folíolos, a diferença em

Tabela 4- Fenologia foliar de *Tachigalia myrmecophila* para plantas naturalmente ocupadas (n = 26) e naturalmente desocupadas (n = 17): ALT - altura das plantas. INI - Número de folhas e folíolos iniciais. Número de folhas ou folíolos produzidos - PRO, e perdidos - PER durante 18 meses de observação. LON é a longevidade estimada. Valores são as médias  $\pm$  1 Desvio Padrão. Os grupos foram contrastados com o teste t.

G	ALT	FOLHAS				FOLIÓLOS				
		INI	PRO	PER	LON	INI	PRO	PER	LON	
O	X	1,42	6,62	3,62	2,58	72,40	34,46	26,77	15,61	66,55
	S	0,55	2,19	2,04	1,72	55,05	17,72	17,47	10,55	49,48
D	X	1,32	5,82	3,29	4,00	30,74	26,35	23,65	24,88	21,91
	S	0,70	2,22	2,29	2,50	19,21	16,81	20,42	19,13	12,87
t	0,534	1,153	0,481	2,213	2,984	1,497	0,536	2,047	3,622	
P	ns	ns	ns	<0,05	<0,01	ns	ns	<0,05	<0,001	

longevidade foi de 3,0 vezes (Ocupadas - 66,6 meses, Desocupadas - 21,9 meses, teste-t,  $t = 3,62$ , g.l. = 41,  $P < 0,001$ ). Dados de Coley (1988) mostraram, para plantas no Panamá, que a longevidade foliar de plantas pioneiras variou de 3,9 a 21,0 meses ( $X = 6,8$ ), enquanto a longevidade em plantas tolerantes variou entre 7,5 e 35,0 ( $X = 21,7$ ). Tachigalia versicolor, uma espécie não mirmecófila, apresentou uma longevidade de 23 meses, enquanto Tachigalia myrmecophila apresentou uma longevidade foliar média extremamente alta de 72 meses para as plantas ocupadas por Pseudomyrmex concolor. Quando desocupadas, sua longevidade média de 30,7 meses fica similar às espécies do Panamá.

A percentagem de plantas emitindo folha em um determinado mês e a pluviosidade deste mês estão fracamente correlacionadas ( $r = 0,329$ , g.l. = 16,  $P > 0,05$ ), da mesma forma que os ajustes não são bons para a pluviosidade de 1, 2, e 4 meses antes (Tabela 5). No entanto, quando se correlacionam a percentagem de plantas emitindo folha em um determinado mês e a quantidade de chuva que caiu 3 meses antes, obtém-se um ajuste altamente significativo ( $r = 0,683$ , g.l. = 16,  $P < 0,005$ , Fig. 3). A perda mensal de folhas não apresentou nenhum padrão associado à pluviosidade do mês ou de meses anteriores ( $P > 0,05$ ). A emissão foliar parece estar associada a fatores ambientais provavelmente associados a oferta de nutrientes (Junk & Furch 1985).

O coeficiente da regressão entre o número de folhas e a altura das plantas para plantas ocupadas ( $n = 31$ ) é significativamente superior ao das plantas desocupadas ( $n = 18$ ,  $F_s = 21,9$ , g.l. = 45,  $P < 0,001$ ). Para a regressão entre folíolos e

Tabela 5- Relação entre a emissão e a perda foliar mensal de Tachigalia myrmecophila (n = 18 meses) e a pluviosidade. Relaciona-se a pluviosidade mensal com a fenologia foliar do mês (0) e de até os 4 meses posteriores (1; 2, 3, 4). Utilizou-se o coeficiente da correlação de Pearson (r) para se avaliar o melhor ajuste.

MES	EMISSÃO		PERDA	
	r	P	r	P
0	0,339	0,169	0,409	0,092
1	0,216	0,389	0,244	0,330
2	0,445	0,065	0,149	0,555
3	0,683	0,002	0,014	0,956
4	0,462	0,062	0,213	0,411

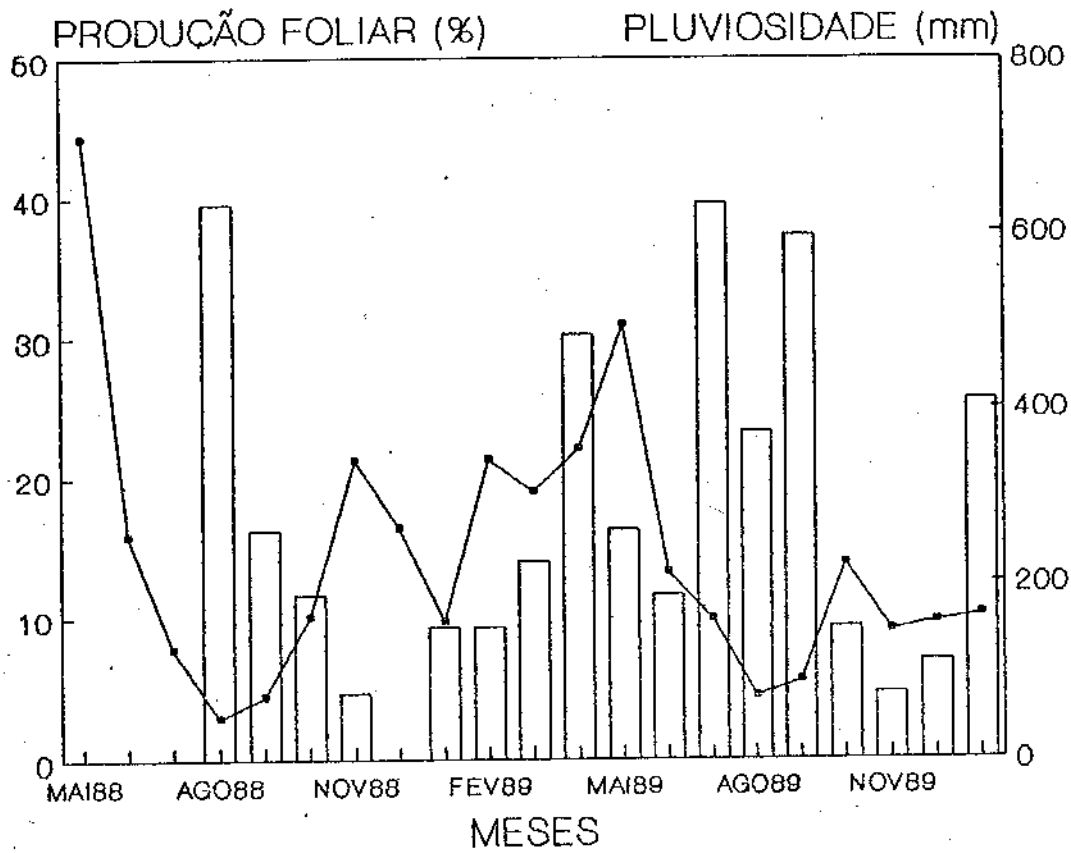


Figura 4- Produção foliar mensal de 43 plantas jovens de *Tachigalia myrmecophila*. Percentagem das plantas que estão produzindo folhas no mês (barras) e a pluviosidade mensal (linha).

altura, o resultado é similar ( $F_s = 82,7$ , g.l. = 45,  $P < 0,001$ ). Supondo que a área foliar de uma planta reflete o seu potencial fotossintético, e que sua altura está associada ao nível de demanda energética e nutricional dos tecidos, as alterações observadas na ausência das formigas provavelmente não podem ser mantidas por muito tempo sem comprometer o crescimento e a disputa competitiva em ambiente de regeneração.

As freqüências iniciais de trepadeiras crescendo sobre as plantas do grupo controle (0/22) e do experimental (1/23) não se alteraram durante o experimento. Observei operárias de Pseudomyrmex concolor podando ativamente os ápices em crescimento de trepadeiras que subiam em plântulas de Tachigalia myrmecophila. Em uma planta do grupo experimental, ocorreram sucessivas "tentativas" de crescimento seguidas de poda durante três meses antes da eliminação da colônia (setembro 1988). Após a manipulação esta trepadeira atingiu o ponto mais alto da planta suporte. Em outro caso, uma trepadeira que antes crescia com desenvoltura sobre um indivíduo desocupado de T. myrmecophila foi podada por operárias de P. concolor de uma colônia nova.

## DISCUSSÃO

Os resultados experimentais deste estudo corroboram a hipótese de que a herbivoria é um importante fator associado a evolução do mutualismo entre Tachigalia myrmecophila e a formiga Pseudomyrmex concolor. A remoção das colônias de P. concolor propiciou um aumento na freqüência de herbívoros, nas taxas diárias de herbivoria e nos níveis de herbivoria acumulados com o



passar do tempo, que acabam por refletir uma menor longevidade foliar. Além disto, plantas sem formigas cresceram menos, provavelmente devido a uma queda na atividade fotossintética.

Comparações entre os resultados do presente experimento àqueles efetuados em outros sistemas (Janzen 1967; Schupp 1986) devem ser feitos com cautela. Tanto Acacia (Janzen 1967) quanto Cecropia (Schupp 1986) são plantas de ambientes abertos que produzem secreções e estruturas nutritivas para as formigas associadas. Tachigalia é característica de interior de floresta e não parece fornecer diretamente nenhuma recompensa energética ou nutricional às formigas. A estreita relação entre Acacia cornigera e Pseudomyrmex ferruginea, considerada como um mutualismo obrigatório, acarreta a morte da planta hospedeira na ausência das formigas associadas (Janzen 1967). Em Tachigalia, o efeito da retirada das formigas é menos evidente mas nem por isto menos relevante para o sistema em questão.

A diminuição acentuada na longevidade foliar, causada pela retirada das colônias de Pseudomyrmex concolor, provavelmente compromete fundamentalmente a aptidão dos indivíduos que necessitam permanecer em um banco de plântulas, durante vários anos, sob condições estressantes de luminosidade no sub-bosque de uma floresta densa. A excepcional longevidade de 72 meses encontrada para plantas ocupadas de Tachigalia myrmecophila reflete as adaptações fisiológicas que esta espécie apresenta para sobreviver durante longos períodos de estabilidade local no interior da mata.

Tendo assegurada a sua sobrevivência, as plantas com colônias

ativas de Pseudomyrmex concolor apresentam uma tendência a apresentar um maior crescimento apical quando comparado a plantas desocupadas. Em ambiente de clareira, onde concentram-se as plantas jovens de Tachigalia myrmecophila (observação pessoal), existem altas taxas de mortalidade de plantas pioneiras e persistentes associadas a dinâmica de regeneração da mata nos primeiros 2 - 3 anos após a abertura da clareira. As plantas que sobrevivem a esta fase inicial entram então em uma nova fase de construção na qual os indivíduos crescem até atingirem o sub-dossel (Brokaw 1985). Tachigalia myrmecophila parece ser uma árvore que só se reproduz uma única vez na vida, tal qual Tachigalia versicolor (Foster 1977). Como produz sementes dispersas pelo vento, a sua efetiva reprodução só ocorre quando consegue se estabelecer nas camadas superiores do dossel, ou mesmo como planta emergente. As diferenças nas longevidades foliares e nas taxas de crescimento, entre os indivíduos de Tachigalia myrmecophila com e sem colônias de Pseudomyrmex concolor, sugere diferenças significativas de aptidão para uma espécie vegetal cujo ciclo de vida se completa no interior de florestas densas.

Pseudomyrmex concolor, devido ao seu comportamento territorial, à atividade de patrulha e à alta agressividade, demonstrou ser uma defesa efetiva contra os insetos fitófagos, generalistas e especialistas, que se alimentam das folhas jovens e maduras de Tachigalia. Uma planta de Tachigalia myrmecophila, crescendo em condições favoráveis, chega a abrigar uma centena de operárias por domácia, além das pupas, larvas, ovos e alados (observação pessoal). Pseudomyrmex concolor patrulha a superfície

da planta durante 24 horas contínuas, abaixando o nível de atividade durante a noite e durante momentos de chuva (observação pessoal). A intensa patrulha da região apical onde se encontra tanto o botão foliar quanto o meristema apical denota a grande importância destas estruturas. Ovos e larvas jovens de Hyalophirus infernalis raramente escapam da patrulha, apresentando altas taxas de mortalidade nos primeiros estádios de desenvolvimento. A mortalidade dos herbívoros associados a plantas ocupadas de Tachigalia parece ser considerável, apesar dos herbívoros apresentarem diversas estratégias de fuga a predação que serão descritas oportunamente.

As defesas químicas quantitativas (sensu Feeny 1970), diminuidoras da digestibilidade, parecem oferecer alguma proteção para as folhas maduras de T. myrmecophila. Porém, as altas taxas de herbivoria de folhas imaturas, na ausência das formigas, sugerem a ausência de defesas químicas eficientes. Estudos químicos têm falhado em registrar compostos secundários em Tachigalia (Dias et al. 1982). As formigas associadas a Tachigalia myrmecophila parecem exercer um papel normalmente associado às defesas quantitativas. Estes resultados corroboram a idéia de troca ecológica entre defesas químicas e biológicas sugeridas em outros sistemas (Janzen 1966, McKey 1984).

McKey (1984) sugere que a troca ecológica entre defesas químicas e biológicas em mirmecófitas pode ser modulada pela longevidade foliar. De acordo com seu argumento, em espécies que apresentam uma baixa longevidade foliar, os custos associados às defesas biológicas (ex. formigas) seriam inferiores em relação aos

custos de defesas químicas (ex. lignina e taninos), por estas não serem realocáveis durante o processo de abscisão foliar, ao contrário das colônias de formigas. A evolução da mirmecofilia em Tachigalia myrmecophila, uma espécie com excepcional longevidade foliar, parece não corroborar este modelo. Os resultados de Tachigalia myrmecophila sugerem que a evolução de mecanismos de defesas não pode ser compreendida somente a partir de uma análise de custos, mas que os benefícios associados a defesas químicas e biológicas precisam ser melhor entendidos para serem incorporados em modelos mais gerais.

Os tricomas que parecem conferir uma relevante proteção às folhas de outras mirmecófitas (Levin 1973, Davidson et al. 1989) não estão presentes nas folhas glabras de Tachigalia myrmecophila.

A atividades de poda e de limpeza em Pseudomyrmex / Tachigalia, descritas anteriormente nos sistemas Pseudomyrmex / Triplaris (Ule 1907), Pseudomyrmex / Acacia (Janzen 1967a), Pachysima / Barteria (Janzen 1972) e Azteca / Cecropia (Schupp 1986), indicam convergências funcionais nos comportamentos das formigas que pressupõem um certo grau de coevolução entre os membros da associação. No entanto, a baixa pressão de trepadeiras e epífitas na área do estudo, e a baixa incidência de queimadas naturais nas florestas tropicais chuvosas indicam uma reduzida relevância destes fatores para a evolução da mirmecofilia de Tachigalia myrmecophila. Minhas observações sobre as atividades de Pseudomyrmex concolor falham em reconhecer o aporte de qualquer tipo de detrito para o interior das domácias de Tachigalia myrmecophila. Desta forma, a mirmecotrofia não parece ser

significativa neste sistema.

A interação mutualista demonstrada entre Tachigalia myrmecophila e Pseudomyrmex concolor é mediada pelas cochonilhas Catenococcus sp. que, se alimentando da planta hospedeira, consegue sustentar a colônia de formigas associadas. Considerando que a interação entre esta formiga e a cochonilha Catenococcus sp. é uma relação benéfica para ambos os parceiros, tal qual demonstrado para outros sistemas (Way 1963, Boucher 1982, Buckley 1987), reconhece-se que o mutualismo entre Tachigalia e Pseudomyrmex é resultado de um mutualismo indireto pela interação dos três níveis tróficos (Vandermeer & Boucher 1978, Vandermeer 1980). Provavelmente esta situação pode ser extrapolada em graus distintos para as sete outras espécies de formigas dos gêneros Pseudomyrmex e Azteca que colonizam esta planta. Além de utilizarem a mesma planta hospedeira para nidificação, estas formigas incluem na sua dieta a cochonilha Catenococcus sp., que elas mantêm e defendem no interior das domácias (observação pessoal).

Tais interações, além de acentuar o caráter difuso deste sistema, sugerem um possível cenário para o surgimento de domácias em Tachigalia, de acordo com a hipótese proposta por Benson (1985). Fatores abióticos (ex. chuva) e bióticos (ex. predadores e parasitas) teriam induzido a penetração do parênquima frouxo da raque foliar das folhas de Tachigalia pelas cochonilhas. Para Pseudomyrmex concolor defender eficientemente o seu recurso alimentar houve um estreitamento espaço-temporal de sua associação com Tachigalia myrmecophila. Esta aproximação, associado a

comportamentos territoriais agonísticos cada vez mais agressivos, levaram à seleção de variantes genéticas de Tachigalia que ofereciam estruturas mais favoráveis para alimentação e proteção para as formigas e menos susceptíveis a sua danificação.

Os resistentes raios medulares primários e o eixo fistuloso das folhas de Tachigalia, citados por Bailey (1923) como ajustes mecânicos para sustentar os grandes e pesados folíolos de espécie de Tachigalia associadas ou não a formigas, permitem a retirada do material interno do pecíolo sem comprometimento da rigidez da raque, podendo ser vistas como pré-adaptações ao surgimento de domácias foliares.

Atualmente as rainhas e operárias de P. concolor, e aparentemente outras formigas associadas, são hábeis em reconhecer um pequeno estreitamento, localizado na base da raque foliar, que, ao ser perfurado, serve de acesso ao interior das domácias sem causar dano para as folhas de Tachigalia (Bailey 1923). Tal estrutura certamente é uma aquisição posterior ao surgimento da interação entre Tachigalia e as formigas associadas.

## C A P I T U L O    I I

SUCCESSÃO E DIVERSIDADE DE FORMIGAS EM UMA ÁRVORE  
MIRMECÓFITA, Tachigalia myrmecophila Ducke (Caesalpinaceae)

Carlos Roberto Sorensen Dutra da Fonseca

Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)

Departamento de Zoologia, I.B., CP.6109

Campinas, São Paulo, Brasil, CEP.13081

Palavras-Chave: Sucessão, Diversidade, Mutualismo, Mirmecófita,  
Mirmecofilia, Formigas, Tachigalia, Pseudomyrmex, Azteca

Cabeçalho: Sucessão e diversidade de formigas em uma mirmecófita

**RESUMO**

Oito espécies de formigas dos gêneros Pseudomyrmex e Azteca estão associados a Tachigalia myrmecophila Ducke (Caesalpinaceae), uma árvore mirmecófila que ocorre na floresta tropical chuvosa próxima a Manaus, Amazonas, Brasil. Estas formigas ocorrem em plantas de diferentes alturas formando uma seqüência de substituições das colônias ao longo do desenvolvimento da planta. Este padrão, observado em duas áreas de estudo, foi considerado sucessional por ser não sazonal, contínuo e direcional.

As domácias foliares de Tachigalia myrmecophila, que servem de sítio de nidificação, alimentação, e local de proteção contra as condições abióticas desfavoráveis, predadores e competidores, diferem em tamanho e número de acordo com o tamanho da planta. A baixa freqüência de plantas naturalmente desocupadas e a alta utilização de plantas colonizadas sugerem que domácia é um recurso limitante para as formigas. As diferenças quanto a demanda energética e nutricional, o potencial de expansão da colônia, os mecanismos de integração, e os comportamentos territoriais e agonísticos das formigas Pseudomyrmex spp. e Azteca spp. parecem assegurar sua coexistência. A arquitetura de Tachigalia e o processo de coevolução difusa parecem ter um papel importante na manutenção da diversidade de formigas associadas e para o surgimento e a manutenção da mirmecofilia em Tachigalia myrmecophila.



## ABSTRACT

Eight ant species of the genus Pseudomyrmex and Azteca are associated to Tachigalia myrmecophila Ducke (Caesalpinaceae), a myrmecophilous tree of the tropical rain forest near Manaus, Amazonas, Brazil. These ants occur on trees of different heights making a sequence of ant colonies substitutions during the ontogenetic development of Tachigalia myrmecophila. This pattern, observed in two study sites, was considered to be successional, since it is non-seasonal, continuous and directional.

The leaf domatia of Tachigalia myrmecophila, being a nesting and feeding sites, and also a shelter from unfavorable abiotic conditions, predators and competitors, varies in size and number with the height of the plant. The small number of naturally unoccupied plants and the great occupation efficiency suggests that domatia is an limiting resource for the ants. The differences on the energetic and nutritional needs, the potential of the colony expansion, the integration mechanisms, and the territorial and agonistic behavior of the ants seem to assure their coexistence. The architecture of Tachigalia and the process of diffuse coevolution have a significant role on the maintenance of the plant-ant diversity and to the appearance and maintenance of myrmecophily on Tachigalia myrmecophila

## INTRODUÇÃO

O grau da associação mutualística entre mirmecófitas e formigas está relacionado à qualidade e à quantidade de recursos oferecidos pela planta (Schemske 1983), assim como à eficiência dos serviços prestados pela colônia de formiga (Janzen 1966). Mirmecófitas representam recurso de alta qualidade para as formigas nelas especializadas, e parece existir uma intensa competição intraespecífica para colonização (Davidson *et al.* 1989). Quando recursos alimentares são oferecidos pelas mirmecófitas, o grau da associação entre os parceiros mutualísticos tende a se estreitar (Schemske 1983, Beattie 1985), porém a maioria das mirmecófitas neotropicais não oferece diretamente nenhum tipo de alimento (Benson 1985).

Competição interespecífica também parece existir, e esta pode levar a uma partilha de recursos por habitat quando as formigas são mais eficientes em determinados ambientes do que em outros (Benson 1985, Harada & Benson 1988, Longino 1989, Davidson *et al.* 1990). Como plantas de grande porte durante o seu desenvolvimento atravessam diferentes ambientes no gradiente vertical da floresta (Richards 1952, Bazzaz & Pickett 1980), processos de partilha podem ocorrer de modo a influenciar na diversidade de formigas associadas. Observações casuais de campo e de herbário sugerem que um padrão sucessional pode estar ocorrendo em árvores de Tachigalia (Caesalpinaceae), com formigas diferentes ocupando plantas de sub-bosque e de dossel.

Sucessão ecológica pode ser definida como um padrão não sazonal, direcional e contínuo de colonizações e extinções de

populações em um dado local (Begon et al. 1986). Apesar do termo ter sido cunhado para descrever a seqüência das espécies vegetais que sucessivamente invadem um local (Cowles 1899, Clements 1916, Tansley 1935), a literatura moderna o tem aplicado para os mais diversos organismos (Blackman & Stage 1924, Waloff 1968, Connell 1972, Price 1973).

Connell & Slatyer (1977) reconhecem três tipos de processos que podem explicar a sucessão ecológica: 1) facilitação, 2) tolerância e 3) inibição. No modelo de sucessão por facilitação apenas as espécies pioneiras estão aptas a colonizar um sítio vago, e estas aumentam as chances de colonização das espécies subseqüentes, enquanto nos modelos por tolerância e por inibição qualquer espécie pode iniciar a colonização. Reconhece-se a tolerância quando as primeiras espécies a colonizar não afetam o recrutamento e o crescimento das espécies subseqüentes, sendo que a sucessão ocorre por diferenças de história de vida. Quando a ocupação prévia retardar a ocupação por outras espécies, se reconhece a inibição.

Para descrever o suposto padrão sucessional, e avaliar os processos de partilha de recursos que mantêm a diversidade de formigas, trabalhei com as formigas dos gêneros *Pseudomyrmex* (Pseudomyrmecinae) e *Azteca* (Dolichoderinae), associada a árvore mirmecófita *Tachigalia myrmecophila* Ducke na Amazônia brasileira.

## MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi realizado nas reservas "Cabo Frio" (2°24'S, 59°52'W) e "Km 41" (2°24'S, 59°43'W) do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, sob a coordenação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e do Fundo Mundial para a Vida Silvestre (WWF-USA). As reservas são de 1000 ha de floresta densa de terra firme (Pires & Prance 1985) e ficam embutidas em floresta contínua não perturbada a aproximadamente 120 km ao norte de Manaus, Amazonas, Brasil. As reservas estão afastadas cerca de 20 km uma da outra. Uma descrição detalhada da área encontra-se no capítulo 1.

Tachigalia myrmecophila é uma árvore de dossel (30-40 m) que pode ser reconhecida por apresentar uma folha composta, com caracteristicamente 4 (3-6) pares de folíolos cartáceos. Cada folha possui uma domácia que se estende por cerca de 95% da sua raque principal que pode alcançar até cerca de 1,5 m. Tachigalia myrmecophila pode ser diferenciada de Tachigalia cf. paniculata Aublet, que ocorre na região, por apresentar um menor número de folíolos, de área maior, de maior dureza e com nervuras menos marcadas. Tachigalia myrmecophila não parece oferecer diretamente nenhuma recompensa energética ou nutricional para as formigas associadas.

Uma identificação preliminar das formigas associadas a cada planta encontrada foi feita em campo e confirmada em laboratório a partir de amostras fixadas em álcool 70%. As formigas das plantas de pequeno porte foram amostradas externamente após perturbação das colônias. Para plantas ramificadas de médio e grande porte foram

coletadas, com auxílio de peconha e podão, pelo menos duas amostras pertencentes a distintas ramificações, de modo a se verificar se toda a copa estava sendo colonizada por uma única espécie de formiga. O material testemunho está depositado na coleção entomológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e no Museu de História Natural de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP).

Duas espécies de Pseudomyrmex e seis espécies de Azteca colonizam folhas de Tachigalia myrmecophila e completarem o seu ciclo de vida no interior das domácias. Duas das seis espécies de Azteca, F e H, não foram consideradas nas análises estatísticas por insuficiência amostral ( $n < 3$ ). Pseudomyrmex concolor e P. nigrescens, do grupo Pseudomyrmex viduus, possuem uma grande afinidade filogenética e morfológica, podendo ser diferenciadas pela coloração e por diferenças na forma do clipeo (Philip Ward, comunicação pessoal). Pseudomyrmex concolor apresenta uma coloração avermelhada, enquanto Pseudomyrmex nigrescens é negra. As seis espécies de Azteca não foram identificadas até espécie, tendo sido enquadradas em morfotipos a partir de caracteres normalmente usados na taxonomia do grupo (Emery 1896). Três espécies de Crematogaster foram registradas em T. myrmecophila apenas uma única vez, sendo consideradas ocupantes oportunistas por não serem encontradas as formas sexuais no interior das domácias.

Na reserva Cabo Frio foram utilizadas plantas crescendo em um quadrante marcado de 9 ha (300 x 300 m) contínuos de terra firme. Todos os indivíduos adultos (diâmetro do tronco a 1,3 m - DAP 10

cm) de Tachigalia myrmecophila dos 9 ha foram localizados, marcados e mapeados. Dois hectares dentro dos nove, sorteados aleatoriamente, foram divididos em quadrantes de 10 x 20 m, e percorridos visando-se um censo exaustivo dos indivíduos de Tachigalia myrmecophila, independente do tamanho. Na reserva 41 as plantas foram localizadas a partir de uma amostragem por transecto de 5 Km de extensão ao longo de trilhas no local.

Para averiguar a associação entre espécies de formigas e altura da planta, colônias de formigas foram amostradas em 150 plantas de diversas alturas localizadas na reserva Cabo Frio e 41. A altura foi medida para plantas menores que 3,0 m e estimada subjetivamente para as plantas maiores. Foi aplicado uma Análise de Variância de fator único (Sokal & Rohlf 1981) para avaliar se a colonização das formigas é influenciado pela altura da planta hospedeira. Diferenças locais nas alturas de ocupação das várias espécies de formigas foram testadas por teste t (Sokal & Rohlf 1981).

A altura dos indivíduos de Tachigalia myrmecophila foi considerado, como em outros estudos (Lawton 1983), um índice da sua complexidade arquitetural. Como Tachigalia myrmecophila é uma árvore de grande porte, há um nítido incremento da complexidade estrutural ao longo do desenvolvimento dos indivíduos. As 150 plantas amostradas foram divididas em 4 categorias crescentes de complexidade arquitetural, agrupando-se as plantas cujas alturas estavam contidas no 1, 2, 3 e 4 quartil.

A diversidade da fauna de formigas associadas foi estimada a partir do método de curva de rarefação (Hurlbert 1971, Simberloff

1972, Heck, van Belle & Simberloff 1975). Este método estima o número esperado de espécies de uma comunidade a medida que se aumenta a amostra. Este índice de diversidade apresenta uma alta sensibilidade a espécies raras (Magurran 1988). Curvas de rarefação foram construídas para as 4 categorias arquiteturais de Tachigalia. Apesar dos pontos da curva não constituírem eventos independentes, foram comparados o coeficiente da regressão semi-logarítmica ( $\beta$ ), entre o número de espécies esperado e o tamanho amostral, por Análise de Variância. Foi utilizado também, a comparação das frequências observadas de formigas por Kolmogorov-Smirnov, assumindo-se a ordenação da tabela 1.

Foi avaliada a disponibilidade de hospedeiras, em função da altura, a partir das plantas recensadas nos 2 ha da reserva Cabo Frio. As plantas foram agrupadas em classes crescentes de 5 m de altura. A distribuição de altura de plantas ocupadas por colônias de formigas e desocupadas foram contrastadas pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf 1981).

O número de domácias de uma planta hospedeira e o tamanho das domácias determinam o espaço oferecido por uma planta hospedeira para a colonização por formigas. Para se avaliar como o tamanho das domácias e o espaço total disponível se alteram conforme o desenvolvimento da planta hospedeira, foram escolhidas arbitrariamente 75 plantas das duas reservas, procurando-se plantas representativas de todas as classes de altura. O espaço total disponível não foi avaliado diretamente. Assume-se que o número de folhas, e conseqüentemente o número de domácias, está associado ao DAP (diâmetro a altura do peito) da

planta hospedeira. Tachigalia myrmecophila, inicialmente cresce sem ramificações. Ao atingir um porte intermediário (10-15 m) passa a apresentar uma pequena copa que se mantém até atingir posições superiores do dossel. Esta posição é alcançada sem um engrossamento substancial do tronco. Com o posterior desenvolvimento de Tachigalia myrmecophila há um incremento substancial da biomassa aérea, pelo engrossamento dos troncos e pelo desenvolvimento de uma copa frondosa com ramificações persistentes. Para plantas com altura menor ou igual a 1,3 m atribuiu-se um DAP de 0 cm.

Em Tachigalia parece haver uma grande variabilidade no tamanho das domácias, conforme a altura da planta. Para caracterizar esta plasticidade escolhi arbitrariamente 1 folha de cada uma das 75 plantas. Variações individuais não foram consideradas. Para cada folha, após um corte longitudinal da raque, mediu-se, com paquímetro de precisão de 0,005 cm, o comprimento e a largura máxima da domácia. Como as domácias de Tachigalia mantêm a mesma forma, independentemente do seu tamanho absoluto, optou-se por utilizar a expressão comprimento x largura máxima da domácia como um índice do espaço potencial, expresso em  $\text{cm}^2$ , para ocupação das formigas. Regressões polinomiais foram utilizadas para se relacionar o DAP e o espaço da domácia com a variável independente altura. Como plântulas apresentam DAP e espaço de domácia iguais a zero, os ajustes foram feitos com o intercepto (a) sendo igual a zero (Sokal & Rohlf 1981, Wilkinson 1988).



## RESULTADOS

As espécies de formigas associadas a Tachigalia myrmecophila ocupam plantas hospedeiras de alturas distintas (Análise de Variância,  $F = 41,8$ , g.l. = [5,141],  $P < 0,001$ , Fig. 1).

Pseudomyrmex concolor ocorre em plantas de pequeno porte.

Pseudomyrmex nigrescens predomina em plantas de médio porte e, devido a uma grande amplitude, ocorre juntamente com as Azteca H, A e D. As plantas de grande porte são ocupadas principalmente pelas Azteca C, F e B.

Seqüências similares de substituição foram observadas nas reservas Cabo Frio e na reserva Km 41. Duas das espécies mais raras (Azteca F e H) só foram encontradas na reserva Cabo Frio. Na reserva Km 41 Pseudomyrmex nigrescens parece ocupar plantas hospedeiras de menor estatura (teste-t,  $t = 2,77$ , g.l. = 41,  $P < 0,01$ ), enquanto Pseudomyrmex nigrescens e Azteca C apresentam um padrão de ocupação bastante similar nas duas reservas (teste-t,  $P > 0,05$ , Tabela 1).

Plantas de Tachigalia myrmecophila de grande porte estão associadas a uma diversidade de formigas superior às plantas de menor complexidade estrutural (Fig. 2). As 4 curvas de diversidade se diferenciaram significativamente quanto ao coeficiente da regressão (Tabela 2a). Todos os contrastes feitos por Kolmogorov-Smirnov também mostraram-se altamente significativo ( $P < 0,001$ ), com exceção do contraste entre a curva 1 e 2 (Tabela 2b).

Das 270 Tachigalia myrmecophila encontradas em dois hectares contínuos de mata, 196 (72%) apresentam troncos de 1 m de altura,

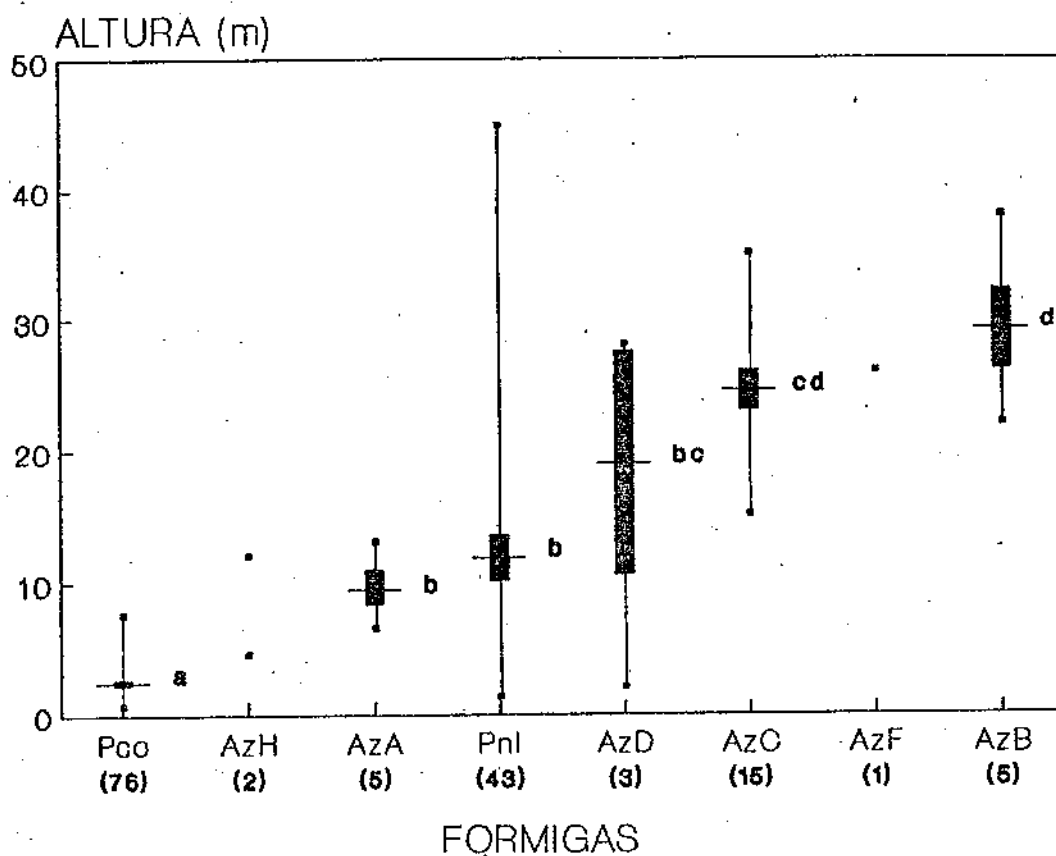


Figura 1- Alturas de plantas de *Tachigalia myrmecophila* ocupadas por formigas *Pseudomyrmex* (2 spp.) e *Azteca* (6 spp.). As médias são as linhas horizontais; os retângulos compreendem  $\pm 1$  erro padrão; as linhas verticais representam a amplitude amostral; os pontos representam plantas individuais. O tamanho amostral encontra-se entre parenteses. Espécies com médias que não diferem significativamente ao nível de 5% por Análise de Variância apresentam a mesma letra.

Tabela 1- Alturas de *Tachigalia myrmecofila* colonizadas por diferentes especies de formigas nas reservas Cabo Frio e 41. Os valores acima são a médias e entre parenteses o tamanho amostral. O mínimo e o máximo encontram-se abaixo entre parenteses. Formigas ordenadas conforme valores médios total. Teste t,  $P < 0,05$  (\*).

FORMIGAS	CABO FRIO	KM 41	TOTAL
P.concolor	2,3 (41) (0,7 - 7,5)	2,6 (35) (0,8 - 6,5)	2,5 (76) (0,7 - 7,5)
Azteca H	-	8,3 (2) (4,5 - 12,0)	8,3 (2) (4,5 - 12,0)
Azteca A	12,0 (1) -	9,0 (4) (6,5 - 13,0)	9,6 (5) (6,5 - 13,0)
P.nigrescens*	14,9 (28) (1,3 - 45,0)	5,9 (15) (1,6 - 17,0)	11,7 (43) (1,3 - 45,0)
Azteca D	27,5 (2) (27,0 - 28,0)	2,0 (1) -	19,0 (3) (2,0 - 28,0)
Azteca C	24,5 (6) (17,0 - 35,0)	24,6 (9) (15,0 - 30,0)	24,5 (15) (15,0 - 35,0)
Azteca F	-	26,0 (1) -	26,0 (1) -
Azteca B	38,0 (1) -	27,0 (4) (22,0 - 35)	29,2 (5) (22,0 - 38,0)

NUMERO ESPERADO DE ESPECIES

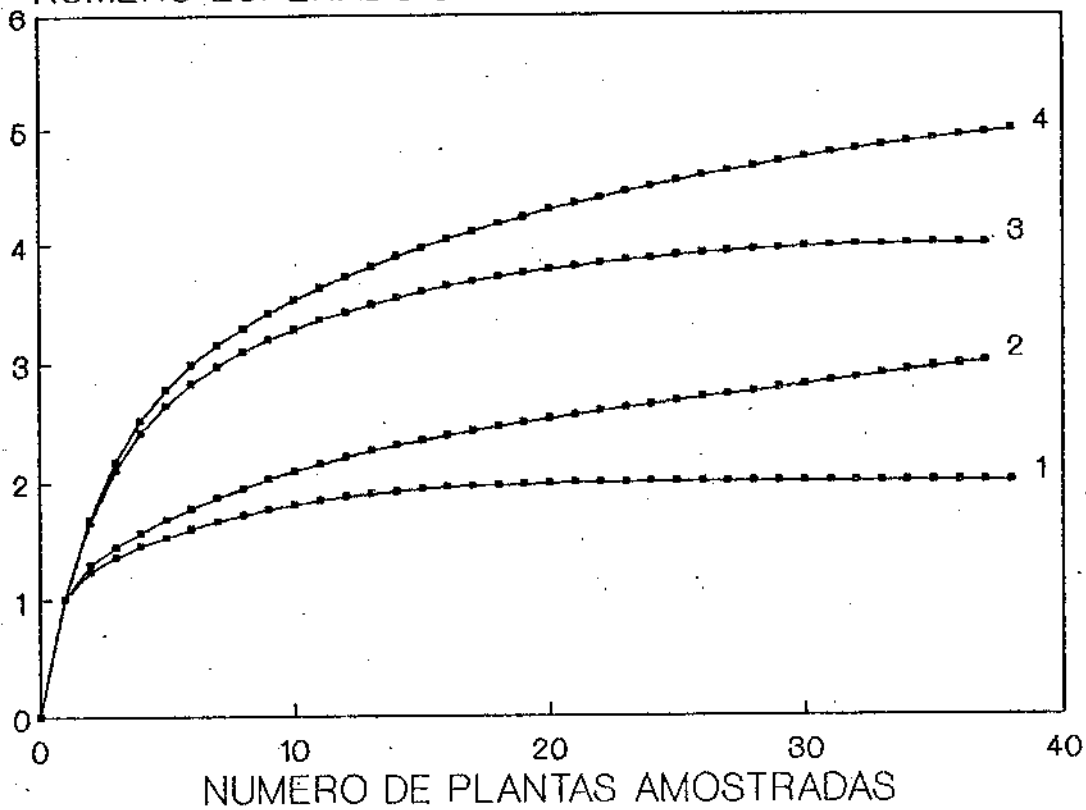


Figura 2 - Diversidade de formigas associadas a plantas de *Tachigalia myrmecophila* de crescentes classes de altura ( $1 < 2 < 3 < 4$ ). O método de rarefação é bastante sensível a espécies raras. A riqueza de espécies influencia o ponto terminal, enquanto a equitabilidade determina a forma da curva.

Tabela 2- Efeito da altura de *Tachigalia myrmecophila* na diversidade de formigas associadas. As classes de altura correspondem ao 1, 2, 3 e 4 quartil. N representa o tamanho amostral. a) Regressão Semi-logarítmica aplicada a curva de rarefação. Os coeficientes das regressões foram comparados por Análise de Variância. R2 é o coeficiente de determinação. b) Distribuições observadas das espécies de formigas em cada classe de altura. Contrastes por Kolmogorov-Smirnov.

Tabela 2a

C	N	Altura	Regressão	R2	F	P
1	38	0,65 - 1,7	$y = 0,627x + 1,113$	0,933	155,7	<0,001
2	37	1,75 - 4,0	$y = 1,348x + 0,793$	0,986	59,6	<0,001
3	37	4,05 - 13,0	$y = 1,859x + 1,295$	0,972	91,9	<0,001
4	38	14,00 - 45,0	$y = 2,556x + 0,969$	0,998		

Tabela 2b

Classe	N	PCON	AZH	AZA	PNIG	AZD	AZC	AZF	AZB
1	38	33	0	0	5	0	0	0	0
2	37	31	0	0	5	1	0	0	0
3	37	12	2	5	18	0	0	0	0
4	38	0	0	0	15	2	15	1	5

Obs: Todos os contrastes mostraram-se altamente significativo (P < 0,001) pelo teste de Kolmogorov-Smirnov, com exceção do contraste entre as classes 1 e 2.

enquanto apenas 8 (3%) ultrapassam 25 m. A distribuição diferencial de altura para plantas desocupadas e ocupadas (Kolmogorov-Smirnov,  $D_{max} = 0,667$ ,  $n_1 = 62$ ,  $n_2 = 208$ ,  $P < 0,001$ , Fig. 3) sugere que as maiores taxas de mortalidade na população de Tachigalia ocorrem exatamente nas fases jovens de estabelecimento, onde há ausência de domácias, e conseqüentemente, ausência de proteção por formigas. Das 66 plantas com domácias apenas 4 (6%) não encontravam-se colonizadas, o que sugere que domácia pode ser um recurso limitante para a comunidade de formigas associadas a Tachigalia myrmecophila.

Pseudomyrmex concolor e Pseudomyrmex nigrescens foram as formigas mais freqüentes do censo realizado, ocorrendo respectivamente em 58,1% (36) e 32,3% (20) das 62 plantas ocupadas. Algumas Azteca do dossel, por predominarem em plantas de grande porte que ocorrem em uma densidade relativamente baixa, acabam por apresentar freqüências bastante inferiores em relação às das formigas do sub-bosque.

A curva que relaciona o diâmetro do tronco (DAP) com a altura de Tachigalia myrmecophila ( $DAP = 0,618 x + 0,017 x^2$ ,  $n = 75$ ,  $P < 0,001$ ) evidencia o crescente oferecimento de domácias conforme o desenvolvimento da planta hospedeira (Fig.4). Plantas de até 10 m de altura apresentam apenas algumas dezenas de domácias. Quando a planta se ramifica, a ordem de grandeza se modifica gradualmente até árvores emergentes onde o número de domácias pode atingir, por estimativa subjetiva, dezenas de milhares.

O espaço das domácias de Tachigalia myrmecophila varia conforme a altura da planta hospedeira ( $Y = 6,804 x - 0,649 x^2 + 0,021 x^3 - 0,001 x^4$ ,  $n = 75$ ,  $P < 0,001$ ). Plantas com cerca de até 0,7 m de altura não apresentam domácias. Após este limiar, as domácias passam a apresentar tamanho crescente até plantas de 5 a 10 m nas quais as domácias atingem 40 cm<sup>2</sup>, o seu maior tamanho. Conforme as plantas se desenvolvem o tamanho das domácias diminui progressivamente (Fig. 5), até casos extremos onde deixam de existir em algumas plantas emergentes.

#### DISCUSSÃO

A complexidade do habitat é um dos fatores determinantes da diversidade de organismos em uma dada comunidade (MacArthur & Wilson 1967). Quando o sistema inclui os insetos fitófagos, a arquitetura da planta hospedeira explica parte da diversidade encontrada (Price 1977, Moran 1980, Neuvonen & Niemela 1981, Lawton 1983, Leather 1986). O efeito do tamanho da planta hospedeira sobre a diversidade de formigas associadas a Tachigalia myrmecophila é uma forte evidência que a complexidade arquitetural das mirmecófitas influencia no número e na freqüência das espécies de formigas associadas. A comparação intraespecífica entre plantas jovens e maduras nos permite isolar os componentes geográficos e históricos que, em sistemas parasitas/hospedeiros, explicam uma razoável fração da variação encontrada na fauna associada (Strong, Lawton & Southwood 1984). Comparações interespecíficas entre mirmecófitas parecem corroborar estes resultados (Davidson et al. 1989, observação pessoal), apesar de

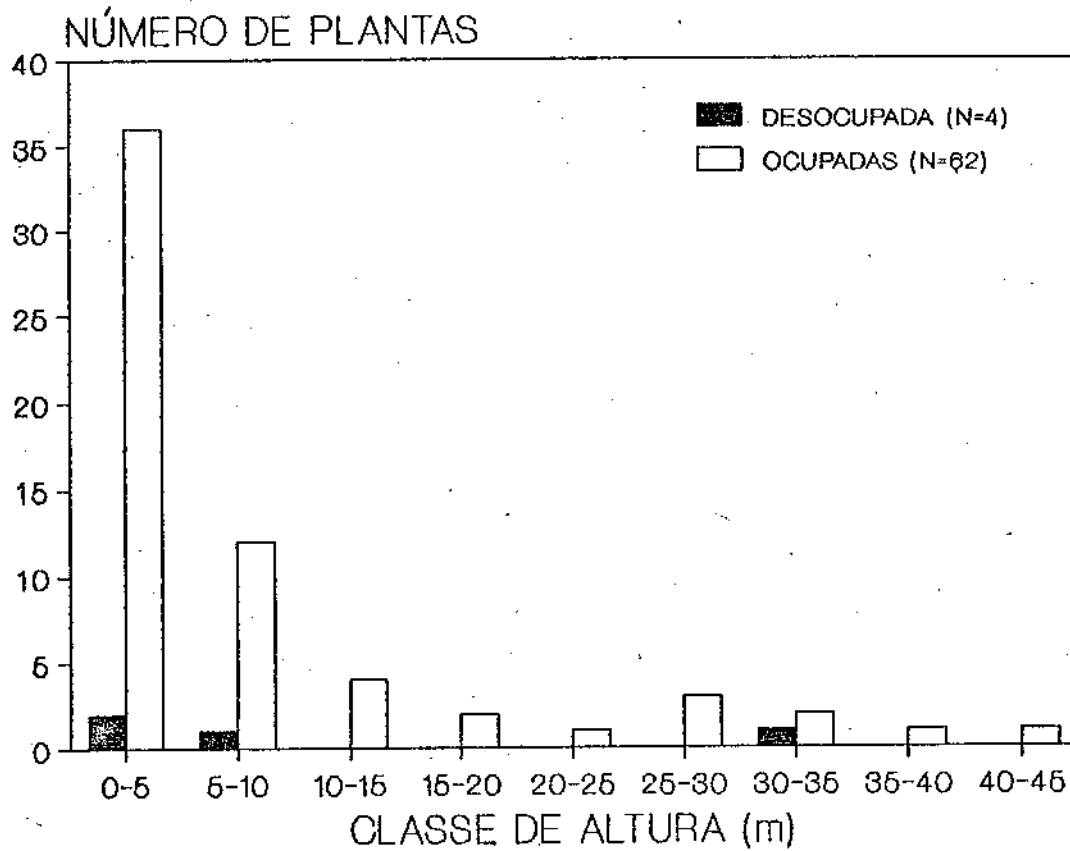


Figura 3- Distribuição diferencial de altura de plantas ocupadas de *Tachigalia myrmecophila* (N = 62) e desocupadas (N = 4). Duzentos e quatro plântulas estavam desocupadas por não apresentarem domácias.



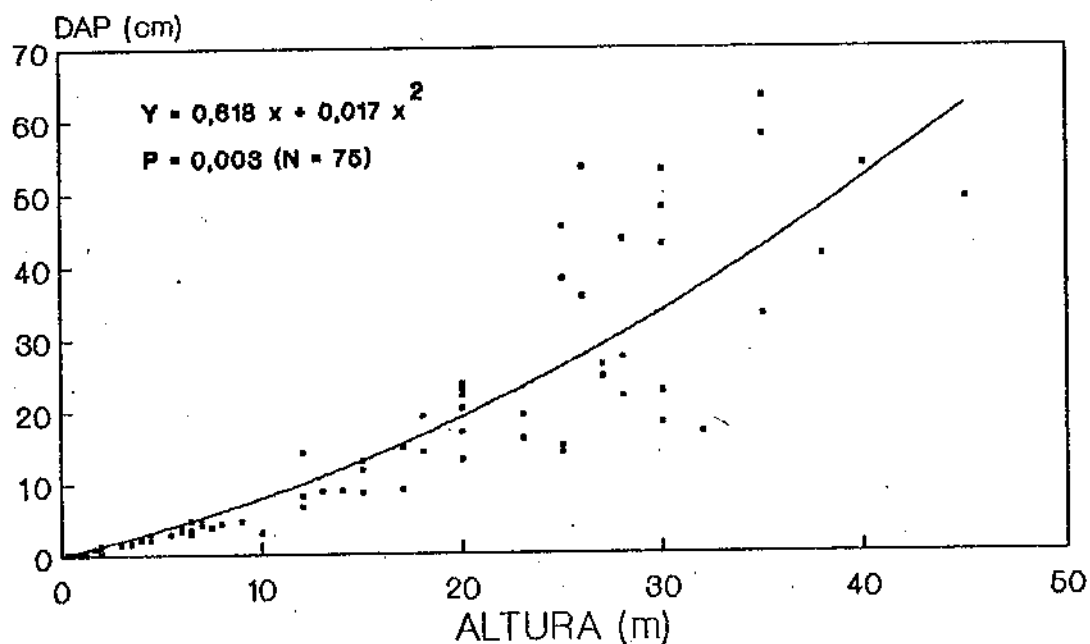


Figura 4- Relação entre o DAP e a altura em Tachigalia mirmecophila. Ajuste por regressão polinomial. Nota-se o aumento em espalhamento dos pontos a partir de 25 m, sugerindo o alcance da altura adulta com crescimento subsequente em diâmetro.

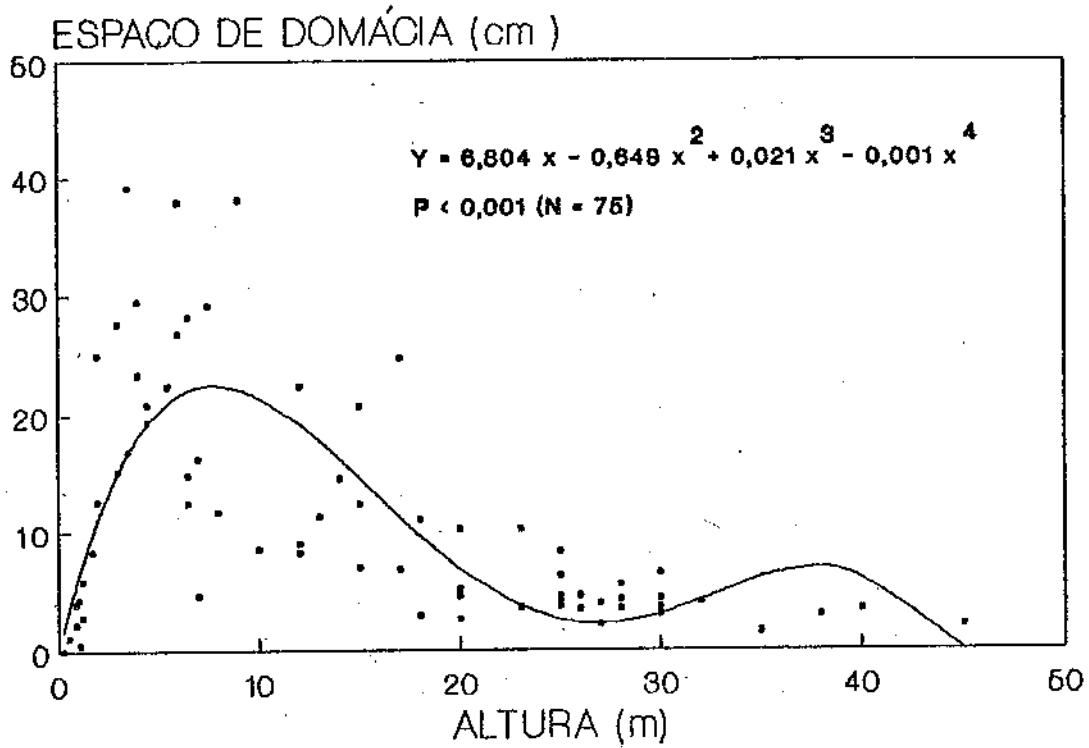


Figura 5- Variação do espaço (comprimento x largura) de domácia por folha de *Tachigalia myrmecophila* em relação à altura da planta. Ajuste por regressão polinomial. Cada ponto representa uma planta.

constituírem somente evidências circunstanciais. Em Tachigalia myrmecophila, uma árvore de grande porte, registrou-se localmente 8 espécies de formigas associadas a suas domácias. No Peru, plantas de médio porte, como Cordia nodosa, apresentaram mais espécies de formigas (6 spp.) do que pequenos arbustos de Maieta guianensis (2 spp., Davidson et al. 1989).

Os três critérios propostos por Begon et al. (1986) para sucessão ecológica; a não sazonalidade, a direcionalidade e a continuidade; foram satisfeitos pelo sistema estudado. Durante dois anos consecutivos de trabalho de campo observei que as colônias de formigas em Tachigalia myrmecophila são perenes. Estas observações parecem se estender à diversas outras espécies de mirmecófitas desta área de estudo (comunicação pessoal). Sazonalidade foi observada somente na produção das formas sexuais.

A raridade de plantas desocupadas sugere que a substituição das espécies ocorre de modo contínuo, sendo que o processo de extinção da colônia residente coincide com o período de estabelecimento da colônia invasora. Em três ocasiões constatei a presença de Pseudomyrmex concolor ocupando as domácias inferiores de uma planta hospedeira, enquanto Pseudomyrmex nigrescens ocupava as domácias apicais.

A direcionalidade na seqüência das substituições é evidente pelo padrão de ocupação apresentado pelas formigas associadas a Tachigalia myrmecophila, sendo a sua ordenação fruto de processos que relacionam o recurso oferecido pela planta com as distintas histórias de vida das formigas associadas.

O padrão de ocupação da mirmecófito Tachigalia myrmecophila

por formigas Pseudomyrmex e Azteca é provavelmente um produto da colonização e da extinção das colônias e sugere múltiplas substituições das colônias de formigas em uma mesma planta hospedeira durante o seu desenvolvimento. Minhas observações sugerem que o número de formigas ao qual determinada planta se associa durante a sua vida não pode ser previsto a priori, pois é dependente de processos estocásticos de colonização e de extinção das colônias.

As Pseudomyrmex spp. e Azteca spp. estão associadas, na área deste estudo, a Tachigalia myrmecophila e a Tachigalia cf. paniculata, não parecendo ocorrer em outras mirmecófitas sintópicas (observação pessoal). A baixa freqüência de plantas desocupadas e a alta utilização das plantas ocupadas de Tachigalia sugerem que domícia é um recurso limitante para as formigas nela especializada. A competição interespecífica pode, assim, ser um importante mecanismo envolvido da estruturação desta comunidade.

O padrão de sucessão em Tachigalia sugere que a coexistência da fauna de formigas é assegurada por partilha de recursos associada a mudanças de habitats. Durante o desenvolvimento de Tachigalia myrmecophila, há modificações acentuadas na altura da planta, no número de ramificações, no número de folhas, e no tamanho das folhas e das domícias. Além disto, as plantas estão submetidas a gradientes verticais crescentes de luminosidade, temperatura, ventilação e decrescente de umidade e gás carbônico (Richards 1952). Esta acentuada variabilidade do habitat, associada a diferenças específicas nas histórias de vida das formigas, torna possível a partição de recursos.

Preferências específicas das formigas quanto ao sítio de nidificação, associadas a sua grande variabilidade em Tachigalia myrmecophila, explicam consistentemente a sua coexistência.

Plantas jovens não ramificadas de sub-bosque apresentam um número baixo de domácias, de grande estabilidade temporal dado pela alta longevidade foliar (veja capítulo 1), que só podem servir como sítio de nidificação para formigas que tenham uma taxa reduzida de crescimento da colônia. Árvores ramificadas, localizadas em locais privilegiados do dossel, por apresentarem alguns milhares de folhas, que parecem ser trocadas anualmente (observação pessoal), são ocupadas por espécies que apresentam uma alta capacidade expansiva, mecanismos desenvolvidos de integração da colônia e uma eficiente atividade de patrulha. O grande tamanho das domácias apresentado por plantas de sub-bosque permite o seu aproveitamento por espécies de formigas que necessitam de um maior espaço para o desenvolvimento da prole. Além disto, permite a colonização de formigas que apresentam um tamanho corporal mais avantajado (Pseudomyrmex spp.). Azteca A e C, quando ocorrem em plantas com domácias grandes, dividem com cartão seu interior em dezenas de pequenos compartimento. Plantas de dossel, por apresentarem domácias exíguas, são colonizadas eficientemente por formigas que conseguem apresentar um alto grau de integração, mesmo mantendo poucas operárias por compartimento (e.g. Azteca B).

Todas as espécies de Pseudomyrmex e Azteca incluem em sua dieta as cochonilhas Catenococcus sp que são mantidas no interior das domácias de Tachigalia myrmecophila. A ingestão destas cochonilhas provavelmente mantem um nível basal de energia e

nutriente que deve ser complementado por presas externas. Para Pseudomyrmex concolor esta complementação parece ser mínima, pois em nenhuma ocasião observei presas sendo levadas para o interior das domácias. Em Azteca spp. a contribuição de presas externas parece ser mais significativa, apesar do pequeno número de observações.

Uma hierarquia de dominância interespecífica, mediada por comportamentos agressivos, provavelmente está refletida na ordenação da sucessão, como sugerido para outras mirmecófitas (Belt 1874, Davidson et al. 1989) e para outros sistemas (Savolainen, R. & K. Vepsäläinen 1988). O resultado do embate entre Pseudomyrmex concolor e Pseudomyrmex nigrescens parece depender fundamentalmente da defesa da região apical. Como rainhas aladas preferencialmente escolhem folhas imaturas para colonizar, a intensa atividade de patrulha, contínua durante 24 hs na região apical, parece prevenir a sua colonização efetiva. A colônia que domina a porção superior da copa tende a permanecer, enquanto que colônias localizadas abaixo tendem a ser eliminadas por interações agressivas ou pelo processo de abscisão foliar. Interações agressivas observadas entre Pseudomyrmex concolor e formigas oportunistas de Camponotus spp. caracteristicamente terminavam com o abandono da planta por Camponotus, enquanto que os encontros com algumas agressivas Crematogaster spp. induziam uma aparente diminuição da atividade externa de Pseudomyrmex.

Comportamentos específicos de procura de planta hospedeira pelas rainhas fecundadas também parecem responder por parte da estratificação observada. Em doze ocasiões observei rainhas de

Pseudomyrmex concolor iniciando colonização em plantas jovens de Tachigalia myrmecophila e, apesar do grande número de aladas de Azteca spp. constatado nas domácias de plantas de dossel, nunca registrei rainhas destas espécies tentando colonizar plantas deste estrato.

As densidades das colônias das formigas associadas ao dossel necessariamente são inferiores as densidades das formigas de sub-bosque, devido à alta assimetria na distribuição das freqüências de plantas em relação a classes de altura. Em termos de biomassa, no entanto, as diferenças provavelmente se invertem, já que uma única árvore adulta de Tachigalia podem abrigar um número de formigas equivalente a centenas de plantas jovens.

O caráter pioneiro da história de vida de P. concolor, por permitir o aproveitamento das plantas extremamente pequenas, faz com que ela seja a mutualista mais freqüente deste estudo. As rainhas de P. concolor localizam plantas desocupadas para iniciar a colonização, tendo sido registradas freqüentemente de 2 a 6 rainhas cooperando para esta tarefa. Colônias com cerca de 80 operárias podem iniciar a produção de formas sexuais. Como colônias de P. concolor não alcançam tamanhos extraordinários por estarem limitadas pelo espaço disponível em plantas jovens (observação pessoal), elas parecem sobreviver sob baixas quantidades de energia e nutrientes. Todas estas especializações na história de vida de Pseudomyrmex concolor, que não estão presentes na espécie filogeneticamente próxima Pseudomyrmex nigrescens (P. Ward, comunicação pessoal), levam a uma reprodução precoce e a eficiência em colonizar plantas jovens que ocorrem

agregadamente em borda de clareiras. Um acentuado efeito de prioridade (quem coloniza primeiro tem maior chance de sobreviver) provavelmente causa uma competição intraespecífica suficiente para explicar tais especializações. Um mecanismo de reconhecimento por colônia é necessário, tendo sido descrito, em Pseudomyrmex ferruginea da mirmecófita Acacia, feromônios que permitem uma marcante incompatibilidade entre suas colônias (Mintzer 1982, Mintzer and Vinson 1985).

Dois processos aparentemente contraditórios estão associados ao padrão de sucessão das formigas em Tachigalia myrmecophila. Enquanto a territorialidade e a agressividade intra e interespecífica das formigas associadas a Tachigalia myrmecophila conferem um forte componente inibitório à sucessão (sensu Connell & Slatyer 1977), a natureza mutualística da associação entre cada formiga e a mirmecófita, determinando o desenvolvimento da hospedeira, aparentemente confere um incremento à velocidade das substituições na sucessão seqüencial de formigas, corroborando o modelo de facilitação proposto por Connell & Slatyer (1977).

O aparecimento de especializações e o aumento da eficiência de ocupação pelas formigas, selecionados por competição intraespecífica, provavelmente beneficiam a mirmecófita. A aparente contradição entre inibição e facilitação na atuação das formigas é desfeita se considerarmos que incrementos no valor adaptativo de Tachigalia são refletidos beneficentemente para todos os componentes do sistema. Em uma situação hipotética, onde as formigas do dossel falham em defender as folhas contra herbívoros, diminuindo a produção de sementes, haveria um comprometimento



direto na população de Pseudomyrmex concolor que domina as plantas de sub-bosque. Uma maior eficiência na detecção de predadores de sementes especializados levaria a uma maior regeneração.

A competição interespecífica por planta hospedeira parece explicar razoavelmente o padrão sequencial de ocupação. Em contraste, é difícil ver como o mutualismo formiga-planta discutido aqui poderia estabelecer ou manter este padrão por seleção individual. Eu considero que o suposto mutualismo entre os diversos componentes do sistema é um produto secundário das interações ao invés de ser a causa das divergências nos padrões de ocupação. Uma situação análoga à encontrada em Tachigalia foi verificada em uma seqüência de mutualismos de plantas de floração sazonal competindo interespecificamente por polinizadores (Waser & Real 1979).

A velocidade do processo de sucessão pode ser alterada por fatores modificadores bióticos e abióticos. Assim, a herbivoria sofrida pelas folhas de Tachigalia comprometem significativamente o seu crescimento apical. Desta forma, os herbívoros, por diminuírem as taxas de desenvolvimento das plantas hospedeiras, atuam de forma a retardar o processo de sucessão. A precipitação local afeta a emissão foliar, e o conseqüente crescimento apical (veja capítulo 1), funcionando como um modificador abiótico da velocidade da sucessão.

A coevolução pareada corroborada em outros sistemas (Ehrlich & Raven 1965, Gilbert 1975), levou à formulação de modelos teóricos para o mutualismo que exploram as condições sob as quais permanece a estabilidade da relação (May 1973, Vandermeer &

Boucher 1978, Slatkin & Maynard-Smith 1979, Addicot 1981, Dean 1983). Em mirmecófitas, este tipo de abordagem foi estimulada pelos trabalhos de Janzen (1966, 1967a) que, com suas descrições detalhadas acerca da evolução da mirmecofilia em Acacia cornigera e sua estreita relação com Pseudomyrmex ferruginea, sugerem um alto grau de estabilidade nos sistemas entre formigas e planta.

Com uma melhor caracterização da variação geográfica da composição taxonômica das formigas associadas a mirmecófitas (Schemske 1983, Beattie 1985, Benson 1985, Huxley 1986, Davidson et al. 1989, Longino 1989) e com a aplicação de métodos cladísticos no esclarecimento dos padrões filogenéticos (Brooks & Bandoni 1988, P. Ward, manuscrito), parece claro que a coevolução pareada constitui mais a exceção do que a regra em sistemas entre formigas e plantas. Os modelos teóricos recentes têm assimilado os padrões encontrados na natureza e passaram a abordar as restrições aos processos evolutivos que levam à evolução de mutualismos não específicos (Howe 1984, Law & Koptur 1986). O processo de coevolução difusa (Futuyma & Slatkin 1983) e a coadaptação, ou seja, a compatibilidade fortuita na interação de caracteres com distintas histórias evolutivas, parecem ser os modelos atualmente concorrentes.

A co-ocorrência de Pseudomyrmex e Azteca, no padrão de sucessão em Tachigalia myrmecophila, contribuindo positivamente para o seu valor adaptativo, é um fato que falseia a hipótese de coevolução pareada no surgimento e manutenção das características associadas à mirmecofilia em Tachigalia.

As espécies Pseudomyrmex concolor e P. nigrescens, ambas

pertencentes ao grupo Pseudomyrmex viduus, são consideradas estreitamente relacionadas (P. Ward, comunicação pessoal). Na área do estudo, ambas ocorrem em Tachigalia myrmecophila e em Tachigalia cf. paniculata. Isto sugere que um grupo de Pseudomyrmex sofreu radiação adaptativa após o surgimento da associação com Tachigalia, corroborando a evolução do mutualismo por coevolução difusa (Futuyma & Slatkin 1983), tal qual formulado por Ward (manuscrito).

Apesar de a cladogênese do gênero Azteca, com aproximadamente 150 espécies, estar longe de se encontrar razoavelmente resolvida, as 6 espécies de Azteca que foram registradas em Tachigalia myrmecophila não pertencem a um mesmo grupo monofilético (Ana Harada, comunicação pessoal). Estes registros sugerem que a coadaptação foi o processo primordial na associação entre Azteca e Tachigalia. A proximidade filogenética entre as Azteca C e D (grupo Azteca alfari), sugerida pela similaridade morfológica (Benson, comunicação pessoal), sugerem uma posterior radiação adaptativa.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFIAS

- Addicot, J.F. 1981. Stability properties of 2-species models of mutualism: simulation studies. Oecologia (Berlin) 49: 42-49.
- Bailey, I.W. 1923. Notes on neotropical ant-plants. II. Tachigalia paniculata Aubl. Botanical Gazette 75: 27-41.
- Bazzaz, F. A. & S.T.A. Pickett 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 287-310.
- Beattie, A.J. 1985. The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualism. Cambridge, London. 334 pp.
- Beattie, A.J. 1989. Myrmecotrophy: plants fed by ants. Trends in Ecology and Evolution 4: 172-176.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1986. Ecology. Blackwell, Oxford. 876 pp.
- Begon, M. & M. Mortimer. 1986. Population Ecology. Blackwell, Oxford, 220 pp.
- Belt, T. 1874. The Naturalist in Nicaragua. London. 403 pp.
- Benson, W.W. 1985. Amazon Ant-Plants. pp. 239-266. In: Prance, G. & T. Lovejoy (eds.). Amazonia. Pergamon press, New York.
- Bentley, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Annual Review of Ecology and Systematics 8: 407-428.
- Bentley, S. & J.B. Whittaker. 1979. Effects of grazing by a chrysomelid beetle, Gastrophysa viridula on competition between Rumex obtusifolius and Rumex crispus. Journal of Ecology 67: 79-90.

- Bentley, S., J.B. Whittaker & A.J.C. Malloch. 1980. Field experiments on the effects of grazing by a chrysomelid beetle (Gastrophysa viridula) on seed production and quality in Rumex obtusifolius and Rumex crispus. Journal of Ecology 68: 671-674.
- Bequaert, J. 1922. Ants of the American Museum Congo Expedition. A contribution to the myrmecology of Africa. IV. Ants in their diverse relations to the plant world. Bulletin of the American Museum of Natural History 45: 333-583.
- Blackman, M.W. & H.H. Slage. 1924. On the succession of insects living in the bark and wood of dying, dead and decaying hickory. New York State Col. Forest University Technology Publication 17:1-269.
- Boucher, D.H., S. James & K.H. Keeler. 1982. The ecology of mutualism. Annual Review of Ecology and Systematics 13: 315-347.
- Buckley, R.C. 1987. Interactions involving plants, Homoptera, and ants. Annual Review of Ecology and Systematics 18: 111-135.
- Brooks, D.R. & S.M. Bandoni. 1988. Coevolution and relicts. Systematic Zoology 37: 19-33.
- Brown, V.K.; A.C. Gange; I.M. Evans & A.L. Storr. 1987. The effect of insect herbivory on the growth and reproduction of two annual Vicia species at different stages in plant succession. Journal of Ecology 75: 1173-1189.
- Clements, F.E. 1916. Plant Succession. Carnegie Institution Washington Publication 242. 512 pp.
- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. Nature 284: 545-546.

- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecological Monographs 53: 209-233.
- Coley, P.D. 1988. Effects on plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. Oecologia 74: 531-536.
- Connell, J.H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. Annual Review of Ecology and Systematics 3: 169-192.
- Connell, J.H. & R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist 111: 1119-1144.
- Cowles, H.C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. Botanical Gazette 27: 97-117.
- Davidson, D.W., R.R. Snelling & J.T. Longino. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. Biotropica 21: 64-73.
- Davidson, D.W., R.B. Foster, R.R. Snelling & P.W. Lozada. 1990. Variable composition of some tropical ant-plant symbioses. pp. In: Price, P. (ed.). Herbivory: Tropical and Temperate Perspectives. Wiley & Sons, New York.
- Davidson, D.W. & B.L. Fisher. Manuscript. Ant-plant symbioses: framing the questions. 36 pp.
- Dias, S.M.C., J.G.S. Maia, Z.S. Ferreira & O.R. Gottlieb. 1982. The chemistry of Brazilian Leguminosae. LX. Indolylacetic acid from Tachigalia paniculata. Acta Amazônica 12: 805-807.

- Dean, A.M. 1983. A simple model of mutualism. American Naturalist 121: 409-417.
- Dwyer, J.D. 1954. The tropical American genus Tachigalia Aubl. (Caesalpinaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 41: 223-261.
- Ehrlich, P.R. & P.H. Raven. 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution 18: 586-608.
- Emery, C. 1894. Studio monografico sul genere Azteca Forel. Memorie della Reale Accademia della Scienze Istituto dei Bologna 5: 319-352.
- Feeny, P.P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology 51: 565-581.
- Feeny, P.P. 1975. Biochemical coevolution between plants and their insects herbivores. 1-19 pp. In. L.E. Gilbert & P.H. Raven. Coevolution of Animals and Plants. University of Texas, Austin.
- Foster, R.B. 1977. Tachigalia versicolor is a suicidal tropical tree? Nature 268: 624-626.
- Futuyma, D. & M. Slatkin. 1983. Coevolution. Sinauer, Sunderland. 555 pp.
- Gilbert, L.E. 1975. Ecological consequences of coevolved mutualism between butterflies and plants. pp. 210-240. In: Gilbert, L.E. & P.R. Raven. Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press, Austin.

- Harada, A.Y. & W.W. Benson. 1988. Espécies de Azteca (Hymenoptera, Formicidae): distribuição geográfica e considerações ecológicas. Revista Brasileira de Entomologia 32: 423-435.
- Hocking, B. 1970. Insect associations with the swollen thorn acacias. Transactions of the Royal Entomological Society of London. 122: 211-255.
- Holdridge, L.R. 1967. Life Zone Ecology. Rev. ed. San José: Tropical Sciences Center. pp.
- Howe, H.F. 1984. Constraints on the evolution of mutualisms. American Naturalist 123: 764-777.
- Huxley, C.R. 1978. The ant-plants Myrmecodia and Hydnophytum (Rubiaceae) and the relationship between their morphology, ant occupants, physiology and ecology. New Phytologist 80: 231-268.
- Huxley, C.R. 1986. Evolution of benevolent ant-plant relationships. pp.257-282. In: Juniper, B. & R. Southwood (eds.) Insects and the Plant Surface. Edward Arnold, London.
- 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. University of Kansas Science Bulletin 47: 315-558.
- Janzen, D.H. 1967b. Fire, vegetation structure, and the ant x acacia interaction in Central America. Ecology 48: 26-35.
- Janzen, D.H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant Azteca as an allelopathic agent of Cecropia. Ecology 50: 147-153.



- Janzen, D.H. 1970. Escape of Cassia grandis L. beans from predators in time and space. Ecology 52: 964-979.
- 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.
- Kleinfeld, S.E. 1978. Ant-gardens: the interaction of Codonanthe crassifolia (Gesneriaceae) and Crematogaster longispina (Formicidae). Ecology 59: 449-456.
- Kulman, H.M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. Annual Review of Entomology 16: 289-324.
- Law, H.F. & S. Koptur. 1986. On the evolution of non-specific mutualism. Biological Journal of the Linnean Society 27: 251-267.
- Lawton, J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. Annual Review of Entomology 28: 23-29.
- Lawton, J.H. 1984. Herbivore community organization: general model and specific tests with phytophagous insects. pp. 329-352. In: Price, P.W., C.N. Slobodchikoff & W.S. Gaud (eds.). A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems. Wiley, New York. 515 pp.

- Leather, S.R. 1986. Insect species richness of the British Rosaceae: the importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species-area relationship. Journal of Animal Ecology 55: 841-860.
- Levin, D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. Quarterly Review of Biology 48: 3-15.
- Longino, J.T. 1989. Geographic variation and community structure in an ant-plant mutualism: Azteca and Cecropia in Costa Rica. Biotropica 21: 126-132.
- Louda, S.M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub Haplopappus squarrosus (Asteraceae) by flower- and seed-feeding insects. Journal of Ecology 70: 43-53.
- Magurran, A.E. 1988. Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton, New Jersey. 179 pp.
- May, R.M. 1973. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton University Press, New Jersey. 265 pp.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. Science 226: 537-539.
- Maschinski J. & T.G. Whitham. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. American Naturalist 134: 1-19.
- McArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton. 202 pp.
- McKey, D. 1984. Interaction of the ant-plant Leonardoxa africana (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. Biotropica 16: 81-99.

- McKey, D. manuscrito. Why Tachigalia (Leguminosae) waits so long to flower: a new hypothesis. 30 pp.
- Mintzer, A. 1982. Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the Acacia-Ant Pseudomyrmex ferruginea. Behavior Ecology and Sociobiology 10: 165-168.
- Mintzer, A. & S.B. Vinson. 1985. Kinship and incompatibility between colonies of the acacia ant Pseudomyrmex ferruginea. Behavior Ecology and Sociobiology 17: 75-78.
- Moran, V.C. 1980. Interactions between phytophagous insects and their Opuntia hosts. Ecological Entomology 5: 153-164.
- Neuvonen, S. & P. Niemela. 1981. Species richness of macrolepidoptera on finish deciduous trees and shrubs. Oecologia 51: 364-360.
- Nimer, E. 1979. Climatologia do Brasil. SUPREN & IBGE, Rio de Janeiro. 421 pp.
- Pires, J.M. & G.T. Prance. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. pp.109-145. In. G. Prance & T. Lovejoy (eds.). Amazonia. Pergamon, New York.
- Price, P.W. 1973. Parasitoid strategies and community organization. Environmental Entomology 2: 623-626.
- Price, P.W. 1977. General concepts on the evolutionary biology of parasites. Evolution 31: 405-420.
- Rankin-de-Merona, J.M., G.T. Prance, M.F. Silva, W.A. Rodrigues & M. Uchling. No prelo. Resultados preliminares de um levantamento florestal de 31 ha de terra firme na Amazonia central: descrição geral da vegetação e dados taxonômicos. Acta Amazonica.

- Reichle, D.E., R.A. Goldstein, R.I. Van Hook, Jr. & G.J. Dodson.  
1973. Analysis of insect consumption in a forest canopy.  
Ecology 54: 1076-1084.
- Richards, P.W. 1952. The Tropical Rain Forest: an Ecological Study. Cambridge University Press, Cambridge. 450 pp.
- Rickson, F.R. 1979. Absorption of animal tissue breakdown products into a plant stem -- the feeding of a plant by ants.  
American Journal of Botany 66: 87-90.
- Rickson, F.R. 1980. Developmental anatomy and ultrastructure of the ant-food bodies (Beccarian bodies) of Macaranga triloba and M. hypoleuca (Euphorbiaceae). American Journal of Botany 67: 285-292.
- Rhoades, D.F. & R.G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Recent Advances on Phytochemistry 10: 168-213.
- Savolainen, R. & K. Vepsäläinen. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. Oikos 51: 135-155.
- Schenske, D.W. 1983. Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualism. pp.67-110. In: M.H. Nitecki (ed.). Coevolution. University of Chicago Press, Chicago.
- Schupp, E.W. 1986. Azteca protection of Cecropia: ant occupation benefits juvenile trees. Oecologia (Berlin) 70: 379-385.
- Slatkin, M. & Maynard-Smith. 1979. Models of coevolution. Quarterly Review of Biology 54: 233-263.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. Biometry. 2nd edition. Freeman. New York. 859 pp.

- Sombroek, W.G. 1984. Soils of the Amazon region. pp. 521-535. In. H. Sioli (ed.). The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of Mighty Tropical River and its Basin. W. Junk. Dordrecht.
- Stiling, P. & D. Simberloff. 1989. Leaf abscission: induced defense against pests or response to damage? Oikos 55: 43-49.
- Strong, D.R., J.H. Lawton & T.R.E. Southwood. 1984. Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms. Blackweell, Oxford. 313 pp.
- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16: 284-307.
- Ule, E. 1907. Die Pflanzenformationen des Amazonas-Gebietes. Pflanzengeographische Ergebnisse meinen in den Jahren 1990 - 1903 in Brasilien und Peru unternommenen Reisen. Engl. Bot. Jahrb. 40: 398 - 443.
- Vandermeer, J. 1980. Indirect mutualism: variations on a theme by Stephen Levine. American Naturalist 116: 441-448.
- Vandermeer, J.H. & D.H. Boucher. 1978. Varieties of mutualistic interaction in population models. Journal of Theoretical Biology 74: 549-558.
- Waloff, N. 1968. Studies on the insect fauna on scotch bromm Sarothamnus scoparius (L.) Wimmer. Advances on Ecological Research 5: 87-208.
- Way, M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. Annual Review of Entomology 8: 307-344.
- Ward, P.S. manuscrito. Phylogenetic analysis of ant-plant associations involving pseudomyrmecine ants. 28 pp.

- Waser, N.M. & L.A. Real. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. Nature 281: 670-672.
- Wheeler, W.M. 1910. Ants: their Structure, Development and Behavior. Columbia, New York. 633 pp.
- Wheeler, W.M. 1921. The Tachigalia ants. Zoologica 3: 137-168.
- Wheeler, W.M. 1942. Studies of Neotropical ant-plants and their ants. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology (Harvard) 90: 1-262.
- Williams, A.G. & T.G. Whitham. 1986. Premature leaf abscission: an induced plant defense against gall aphids. Ecology 67: 1619-1627.