



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS DE *Ouratea spectabilis* (OCHNACEAE) E A  
COMUNIDADE DE FORMIGAS ASSOCIADAS: UM ESTUDO EM VEGETAÇÃO DE  
CERRADO, NO SUDESTE DO BRASIL.

SIRAYAMA DE OLIVEIRA FERREIRA <sup>444</sup>

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo (a) candidato (a)  
SIRAYAMA DE OLIVEIRA FERREIRA  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

*Paulo Sérgio Oliveira* 17/02/93

Dissertação apresentada à Universidade  
Estadual de Campinas, como requisito à  
obtenção do título de MESTRE em CIÊNCIAS  
BIOLOGICAS (ECOLOGIA)

Orientador:

Prof. Dr. PAULO SÉRGIO OLIVEIRA <sup>444</sup>

*Paulo Sérgio Oliveira*

CAMPINAS

1994

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

*9/2/94/10/1*



Aos meus pais, Renato e Tancy,  
pelo apoio e incentivo em todos  
os momentos.

## AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Paulo Sérgio Oliveira, pela orientação, apoio, incentivo e paciência durante o mestrado.

Aos Drs. Hermógenes F. Leitão Filho, Leonor Patrícia C. Morellato e João Semir pelas discussões e sugestões durante a análise prévia da tese.

À minha amiga Inara, pela inestimável ajuda em várias etapas da tese. Por sua incrível boa vontade em auxiliar-me no campo, tanto durante o dia como à noite, pelo seu apoio nos momentos mais difíceis e pela companhia agradável e divertida, nas horas de trabalho e de folga.

À valiosa ajuda no campo nas diversas fases do trabalho dos amigos: Kleber, Sieg, Guilherme, Glória, Emerson, Cibele, Maris, Luciano.

Aos amigos Paulo Inácio, Andréa, pela ajuda na estatística e no computador. Ao professor Arício, pelas sugestões no tratamento dos dados.

Aos amigos Paulinho, Kleber e Pira, pela apresentação visual da tese.

Aos amigos Wagão e Edu pelo quase "usocapião" de suas lentes.

Ao Dr. Emydio Monteiro Filho, pela gentileza em enviar para identificação na Universidade Federal de Curitiba, alguns dos insetos registrados neste trabalho. Ao Dr. A.M.SakaKibara pela identificação dos homópteros.

Aos Drs. Keith S. Brown Jr. e Victor Becker pela identificação das espécies de lepidópteros citadas neste trabalho.

Ao Dr. Sérgio Vanin pela identificação do coleóptero *Anthonomus*.

À José R. Trigo pela informação sobre a composição química do néctar de *Ouratea spectabilis*

À Helena Morais pelo apoio e estímulo durante a graduação e por mostrar que "as formigas são as pequenas coisas que fazem o mundo girar".

Aos institutos de Botânica e Florestal da Secretaria de Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo, pela hospedagem e pela permissão de realizar pesquisas na Fazenda Campininha.

À CAPES e ao FAP/UNICAMP, pelo auxílio financeiro concedido para a realização deste trabalho.

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

Agradeço a todos que contribuíram de algum modo para a realização deste trabalho e aos amigos que tornaram a minha vida em Campinas mais agradável.

## ÍNDICE

Introdução.....	1
Materiais e Métodos	
1- Area de estudo.....	7
2- <i>Ouratea spectabilis</i> (Ochnaceae).....	9
2- Marcação e acompanhamento de indivíduos de <i>Ouratea spectabilis</i> .....	10
3- Experimentos de exclusão de formigas.....	10
4- Censos de formigas em <i>O. spectabilis</i> .....	11
5- Padrão de forrageamento e agressividade de formigas em <i>Ouratea spectabilis</i> .....	13
6- Agressividade das formigas visitantes em relação a lagartas de <i>Udranomia</i> spp.....	14
Resultados	
1- Características morfológicas e fenologia de <i>O. spectabilis</i> .....	15
2- A fauna de formigas associada à <i>O. spectabilis</i> .....	18
3- Atividade e distribuição espacial das formigas em <i>O. spectabilis</i> .....	31
4- Herbívoros e herbivoria em <i>O. spectabilis</i> .....	31
5- Infestação de <i>O. spectabilis</i> por ovos e lagartas de <i>Udranomia</i> spp. ....	40
6- Produção de frutos e sementes entre os pares experimentais.....	43
Discussão.....	49
Conclusões.....	60
Resumo.....	62
Summary.....	64
Referências bibliográficas.....	66

## INTRODUÇÃO

A sobrevivência e fecundidade das plantas são influenciadas de diversos modos por diferentes herbívoros. Esta influência pode ser desde o nível individual até o nível da comunidade, afetando a abundância e a diversidade vegetal em determinado local (Strong *et al.* 1984).

Os herbívoros que afetam diretamente a fecundidade das plantas são os predadores de sementes e os que consomem botões e flores (Crawley 1983). Insetos sugadores podem matar a planta drenando seus carboidratos e reduzindo o crescimento e produção de sementes, ou mesmo via transmissão de doenças virais (Crawley 1983).

Plantas e herbívoros influenciam-se reciprocamente. Plantas têm fundamentalmente influenciado sobre a evolução dos herbívoros e estes atuado em parte da evolução das plantas. Esta idéia faz parte do conceito de coevolução, termo cunhado por Ehrlich & Raven (1964).

Coevolução é a mudança evolutiva recíproca de espécies interagentes (Ehrlich & Raven (1964). O modelo de Ehrlich & Raven é muito plausível e muitos o aceitaram sem críticas. Entretanto, o papel da coevolução como mecanismo geral estruturador de comunidades de herbívoros tem sido questionado (Strong *et al.* 1984), pois uma evolução tão interligada é mais provável em condições muito restritas (Thompson 1982).

A maioria das adaptações recíprocas deve ser produto da coevolução difusa (Janzen 1980, Fox 1981). A coevolução difusa implica que as adaptações das plantas desenvolveram-se em resposta a danos de vários tipos e que adaptações dos insetos não podem usualmente ser traçadas em relação a uma única espécie de planta. A coevolução difusa deve ser uma importante força seletiva gerando as

defesas das plantas e responsável pelo aumento da diversidade de insetos e plantas (Strong et al. 1984).

Os mecanismos anti-herbivoria desenvolvidos pelas plantas compreendem as seguintes categorias: defesas mecânicas ou morfológicas (dureza da folha, tricomas), defesas químicas (compostos secundários) ou defesas bióticas (associação com outros organismos) (Coley & Aide 1991). A maioria das espécies, entretanto, apresenta defesas múltiplas, visto que uma única linha de defesa não é eficaz contra todos os herbívoros (Koptur 1991).

Uma das defesas bióticas mais frequentes é a associação de plantas com formigas. Observações sobre a natureza mutualística desta interação são encontradas em estudos clássicos de naturalistas tais como Belt (1874), que foi um dos primeiros a suspeitar do papel protetor das formigas. Entretanto, a inferência sobre a natureza mutualística desta relação foi baseada somente em descrições anatômicas, morfológicas e comportamentais. O trabalho pioneiro de Janzen (1966, 1967) sobre a relação obrigatória entre formigas *Pseudomyrmex* e acácias deu um novo impulso para a investigação experimental de interações formiga-planta, e para o estudo do mutualismo.

Mutualismo é qualquer interação na qual duas ou mais espécies beneficiam-se reciprocamente (Boucher et al. 1982, Addicott 1984). Até recentemente o mutualismo tinha recebido pouca atenção de pesquisadores, o que é surpreendente dada a abundância, diversidade e importância de associações mutualísticas na natureza (Boucher et al 1982). Esta troca de benefícios entre espécies mutualísticas pode resultar numa especialização e dependência mútua tão alta para

ambas as partes, que a relação torna-se obrigatória. O mutualismo pode ser também não específico, ou facultativo (Koptur 1979, Law 1985).

Uma característica da interação entre formigas e plantas é a alta frequência com que esta é mutualística. A grande maioria dos insetos consome e danifica as plantas. Entre formigas, no entanto, somente as cortadeiras e as predadoras de sementes são herbívoras extensivas e diretas (Huxley 1991). Formigas podem atuar como agentes defensivos contra herbívoros, fornecer nutrientes à planta, dispersar sementes, ou ainda servir como polinizadores (Beattie 1985). A maioria das relações mutualísticas entre formigas e plantas parece ser de natureza facultativa e não específica (Schemske 1982).

Muitas das plantas onde formigas forrageiam possuem nectários extraflorais. Nectários extraflorais são estruturas secretoras de néctar encontradas em partes vegetativas ou reprodutivas, com vários graus de complexidade estrutural (Bentley 1977b). O termo extrafloral é usado para designar nectários não envolvidos diretamente na polinização da planta (Delpino 1875). Nectários extraflorais ocorrem em várias taxa, principalmente entre as Angiospermas e sua ocorrência já foi registrada em pelo menos 93 famílias (Elias 1983, Koptur 1992). Baker et al. (1978b) mostraram que as composições do floema e do néctar extrafloral, são diferentes, sendo a secreção do néctar um processo ativo. O néctar secretado consiste de uma solução aquosa de açúcares, aminoácidos e outros compostos (Baker et al. 1978a). A concentração e o volume do néctar variam com as condições ambientais e com os níveis de herbivoria (Stephenson 1982, Smith et al. 1990).

Nectários extraflorais (daqui em diante NEFs) são visitados principalmente por formigas (Keeler 1977, Bentley 1977b), mas podem atrair também outros insetos como parasitóides de herbívoros, tanto em sistemas agrícolas como naturais, onde as formigas não são abundantes (Hespenheide 1985, Koptur 1991). A significância adaptativa dos NEFs tem sido motivo de controvérsia há mais de 100 anos. A controvérsia tem ocorrido entre dois grupos: os protectionistas e os exploracionistas. Os primeiros apóiam a idéia de que formigas que visitam NEFs protegem a planta contra herbívoros. Os exploracionistas acreditam que formigas utilizam o néctar sem fornecer benefícios para a planta, e que a secreção de néctar têm uma função puramente fisiológica (Bentley 1977b).

Vários trabalhos experimentais têm apoiado a hipótese protectionista, sob vários aspectos. A atividade de formigas sobre a planta pode reduzir o número de herbívoros (Tilman 1978, Smiley 1985) e a herbivoria (Bentley 1976, O'Dowd 1979, Koptur 1984, Kelly 1986, Costa *et al.* 1992), e aumentar a produção de sementes (Bentley 1977a, Inouye & Taylor 1979, Stephenson 1982, McLain 1983, Koptur & Lawton 1988). Entretanto, em outros estudos tal efeito não foi verificado (O'Dowd & Catchpole 1983, Tempel 1983, Rashbrook *et al.* 1992). A eficácia da proteção por formigas varia geográfica e temporalmente (Tilman 1978, Koptur 1985, Barton 1986). O papel ecológico de NEFs ainda continua motivo de especulação, apesar do grande número de trabalhos sobre o tema (ver revisão em Koptur 1992).

Os cerrados ocupam aproximadamente 25% do território brasileiro (Joly 1970). Com tal extensão, o cerrado apresenta uma flora rica e variável (Veloso 1963), sendo de grande importância estudos sobre interações com plantas portadoras de NEFs neste tipo de vegetação.

Levantamentos feitos em vegetação de cerrado mostram que a abundância de plantas com NEFs pode atingir até 31% da cobertura vegetal amostrada (Oliveira & Leitão-Filho 1987, Oliveira & Oliveira-Filho 1991) e que a fauna de formigas visitantes de NEFs em vegetação de cerrado é bastante diversificada (Oliveira & Brandão 1991). Entretanto, existem poucos trabalhos sobre o papel protetor de formigas associadas a plantas com NEFs em áreas de cerrado. O trabalho de Oliveira *et al.* (1987) foi pioneiro neste tipo de vegetação, evidenciando o potencial de formigas como agentes anti-herbivoria em *Qualea grandiflora*. Este potencial protetor foi reforçado com o trabalho de Costa *et al.* (1992) que demonstrou um aumento na herbivoria de plantas de *Qualea grandiflora* privadas da presença de formigas. Num outro estudo em cerrado, foi demonstrado que indivíduos de *Caryocar brasiliense* onde o acesso de formigas à planta foi impedido, tiveram um maior número de herbívoros e mais botões danificados (Oliveira 1988).

Entre as várias plantas de cerrado que apresentam NEFs está *Duratea spectabilis* (Ochnaceae). Nesta espécie típica de cerrado, formigas de várias espécies são comumente observadas visitando e coletando néctar dos NEFs. Assim, este estudo propõe-se a investigar hipótese de que formigas visitando nectários extraflorais de *Duratea spectabilis* podem atuar como agentes defensivos numa área de cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

O trabalho visa responder as seguintes questões:

- 1) Quais espécies de formigas visitam *Duratea spectabilis* ?
- 2) Há variação do dia para a noite na composição das espécies de formigas que forrageiam na planta ?
- 3) Formigas que coletam néctar extrafloral em *Duratea spectabilis* tendem a atacar outros animais (herbívoros potenciais) na planta ?

Caso a questão 3 seja afirmativa

4) Quais espécies de formigas são mais eficientes no ataque a herbívoros ?

5) A visita de formigas aos nectários extraflorais reduz o dano às plantas causado por herbívoros ?

## ÁREA DE ESTUDO E MÉTODOS

### 1 - Área de estudo

O trabalho foi realizado numa área de cerrado, no município de Mogi-Guaçu, na Reserva Biológica do Instituto de Botânica da Secretaria de Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo. O local é conhecido como Fazenda Campininha (22°11'S; 47°07'W). A área que corresponde à Reserva é de aproximadamente 345 ha, com ocorrências de derrubadas, fogo e outras perturbações nos vários setores da área da Reserva (Mantovani 1983). A Reserva Biológica de Mogi-Guaçu situa-se na distribuição periférica da vegetação tipo cerrado, com suas várias fisionomias: cerradão, cerrado, campo cerrado e campo úmido (Mantovani 1983). Uma descrição sobre a composição florística da área pode ser encontrada em Gibbs *et al.* (1983).

A região estudada, segundo o sistema internacional de Koeppen, está situada no clima Cwa, com verão quente e úmido e inverno seco (Mantovani 1983). A região apresenta precipitação média mínima de 29 mm no mês de agosto e máxima de 235 mm no mês de dezembro, com temperatura média mínima de 8,7 °C no mês de julho e máxima de 30,4 °C no mês de fevereiro (Mantovani 1983). A estação seca inicia-se em abril estendendo-se até o mês de setembro (Figura 1). A Reserva apresenta solos que vão desde o solo de planície de inundação a latossolos vermelho-amarelo, com textura média ou argilosa (Mantovani 1983).

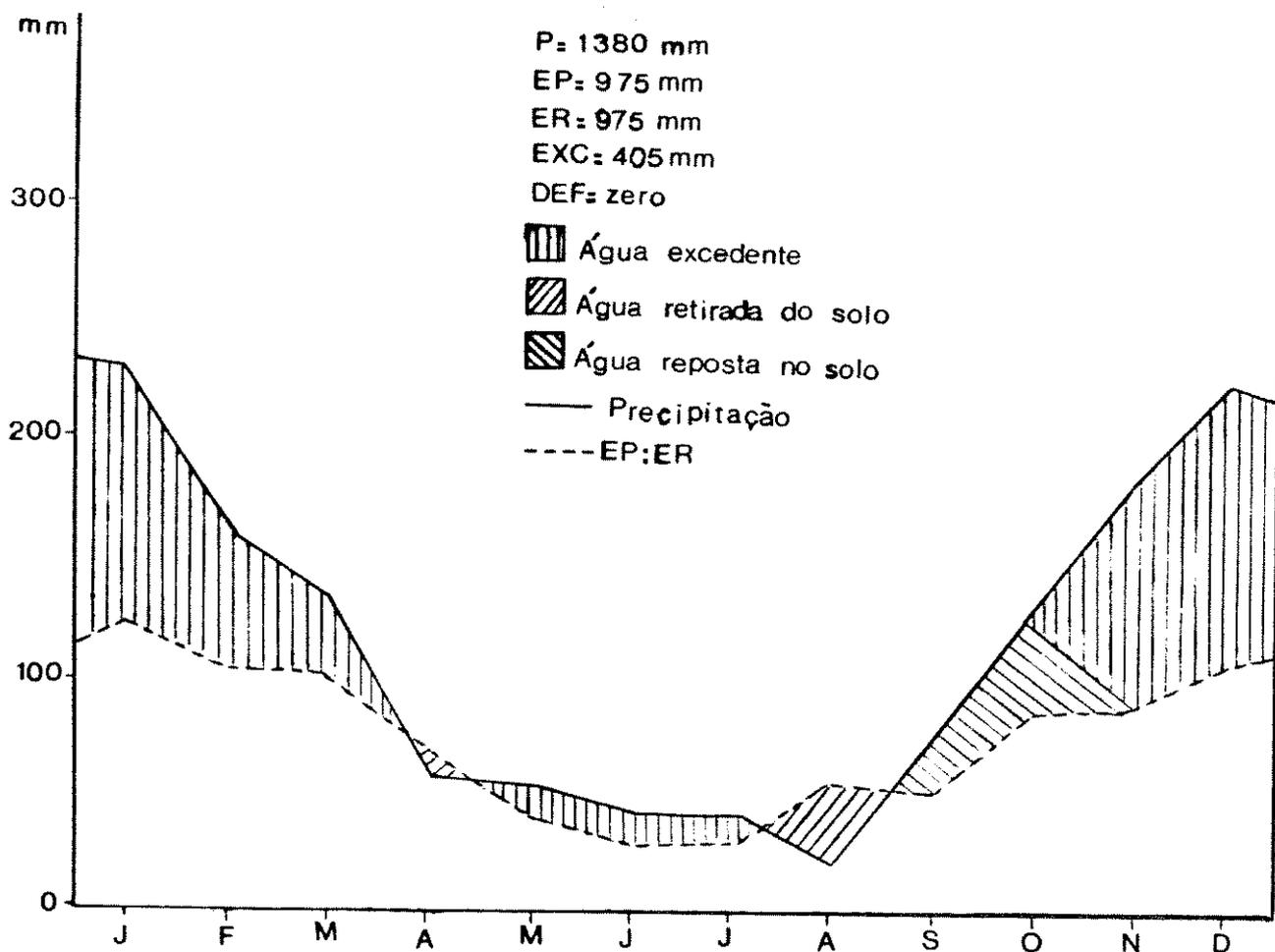


Figura 1. Balanço hídrico (segundo Thornthwaite & Mather 1955) da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, baseado em dados de temperatura e precipitação de 1971 a 1980, fornecidos pela Estação Hidrometeorológica da Fazenda Campininha. Modificado de De Vuono et al. (1986).

## 2 - *Duratea spectabilis* (Ochnaceae)

O gênero *Duratea* (Ochnaceae) compreende aproximadamente 110 espécies de arbustos e árvores, distribuídas desde o México até o sul do Brasil. As espécies deste gênero parecem ter se diferenciado independentemente nas florestas e formações abertas (Yamamoto 1989).

*Duratea spectabilis* (Mart.) Engl. é uma planta típica de cerrado, ocorrendo nos Estados de Goiás, Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Paraná (Engler 1876, K. Yamamoto, com. pessoal). *Duratea spectabilis* é popularmente conhecida como folha-da-serra, e pode atingir até cinco metros de altura. Arbustos e árvores desta espécie são frequentes no cerrado de Mogi-Guaçu (Gibbs *et al.* 1983), e apresentam NEFs nas estípulas das folhas jovens (Oliveira & Leitão-Filho 1987) e no pedicelo de botões (observação pessoal).

*Duratea spectabilis* é uma planta xenogâmica, possuindo flores hermafroditas, dialisépalas e dialipétalas, pentâmera com simetria radial e cálice caduco após a fecundação. O gineceu apresenta ovário 5-carpelar, estilete único, rodeado por dez estames subsésseis coniventes com anteras poricidas (Yamamoto 1989). As flores têm coloração amarela, aroma agradável e sem nectário intrafloral. A polinização é do tipo vibrátil, feita por abelhas mamangavas (Yamamoto 1989). O fruto é do tipo drupa, provavelmente disperso por aves. Mais informações sobre anatomia e morfologia do gênero *Duratea* podem ser encontradas em Yamamoto (1989).

### 3 - Marcação e acompanhamento fenológico de indivíduos de *Ouratea spectabilis*

No mês de março de 1992 foram marcadas e mapeadas, ao longo de um transecto de aproximadamente 1000 m, 47 indivíduos de *Ouratea spectabilis* com altura de 0,65 a 4,00 m e diâmetro ao nível do solo de 10 a 47 cm. As plantas encontravam-se com folhas maduras, da estação de crescimento anterior. Em cada planta foram selecionados dois a três ramos para obtenção de dados fenológicos quinzenais como: (1) número de folhas; (2) número de inflorescências; (3) número de botões e flores; (4) número de infrutescências e (5) número de frutos e número de sementes por fruto. Os ramos foram escolhidos de maneira que fosse possível a observação direta das fenofases.

### 4 - Experimentos de exclusão de formigas

Para avaliar a influência de formigas visitantes aos NEFs na atividade/dano causado por herbívoros, foram feitos experimentos de exclusão de formigas no campo, com aplicação da resina Tanglefoot (Tanglefoot Co. Michigan, USA). A resina usada é absolutamente inócua para plantas e animais, sendo somente uma barreira física para as formigas. Dentre as plantas marcadas, foram escolhidas 42 plantas e destas foram sorteadas 21 plantas sobre as quais foi impedido o acesso de formigas à planta através da aplicação da resina no tronco (Tratamento) e outras 21 plantas com livre acesso de formigas (Controle). Em cada par experimental foi usado três ramos para obtenção dos dados, atuando como uma estimativa da planta inteira.

A resina foi aplicada na base do tronco e dos ramos experimentais das plantas sendo retocada quando necessário. Ramos de plantas vizinhas que tocassem nos pares experimentais foram podados e verificados regularmente de modo a impedir o acesso das formigas pela folhagem adjacente. A resina foi aplicada no mês de maio de 1992.

Para os três ramos de cada planta experimental foram feitos semanalmente inspeções cuidadosas, registrando:

(1) A presença e número de ovos, formas jovens e adultos dos herbívoros. O número de herbívoros encontrados em cada censo foi dividido pelo número total de folhas ou botões, para padronizar o tamanho da planta. Alguns indivíduos das diferentes espécies de herbívoros foram coletados para posterior identificação. Entretanto, herbívoros nos ramos experimentais não foram coletados.

(2) O número de sementes/fruto e o peso das sementes nos pares experimentais.

Para estimar a herbivoria foi utilizada a área foliar comida. Esta estimativa foi feita visualmente e o dano foliar foi categorizado de N (nenhum dano) a D (76-100% de dano), com um incremento de 25% para cada categoria. O dano foliar foi medido em 5/11/92, um mês depois que as plantas emitiram folhas novas.

## 5 - Censos de formigas

A fauna de formigas associada a *Ouratea spectabilis* foi avaliada através de censos de formigas com amostragens diurnas e noturnas em 23 plantas. Foram feitos 13 censos diurnos nos horários de 8:00 e 14:00 h e cinco censos noturnos nos horários de 20:00 e 22:00 h. Os censos foram realizados nos meses de junho a novembro

de 1992. As amostragens foram feitas nos ramos utilizados para o registro da fenologia, usando 20 segundos para o registro de indivíduos de cada espécie de formiga presente. A localização dos indivíduos foi registrada em folhas novas, folhas maduras e botões.

A abundância das espécies de formigas foi expressa como o número total de indivíduos de cada espécie observados durante os censos de cada horário. O número de ocorrências para cada espécie foi o número de plantas, onde determinada espécie de formiga foi registrada em cada censo, dividido pelo total de censos feitos em cada horário.

Os indivíduos de espécies de formigas desconhecidos foram coletados para identificação posterior. Os espécimens serão depositados no Museu de História Natural da UNICAMP.

Para estimar a atividade de formigas, foi adotado um índice usado por Bentley (1977a) para estimar atividade de formigas em botões de *Bixa orellana*. Este índice foi calculado através da seguinte fórmula:

$$\frac{(\sum I_n / \sum I)}{D}$$

onde:  $\sum I_n$  é o número total de botões ou folhas novas registrados com formigas no período de observação;  $\sum I$  é o total de botões ou folhas novas e D é o número de dias de observação. Foram seis dias de observação, sempre na primeira semana de cada mês. Os dados climáticos foram fornecidos pela Estação hidrometeorológica da Fazenda Campininha.

6 - Padrão de forrageamento e agressividade de formigas em *Ouratea spectabilis*.

A agressividade das formigas e sua eficiência no ataque aos herbívoros foram investigadas através da utilização de cupins vivos (herbívoros simulados). Este método de iscas vivas foi usado em outros estudos sobre taxa de predação e padrão de forrageamento (Jeanne 1979, Barton 1986, Oliveira *et al.* 1987). Trinta pares experimentais foram constituídos de um indivíduo de *O. spectabilis* e uma planta mais próxima de altura similar. Os vizinhos mais próximos foram plantas de outras espécies não portadoras de NEFs e sem insetos como membracídeos e coccídeos por estes apresentarem funções ecológicas semelhantes a dos NEFs (Carroll & Janzen 1973, Beccarra 1989). Doze cupins vivos foram distribuídos sobre cada par experimental, da seguinte maneira: dois cupins em folhas jovens, dois cupins em botões e dois em folhas maduras de *O. spectabilis* e dois em folhas novas, dois em folhas maduras e dois em folhas velhas de vizinhos mais próximos. Apenas um cupim foi colocado em cada folha ou botão. Os cupins foram colados com cola plástica pelo dorso; as formigas aparentemente não foram atraídas, nem repelidas pela cola. A localização dos cupins para cada par experimental foi sorteada, e a mesma planta foi usada em dias diferentes até completar as três localizações. Depois de distribuídos os cupins, o número de formigas atacando (mordendo ou ferroando) os cupins em diferentes regiões da planta foi registrado para num tempo padrão de 15 minutos. Este experimento foi realizado durante o dia e à noite.

7 - Agressividade das formigas em relação às lagartas de *Udranomia* spp.

A agressividade de formigas visitantes em relação às lagartas de *Udranomia* spp. foi observada através de encontros provocados em *Ouratea spectabilis* e em plantas vizinhas (pares experimentais, como descrito anteriormente). Estas lagartas foram escolhidas por serem os herbívoros mais comuns em plantas de *O. spectabilis*. Uma lagarta com tamanho entre três a dez milímetros foi colocada em folhas novas de cada par experimental (22 pares). Durante o tempo padrão de dez minutos foi registrado se havia ataque por formigas às lagartas e se estas eram removidas. Este experimento foi feito somente durante o dia das 8:00 a 12:00 h. Não houve repetição numa mesma planta.

## RESULTADOS

I - Características morfológicas e fenologia de *Duratea spectabilis*

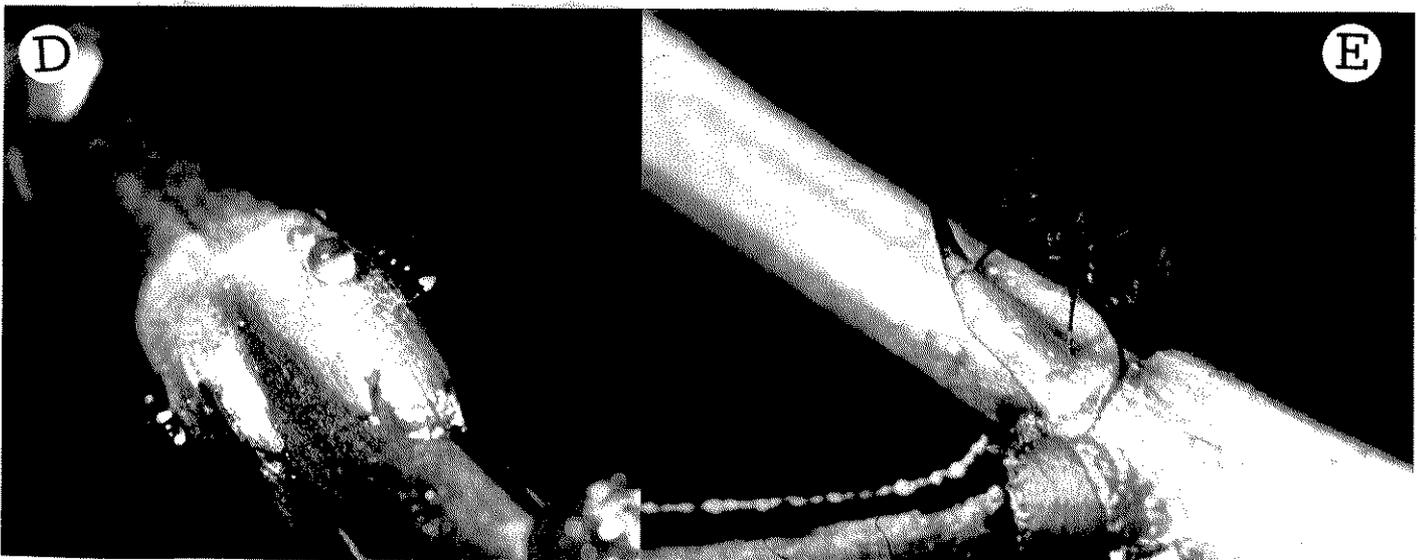
*Duratea spectabilis* está entre as espécies lenhosas mais frequentes em campo cerrado de Mogi-Guaçu (Gibbs et al. 1983). Nesta área a espécie apresenta-se como uma arvoreta, podendo atingir quatro metros de altura, com o tronco bastante suberoso. As folhas são simples, alternas, glabras, com as margens serreadas, e com presença de estípulas caducas de formato deltóide no pecíolo.

As estípulas possuem na sua base uma região nectarífera, com as estípulas dos primórdios foliares apresentando-se com duas a quatro glândulas, e à medida que o ramo vai se desenvolvendo as novas estípulas tornam-se mais alongadas e com uma a duas glândulas (Figuras 2 D e E). A secreção produzida por essas glândulas é composta por derivados de sacarose (J. R. Trigo, com. pessoal), sendo secretada durante o dia e à noite. Essa região é um fator de atração principalmente para formigas (Figura 2 E).

Os primórdios foliares e folhas muito jovens tem coloração avermelhada, e com o amadurecimento adquirem a cor verde clara, até a cor verde escura típica de folhas maduras (Figura 2 A). Exceto nos primórdios, as estípulas tem coloração verde clara.

As inflorescências de *Duratea spectabilis* são terminais e compostas, com flores em panículas (Figura 2 B). As inflorescências podem produzir até 300 botões florais ( $x \pm dp = 108,4 \pm 209,3$ ;  $N = 30$  inflorescências). Os botões tem a forma oval, com a cor variando de verde (em botões muito jovens) a amarelo (em botões maduros). Os botões apresentam brácteas e bractéolas caducas. A região basal do pedicelo também possui NEFs (Figura 2 C), evidenciados pela presença

Figura 2. Aspecto geral e localização dos nectários extraflorais em *Duratea spectabilis*. (A) Planta com folhas novas. (B) Botões e flores. (C) Detalhe da região basal do pedicelo de *D. spectabilis*, onde formigas são comumente vistas. (D) Nectário extrafloral da estípula com néctar acumulado. (E) *Camponotus crassus* visitando nectário extrafloral da estípula.



de visitantes e pelo gosto doce da secreção. Entre os visitantes mais frequentes estão as formigas, embora várias espécies de vespas, abelhas e moscas também colem néctar.

Os eventos fenológicos ocorreram na sua maior parte durante a estação seca, exceto o final da frutificação. A partir do mês de julho há uma redução no número de folhas maduras, decrescendo até o mês de outubro (Figuras 3 e 4). Entretanto, esta redução não foi total, pois sempre existe alguma folhagem. Durante o ano inteiro há produção de folhas novas a uma taxa baixa, mas constante (Figuras 3 e 4). No mês de outubro praticamente todas as plantas emitiram folhas novas, renovando sua folhagem (Figuras 3 e 4). A floração é anual, sincronizada entre os indivíduos, com produção de botões a partir do mês de abril (Figura 5). Os meses de agosto e setembro são o ápice da floração e início da época de frutificação, com a maturação dos frutos ocorrendo em outubro e novembro (Figura 5), início da estação chuvosa.

## II- Fauna de formigas associadas a *Duratea spectabilis*

Foram registradas 26 espécies de formigas distribuídas em 12 gêneros pertencentes a cinco subfamílias. Na Tabela 1 estão incluídas todas as espécies registradas, tanto nos censos, como nos levantamentos com iscas (cupins).

### a - Censos de formigas em *Duratea spectabilis*

Amostragens diurnas (às 8:00 e 14:00 h) e noturnas (às 20:00 e 22:00 h) registraram um total de 738 indivíduos em *Duratea spectabilis*, distribuídos em dez gêneros e 23 espécies de formigas.

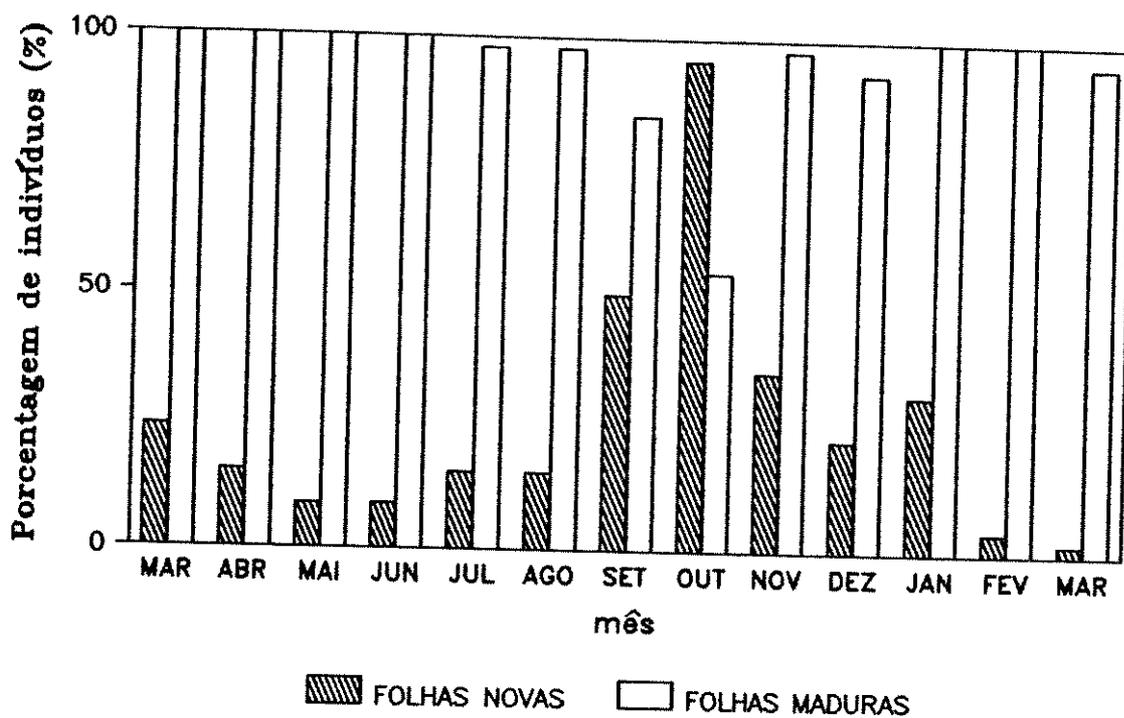
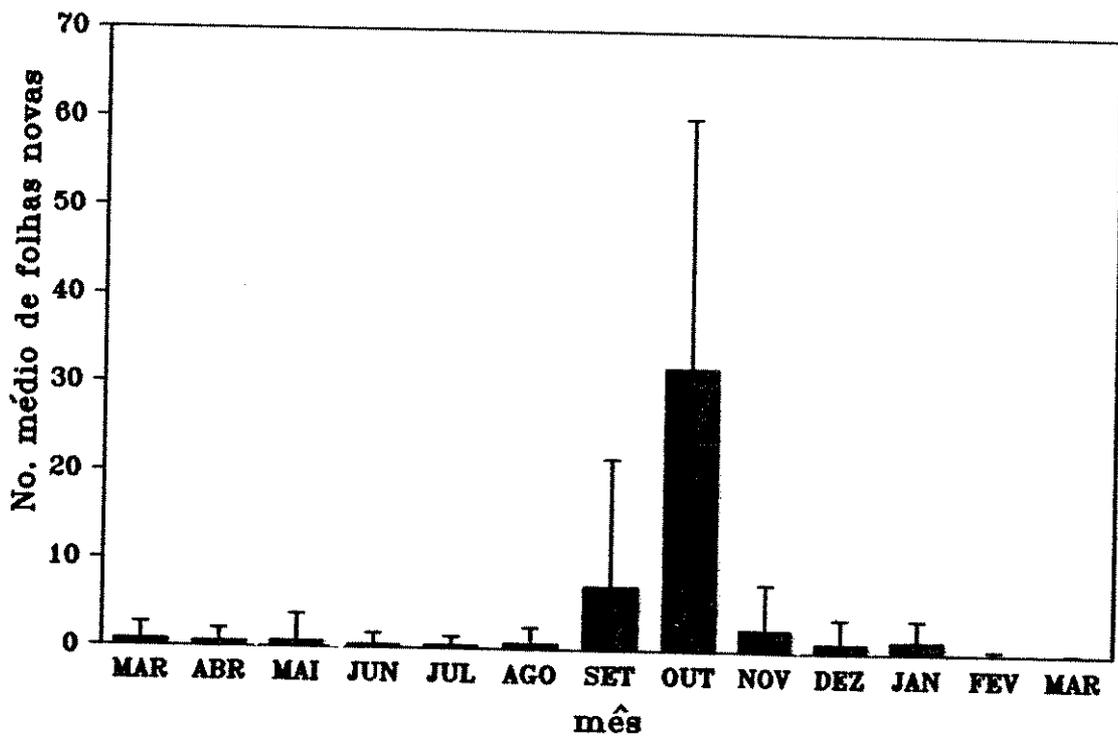
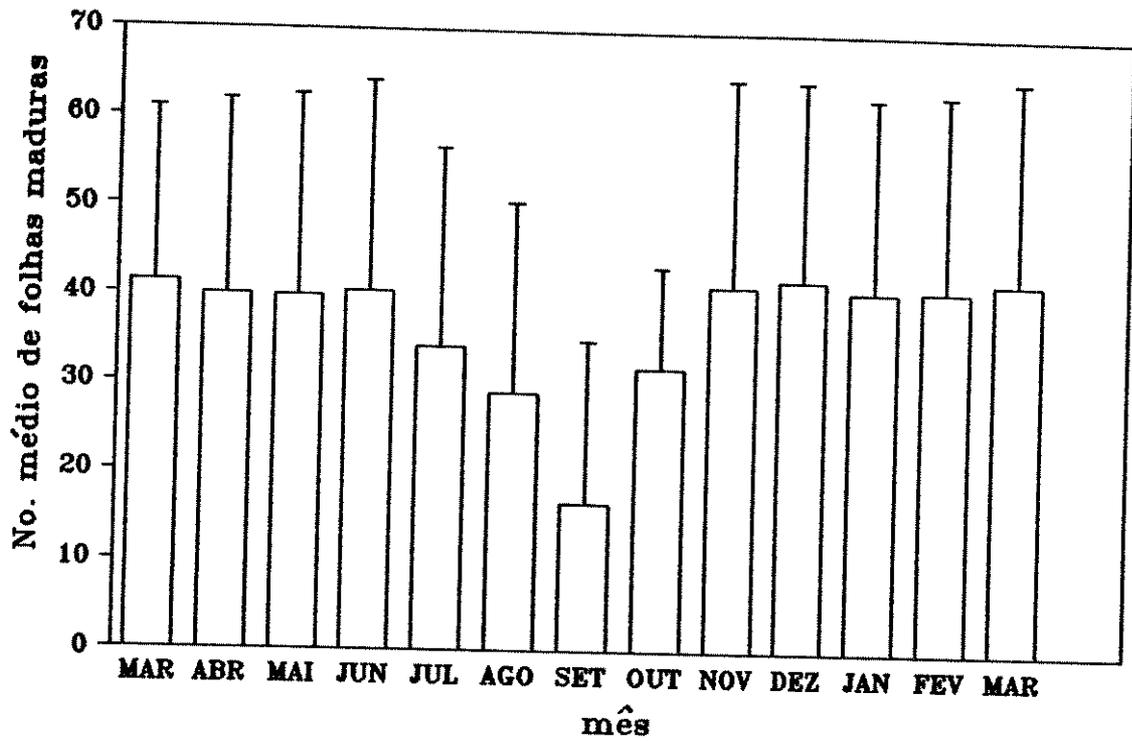


Figura 3. Porcentagem de indivíduos de *Duratea spectabilis* (N= 47) com folhas maduras e novas no período de março de 1992 à março de 1993, no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

Figura 4. Número médio de folhas maduras (**acima**) e novas (**abaixo**) em *Ouratea spectabilis* (N= 47) no período de março de 1992 à março de 1993, no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.



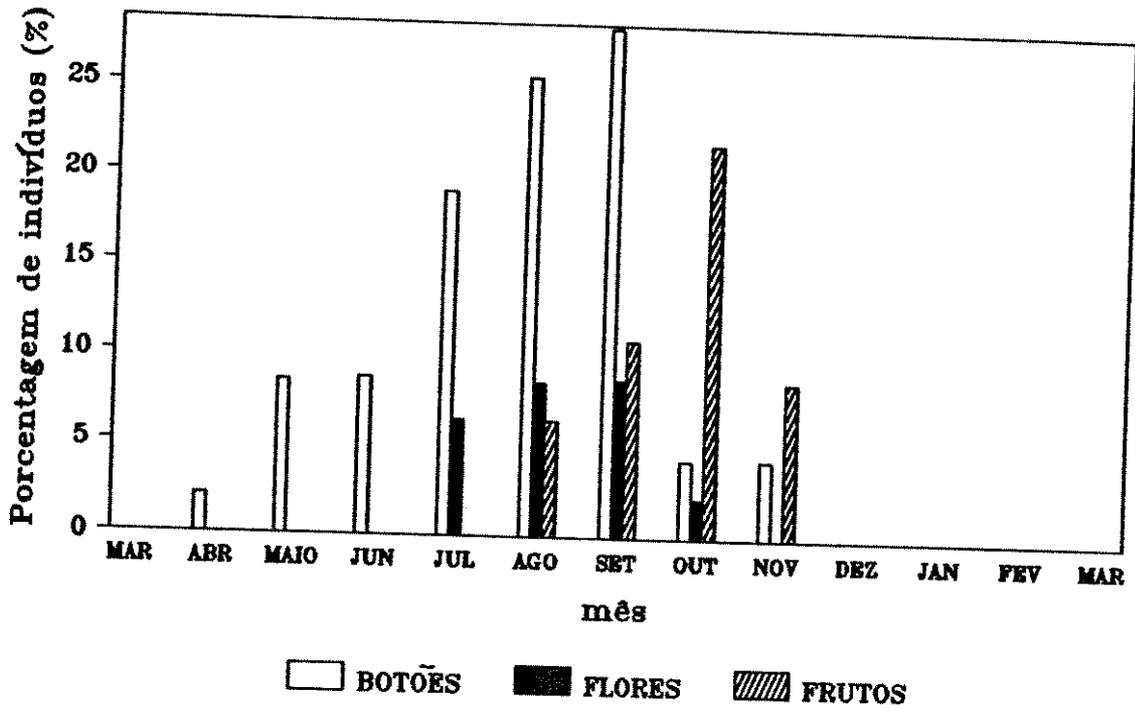


Figura 5. Porcentagem de indivíduos de *Ouratea spectabilis* (N= 47) com botões, flores e frutos no período de março de 1992 à março de 1993, no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

O gênero mais bem representado, tanto em número de indivíduos como de espécies, foi *Camponotus* (Tabela 1 e Figura 6). As nove espécies do gênero *Camponotus* totalizaram 68% (506/738) dos indivíduos amostrados. A espécie *Camponotus crassus* foi a mais abundante, representando 40% (295/738) de todas as formigas amostradas nos dois horários do censo, correspondendo a 62% (295/478) das formigas observadas durante o dia (Tabela 2, Figura 6 e 7). As espécies pertencentes aos gêneros *Camponotus* (nove espécies), *Pseudomyrmex* (quatro espécies), *Pheidole* (duas espécies) e *Zacryptocerus pusillus* compreenderam 92% (676/738) dos indivíduos registrados em *Duratea*.

Os censos realizados mostraram que as formigas visitaram os NEFs de *Duratea spectabilis* tanto durante o dia como à noite. Os dois horários de amostragens apresentaram diferenças tanto no número de indivíduos como na composição das espécies. No censo diurno foram registrados 478 indivíduos contra 260 observados à noite.

A guilda de espécies diurnas é formada pelas seguintes espécies: *Camponotus crassus*, *Zacryptocerus pusillus*, *Pseudomyrmex* sp.1, *Camponotus* sp.1, *Camponotus* sp.2. Estas espécies representam 86% (413/478) da fauna diurna de formigas. A guilda noturna típica é composta por: *Camponotus pallescens*, *C. renggeri*, *Pheidole* sp.2, *C. abdominalis*, *Ectatomma edentatum* e *C. lespei*, constituindo 875 (226/260) dos indivíduos registrados neste período (Figura 7).

As espécies com um maior número de ocorrências em plantas foram também as mais abundantes (*Camponotus crassus*, *C. pallescens*, *C. renggeri*), com exceção de *Pseudomyrmex* sp.1. Embora tenha apresentado consistentemente um número menor de indivíduos, *Pseudomyrmex* sp.1, foi observada em um maior número de plantas do que espécies com recrutamento mais eficiente como *Zacryptocerus pusillus* ou *Pheidole* sp.2 (Tabela 2, Figuras 6 e 8).

Tabela 1 . Lista das espécies de formigas observadas em *Ouratea spectabilis* no cerrado de Mogi-Guaçu, SP. A lista inclui as espécies registradas em censos e levantamento com iscas.

#### FORMICINAE

*Brachymyrmex* sp.  
*Camponotus abdominalis* (Fabricius) \*  
*Camponotus crassus* Mayr \*  
*Camponotus lespesi* Forel  
*Camponotus pallescens* Mayr \*  
*Camponotus renggeri* Emery \*  
*Camponotus rufipes* (Fabricius) \*  
*Camponotus sericeiventris* (Guérin) \*  
*Camponotus* sp.1 \*  
*Camponotus* sp.2  
*Camponotus* sp.3 \*

#### DOLICHODERINAE

*Tapinoma* sp. \*

#### MYRMICINAE

*Crematogaster* sp. \*  
*Pheidole* sp.1  
*Pheidole* sp.2  
*Solenopsis* sp.  
*Wasmannia* sp.1  
*Wasmannia* sp.2  
*Zacryptocerus pusillus* Klug

#### PONERINAE

*Acanthoponera mucronata* (Roger)  
*Ectatomma edentatum* Roger \*  
*Pachycondyla villosa* (Fabricius)

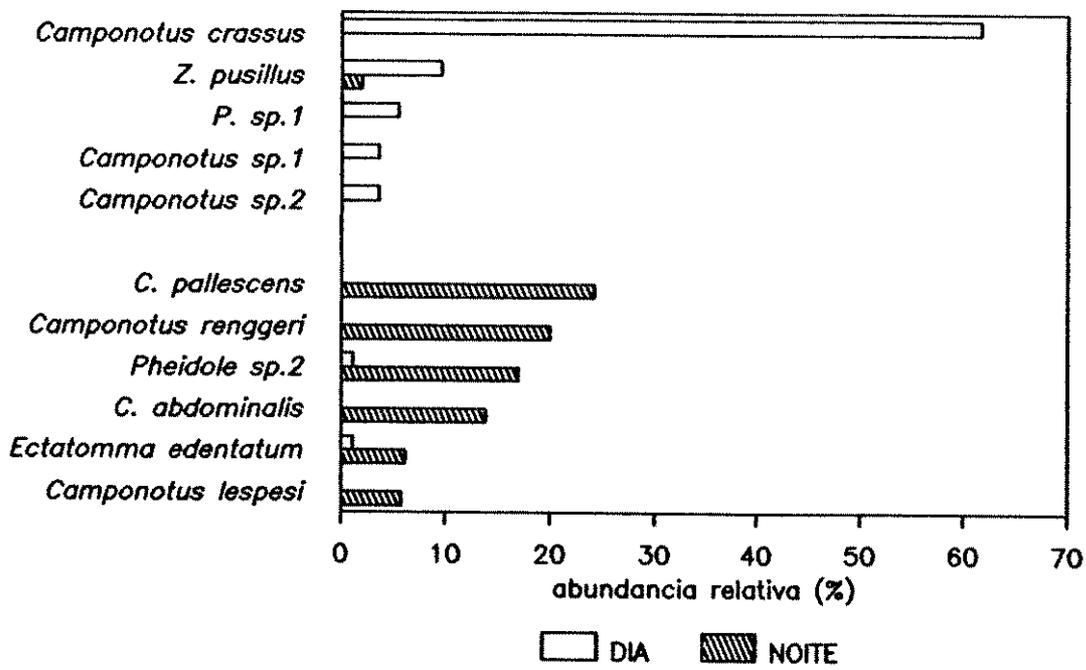
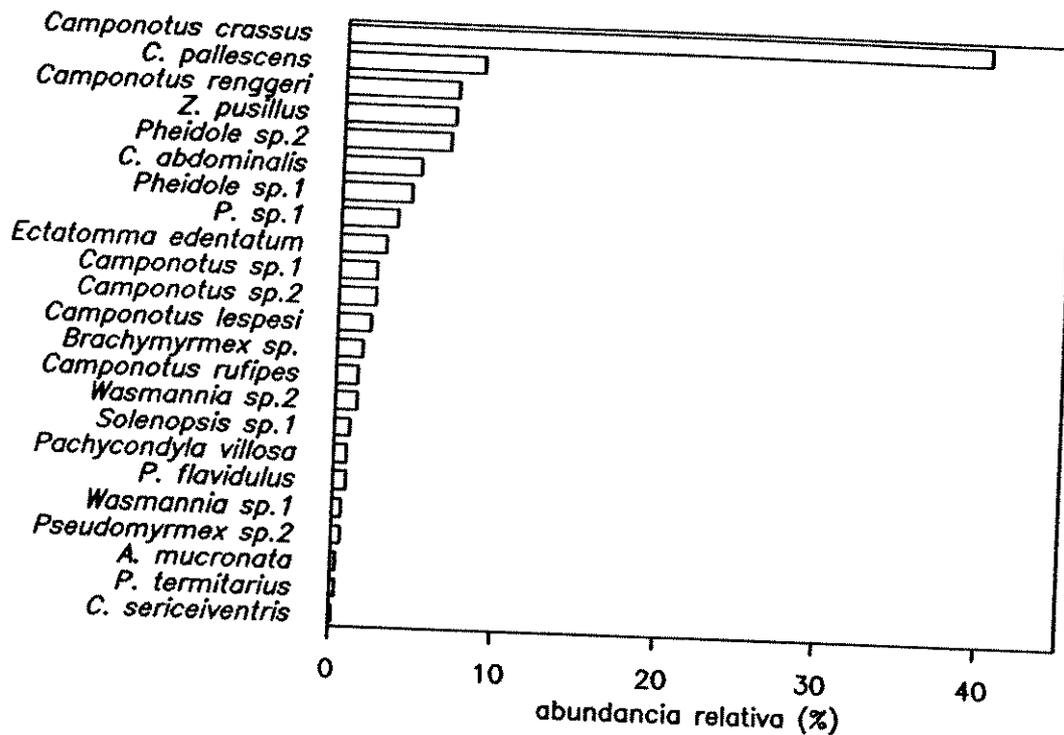
#### PSEUDOMYRMECINAE

*Pseudomyrmex* sp.1 (grupo *gracilis*) \*  
*Pseudomyrmex flavidulus* (Fr. Smith)  
*Pseudomyrmex termitarius* (Fr. Smith)  
*Pseudomyrmex* sp.2 \*

\* Espécies de formigas encontradas em levantamentos realizados com iscas.

Figura 6. **(Acima)**. Abundância relativa das 23 espécies de formigas (738 indivíduos) registradas em censos diurnos e noturnos em *Ouratea spectabilis* (23 plantas) no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

Figura 7. **(Abaixo)** Abundância relativa das espécies de formigas mais comumente registradas em censos diurnos (478 indivíduos) e noturnos (260 indivíduos) em *Ouratea spectabilis* (23 plantas) no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.



b - Levantamento com iscas em *Duratea spectabilis*

Foram registradas 13 espécies de formigas atacando cupins em *D. spectabilis* (Tabela 3). Com exceção de *Crematogaster* sp., *Tapinoma* sp. e *Camponotus* sp.3, todas as outras espécies também foram observadas nos censos realizados em *D. spectabilis*. As espécies do gênero *Camponotus* foram as mais comumente observadas atacando cupins, representado 87% dos ataques registrados, dos quais 46% (37/74) foram desferidos por *Camponotus crassus* (Tabela 4). Como nos censos, houve diferenças na composição de espécies atacando cupins em *D. spectabilis* nos períodos diurno e noturno. *Camponotus crassus* e *Camponotus* sp.1 foram responsáveis por 82% (42/51) dos ataques aos cupins durante o dia, enquanto as espécies *Camponotus pallescens*, *C. renggeri*, *C. abdominalis* por 83% (19/23) pelos ataques no período noturno. Foram atacados 74 cupins, de um total de 360 colocados sobre *Duratea spectabilis* durante os levantamentos com iscas (Tabela 3).

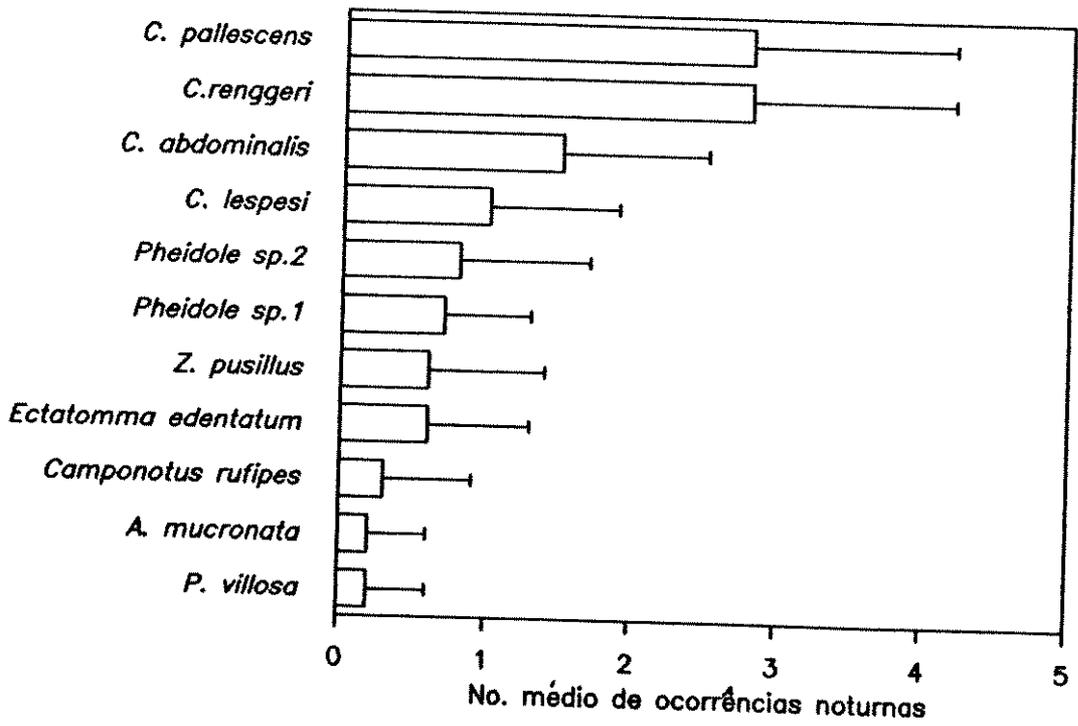
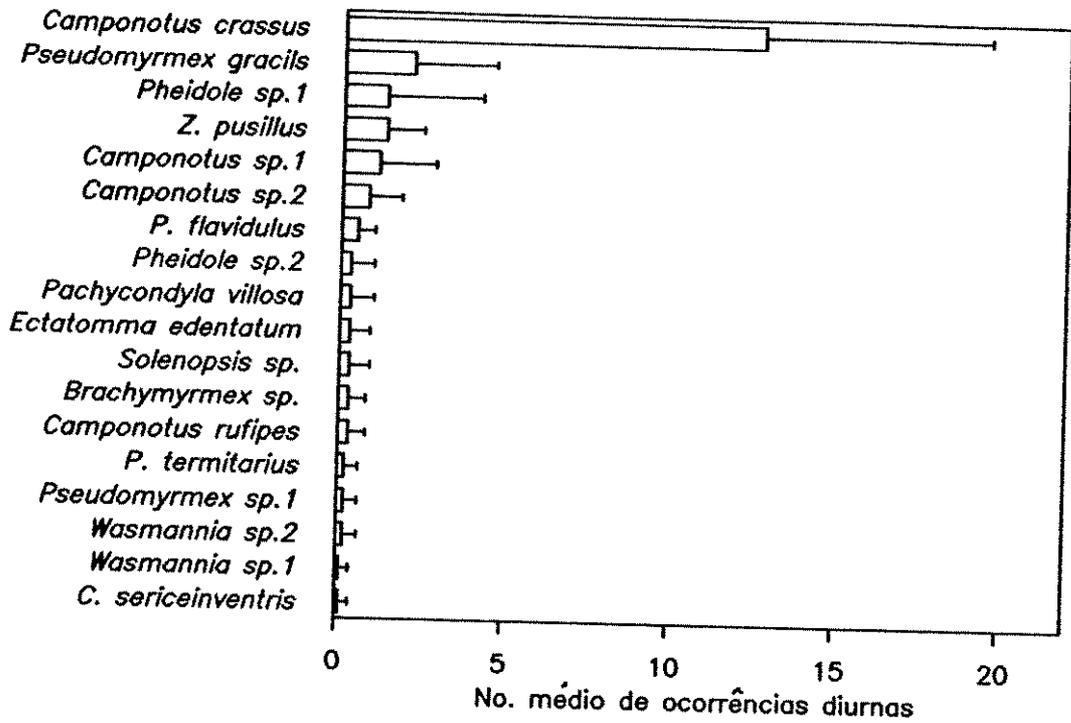
O número total de ataques aos cupins por formigas em plantas de *D. spectabilis* foi significativamente maior do que em plantas sem nectários extraflorais ( $P < 0,001$ ;  $\chi^2 = 58,73$ ), tanto durante o dia ( $P < 0,001$ ;  $\chi^2 = 47,41$ ) como a noite ( $P < 0,05$ ;  $\chi^2 = 7,94$ ). *D. spectabilis* teve mais espécies de formigas atacando cupins (Tabelas 3 e 4) que plantas sem NEFs. O número de cupins atacados por formigas em ambos os períodos, indicou uma preferência para forragear em regiões da planta com NEFs, resultando em número significativamente maior ( $P = 0,001$ ;  $\chi^2 = 13,75$ ) de cupins sendo atacados em botões e folhas novas, do que folhas maduras de *D. spectabilis* (Tabela 5). Entretanto, os cupins foram atacados com

Tabela 2. Número de ocorrências e abundância das espécies de formigas registradas em censos em *Ouratea spectabilis*.

Subfamília/Espécie de formiga	Número de ocorrências*		Abundância*	
	Dia (N=23 plantas)	Noite (N=23 plantas)	Dia (N=478 ind.)	Noite (N=260 ind.)
<b>FORMICINAE</b>				
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	0,3(±0,5)	0	12(3%)	0
<i>Camponotus abdominalis</i>	0	1,5(±1,0)	0	36(14%)
<i>Camponotus crassus</i>	12,7(±6,9)	0	295(62%)	0
<i>Camponotus lespesi</i>	0	1,0(±0,9)	0	15(6%)
<i>Camponotus pallescens</i>	0	2,8(±1,4)	0	63(24%)
<i>Camponotus renggeri</i>	0	2,8(±1,4)	0	52(20%)
<i>Camponotus rufipes</i>	0,3(±0,5)	0,3(±0,6)	5(1%)	5(2%)
<i>Camponotus sericeiventris</i>	0,1(±0,3)	0	1(0%)	0
<i>Camponotus</i> sp.1	1,1(±1,7)	0	17(4%)	0
<i>Camponotus</i> sp.2	0,8(±1,0)	0	17(4%)	0
<b>MYRMICINAE</b>				
<i>Pheidole</i> sp.1	1,3(±2,9)	0,7(±0,6)	12(3%)	20(8%)
<i>Pheidole</i> sp.2	0,3(±0,7)	0,8(±0,9)	5(1%)	44(17%)
<i>Solenopsis</i> sp.1	0,3(±0,6)	0	7(1%)	0
<i>Wasmannia</i> sp.1	0,1(±0,3)	0	4(1%)	0
<i>Wasmannia</i> sp.2	0,2(±0,4)	0	10(2%)	0
<i>Zacryptocerus pusillus</i>	1,3(±1,1)	0,6(±0,8)	46(10%)	5(2%)
<b>PONERINAE</b>				
<i>Acanthoponera mucronata</i>	0	0,2(±0,4)	0	2(1%)
<i>Ectatomma edentatum</i>	0,3(±0,6)	0,6(±0,7)	5(1%)	16(6%)
<i>Pachycondyla villosa</i>	0,3(±0,7)	0,2(±0,4)	4(1%)	2(1%)
<b>PSEUDOMYRMECINAE</b>				
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	2,1(±2,5)	0	26(5%)	0
<i>Pseudomyrmex flavidulus</i>	0,5(±0,5)	0	6(1%)	0
<i>Pseudomyrmex termitarius</i>	0,2(±0,4)	0	2(0%)	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	0,2(±0,4)	0	4(1%)	0

\* Os 13 censos diurnos foram feitos às 8:00 e 14:00 horas e os 5 censos noturnos às 20:00 e 22:00 horas. Número de ocorrências refere-se ao número médio de plantas que a espécie foi registrada nos censos. O desvio padrão é fornecido entre parênteses. Abundância refere-se ao número total de indivíduos encontrados em todos os censos. Abundância relativa entre parênteses.

Figura 8. Número de ocorrências por censo das 23 espécies de formigas durante os censos diurnos (**acima**) e noturnos (**abaixo**) em *Ouratea spectabilis* (N= 23 plantas) no cerrado de Mogi-Guaçu, SP. Número de ocorrências refere-se ao número médio de plantas em que a espécie de formiga foi registrada nos censos (N= 13 censos diurnos e N= 5 censos noturnos)



velocidades idênticas nas três regiões da planta ( $P > 0,6$ ; Kruskal-Wallis = 5,50) (Figura 9).

O forrageamento de formigas sobre plantas sem nectário extrafloral ocorreu por toda a planta, sem regiões preferenciais ( $P > 0,5$ ;  $\chi^2 = 0,51$ ) (Tabela 5). A velocidade com que os cupins foram atacados pelas formigas não diferiu nessas três regiões ( $P > 0,7$ ; Kruskal-Wallis = 0,70) (Figura 9).

### III- Atividade e distribuição espacial das formigas em *Ouratea spectabilis*

O padrão de forrageamento de formigas sobre *O. spectabilis* segue aquele apresentado no ataque aos cupins. O número de formigas em botões e folhas novas, onde existem NEFs é maior que em folhas maduras (Figuras 2 e 10). Mesmo nos meses onde há menor número de folhas novas, como junho ou julho, há observações de indivíduos nesta região. A atividade das formigas aumenta ao longo da estação seca, sendo mais intensa em outubro (Figura 11). A temperatura e umidade do ar mensais variaram muito pouco ao longo dos meses de junho a novembro (Figura 12).

### IV - Herbívoros e herbivoria em *Ouratea spectabilis*

As espécies de herbívoros encontradas em *O. spectabilis* nos botões, primórdios foliares e folhas novas e maduras, pertencem as ordens Lepidoptera (18 espécies), Homoptera (seis espécies), Hemiptera (seis espécies), Orthoptera (cinco espécies) e Coleoptera (cinco espécies). Para a maioria das espécies destas cinco ordens houve apenas um registro, mesmo para Lepidoptera. As ordens que

Tabela 3. Espécies de formigas registradas atacando cupins sobre *Ouratea spectabilis* no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

Espécie de formiga	Número de cupins atacados	
	Dia (N=180)	Noite (N=180)
<i>Camponotus crassus</i>	34	0
<i>Camponotus pallescens</i>	0	9
<i>Camponotus</i> sp.1	8	0
<i>Camponotus renggeri</i>	0	6
<i>Camponotus abdominalis</i>	0	4
<i>Tapinoma</i> sp.	3	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	2	0
<i>Ectatomma edentatum</i>	0	2
<i>Camponotus rufipes</i>	1	1
<i>Camponotus sericeiventris</i>	1	0
<i>Camponotus</i> sp.3	0	1
<i>Crematogaster</i> sp.	1	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	1	0
Total de ataques	51	23

Tabela 4. Espécies de formigas registradas atacando cupins em plantas sem nectários extraflorais no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

Espécie de formiga	Número de cupins atacados	
	Dia (N=180)	Noite (N=180)
<i>Camponotus abdominalis</i>	0	3
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	2	0
<i>Camponotus</i> sp.3	0	2
<i>Camponotus crassus</i>	1	0
<i>Camponotus pallescens</i>	0	1
<i>Camponotus renggeri</i>	0	1
<i>Camponotus rufipes</i>	0	1
<i>Pheidole</i> sp.1	1	0
Total de ataques	4	8

Tabela 5. Distribuição de ataques por formigas a cupins colocados em três locais de indivíduos de *Ouratea spectabilis* e de plantas sem NEFs (vizinho mais próximo), no cerrado de Mogi-Guaçu, SP. Cada local das plantas recebeu 2 cupins. Foram utilizadas 30 pares de plantas em cada horário (dia e noite).

---

***Ouratea spectabilis***

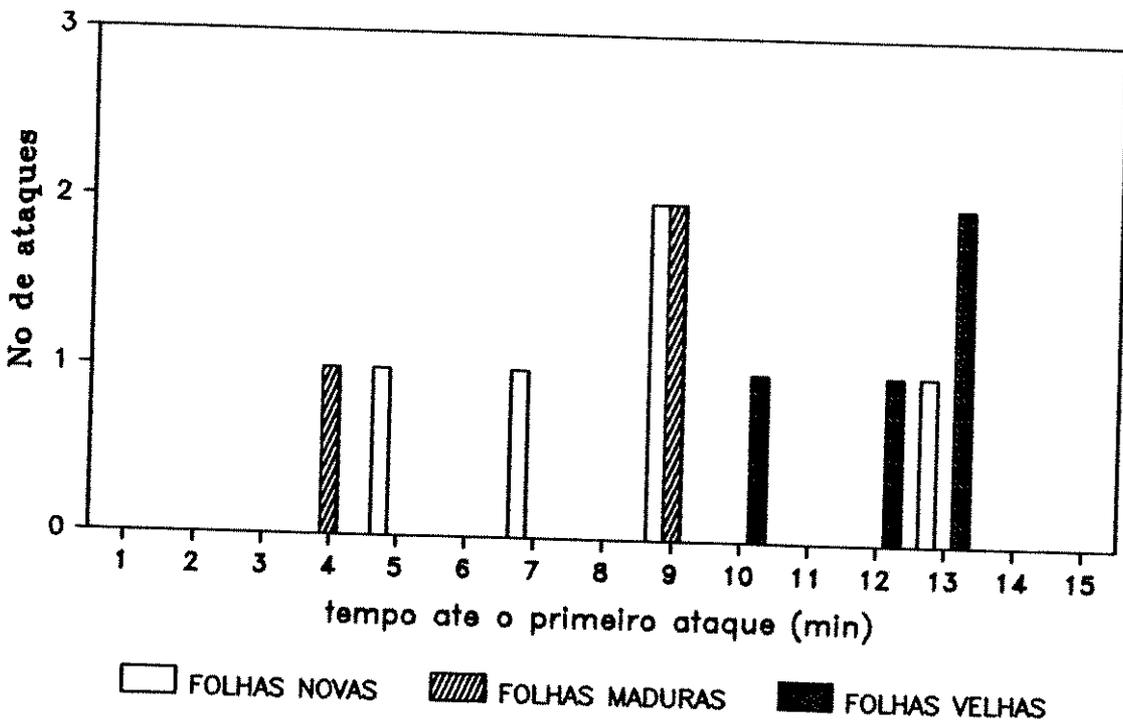
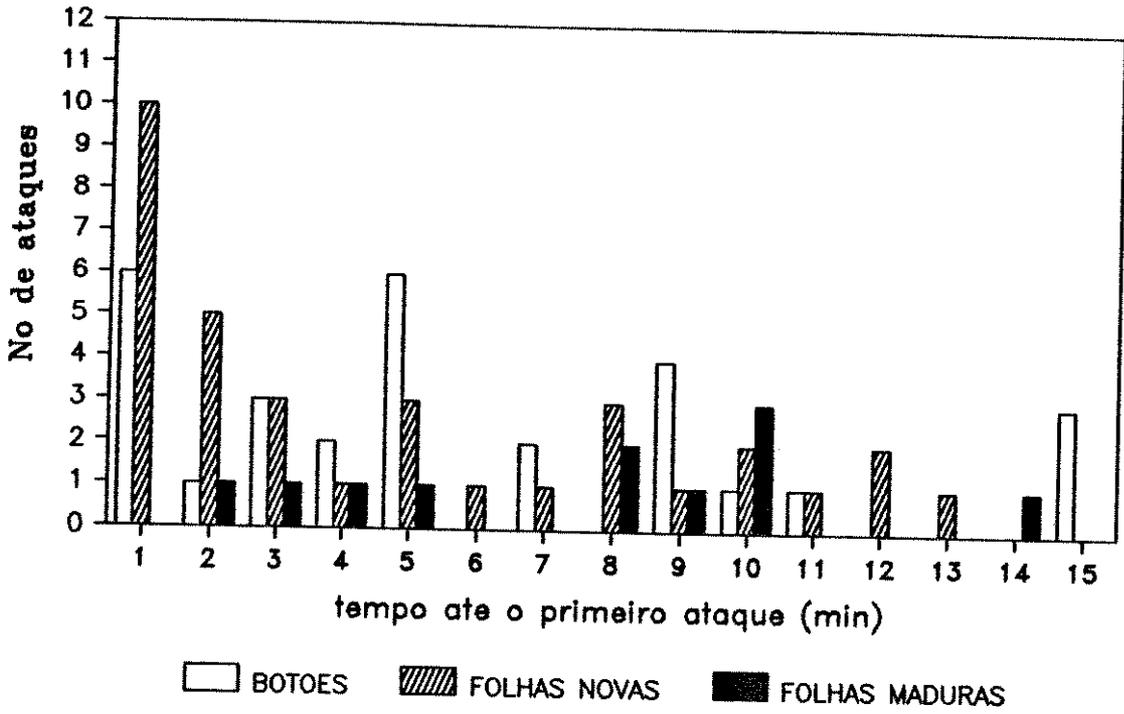
No cupins atacados	Botão	Folha nova	Folha adulta	
Dia (N=180)	17	28	6	$X^2=15,72$ ; $P<0,01$
Noite (N=180)	12	6	5	$X^2=7,89$ ; $P<0,02$
Total (N=360)	29	34	11	$X^2=13,75$ ; $P<0,01$

**Vizinho mais próximo**

No cupins atacados	Folha nova	Folha adulta	Folha velha	
Dia (N=180)	1	1	2	
Noite (N=180)	4	2	2	
Total (N=360)	5	3	4	$X^2=0,51$ ; $P>0,5$

---

Figura 9. Distribuição temporal de ataques por formigas a cupins colocados em três locais de indivíduos de *Ouratea spectabilis* (acima) e de plantas sem NEFs (abaixo), no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.



apresentaram mais indivíduos foram Homoptera e Lepidoptera, e as com menos indivíduos foram Hemiptera e Coleoptera. As espécies com um maior número de registros foram *Udranomia spitz*, *U. orcinus* (Lepidoptera: Hesperiiidae) em folhas novas, e uma espécie não identificada de Lepidoptera em primórdios foliares. Herbívoros comumente vistos em botões florais foram hemípteros da família Miridae, *Amorbia* sp. (Lepidoptera: Tortricidae), lagartas de *Ocharia ochrisia* (Lepidoptera: Lycaenidae). Outras duas espécies de licenídeos (não identificados) foram observados principalmente em botões, mas também em folhas novas. Besouros do gênero *Anthonomus* (Coleoptera: Curculionidae) foram encontrados infestando botões florais e ninfas de esperanças (Orthoptera: Tettigonidae) foram vistas alimentando-se de botões ou flores e eventualmente folhas novas. Três espécies de membracídeos foram os homópteros mais comuns (*Metcalfiella pertusa*, *Enchenopa* sp. e uma espécie não identificada), observados sempre em ramos ou em pedicelo de inflorescências.

Alguns destes herbívoros apresentaram comportamentos que supostamente os protegem contra o ataques das formigas como: secreção de substância adocicadas (como licenídeos), refúgio no interior de folhas enroladas (como *Udranomia* spp.), ou em botões unidos por seda (como o microlepidóptero *Amorbia* sp.).

O número médio de indivíduos dos vários herbívoros que ocorreram em folhas de *O. spectabilis* não apresentaram diferenças significativas entre plantas tratamento e controle para nenhum dos grupos de herbívoros. Enquanto que para os herbívoros encontrados em botões (Tabela 7), o número de homópteros encontrados foi significativamente maior nas plantas tratamento ( $P < 0,005$ ; teste t) assim como o total de herbívoros ( $P = 0,01$ ; teste t).

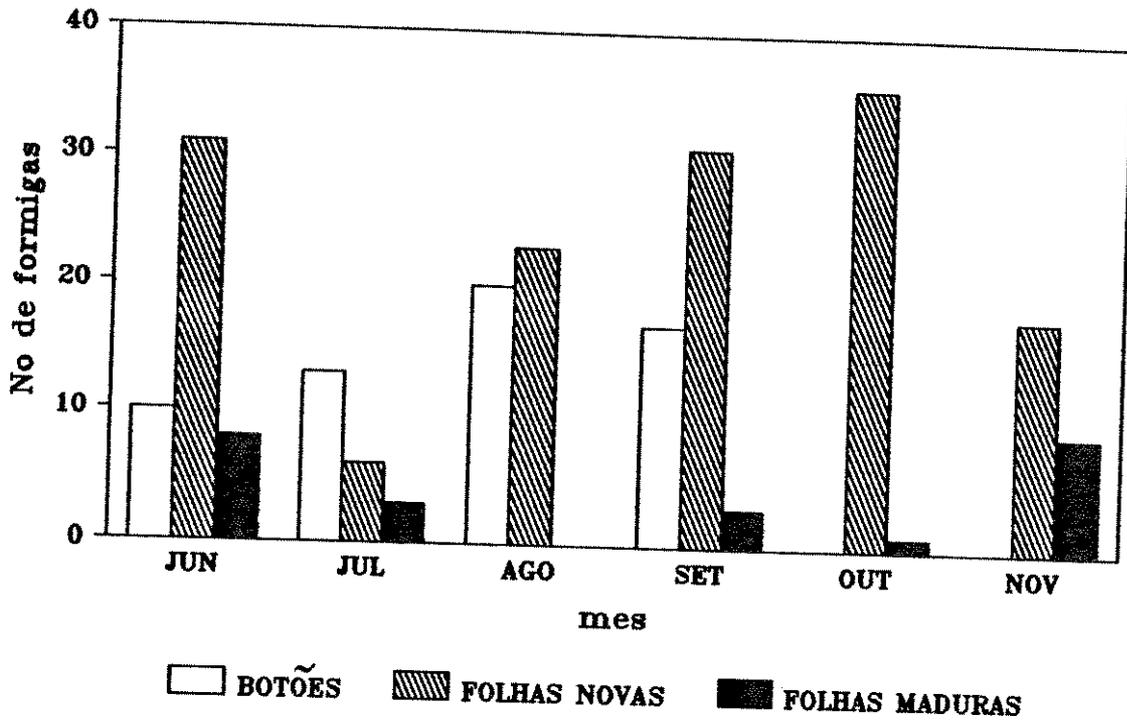
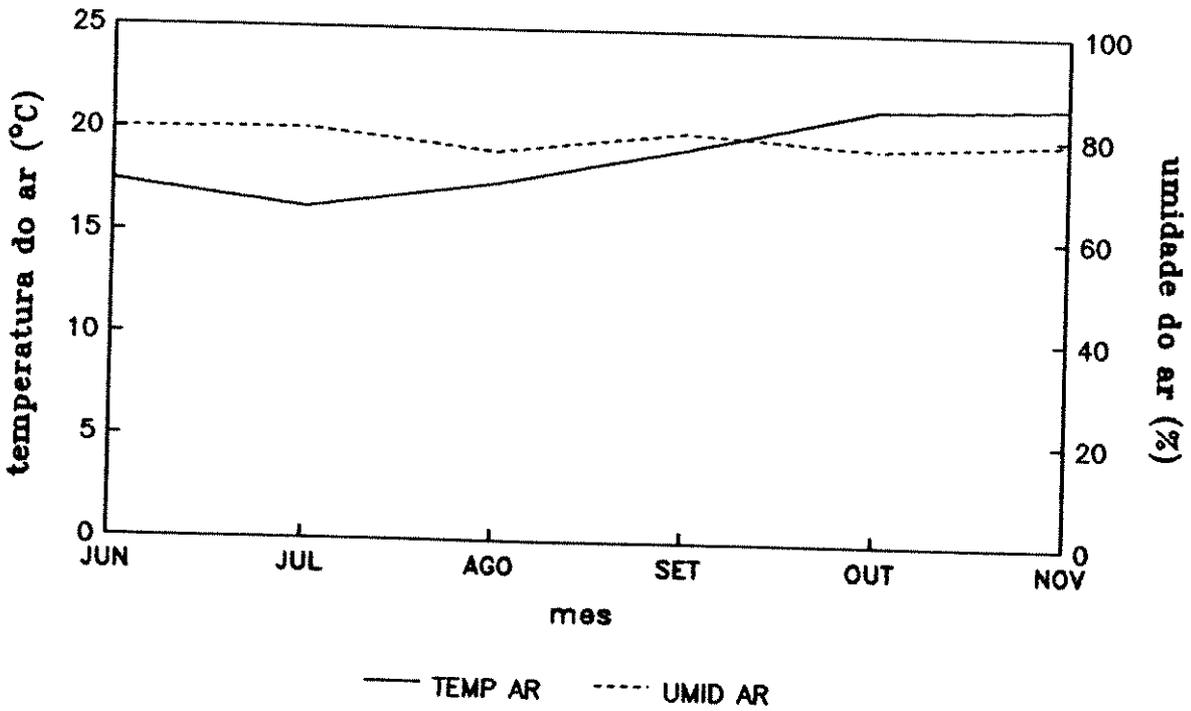
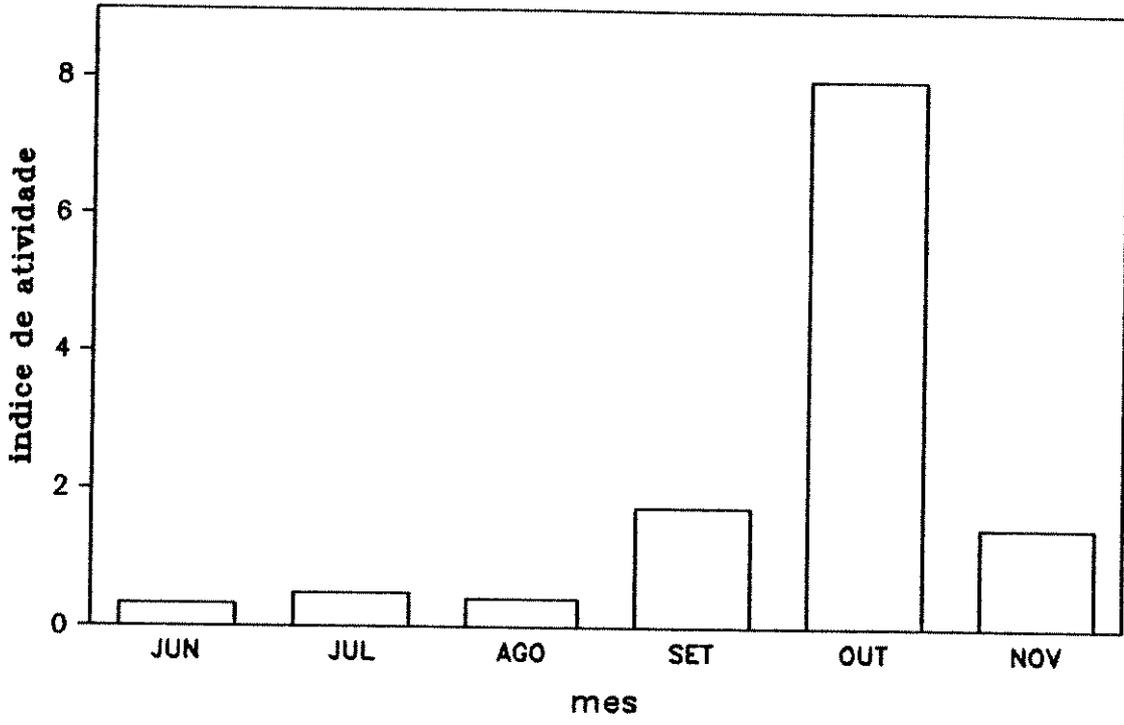


Figura 10. Distribuição espacial de formigas sobre *Ouratea spectabilis* no período de junho a novembro de 1992, no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

Figura 11. Índice de atividade de formigas durante os meses de junho a novembro de 1992 em *Ouratea spectabilis*, no cerrado de Mogi-Guaçu, SP. O índice é calculado pela fórmula  $(\sum I_m / \sum I) / D$ , onde  $\sum I_m$  é o número total de formigas em botões ou folhas novas durante o período de observação,  $\sum I$  é o número total de botões ou folhas novas, e D é o número de dias de observação (N= 6 dias)

Figura 12. Temperatura mensal do ar e umidade relativa mensal do ar durante os meses de junho a novembro de 1992. Dados fornecidos pela Estação Hidrometereológica da Fazenda Campininha, Mogi-Guaçu, SP.



Houve uma diferença significativa ( $P < 0,001$ ;  $\chi^2 = 80,39$ , análise de contigência) na herbivoria entre plantas tratamento e controle. Plantas onde formigas foram excluídas com a resina (tratamento), tiveram uma maior área foliar comida. Esta diferença ocorre principalmente nas categorias onde o dano é mais severo (51 a 100% de área comida).

V - Infestação de *Ouratea spectabilis* por ovos e lagartas de *Udranomia* spp.

Entre os herbívoros mais comuns em *Ouratea spectabilis* estão as lagartas de borboletas do gênero *Udranomia* spp. (25% dos registros de herbívoros em plantas controle e tratamento nos 23 censos). Em *O. spectabilis* foram encontradas duas espécies de *Udranomia*: *U. orcinus* e *U. spitzi*. Entretanto, durante as observações de campo, as formas imaturas dessas duas espécies são praticamente indistinguíveis. As borboletas ovipõem principalmente nos ápices dos primórdios foliares, ou na sua base. Os ovos são amarelados ou alaranjados. Lagartas destas duas espécies apresentaram o comportamento de "enrolar" a folha da qual estão se alimentando.

Apesar do número de lepidópteros como um todo (18 espécies) ter sido similar para plantas controle e tratamento, as espécies de *Udranomia* infestaram preferencialmente as plantas sem formigas. As plantas tratamento apresentaram mais lagartas de *Udranomia* spp. ( $P < 0,01$ ; teste t) (Tabela 8).

Foram registrados ovos e lagartas de *Udranomia* spp. de junho de 1992 a janeiro de 1993. O maior porcentagem de ovos foi registrada no mês de setembro (Figura 13), quando iniciou-se uma maior emissão de folhas novas (Figura 2).

Tabela 6 . Número médio de herbívoros encontrados em folhas de *Duratea spectabilis* em 23 censos realizados durante os meses de junho de 1992 a janeiro de 1993, no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

Herbívoros	Controle	Tratamento	teste t
<b>Lepidoptera (ovo)</b>			
(No por censo/folhas)	0,0177 ± 0,0079	0,0329 ± 0,0116	P>0,2
<b>Lepidoptera (lagarta)</b>			
(No por censo/folhas)	0,0354 ± 0,0080	0,0601 ± 0,0171	P>0,1
<b>Homoptera</b>			
(No por censo/folhas)	0,2786 ± 0,1748	0,5885 ± 0,1941	P>0,2
<b>Orthoptera</b>			
(No por censo/folhas)	0,0039 ± 0,0027	0,0306 ± 0,0231	P>0,2
<b>Coleoptera</b>			
(No por censo/folhas)	0,0003 ± 0,0003	0,0011 ± 0,0008	P>0,2
<b>Hemiptera</b>			
(No por censo/folhas)	0,0043 ± 0,0043	0,0027 ± 0,0021	P>0,5
<b>Total</b>			
(No por censo/folhas)	0,3425 ± 0,1758	0,7156 ± 0,1946	P>0,1
	(N=21 plantas)	(N=21 plantas)	

Tabela 7. Número médio de herbívoros encontrados em botões de *Ouratea spectabilis* em 15 censos realizados durante os meses de junho a outubro de 1992 no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

Herbívoros	Controle	Tratamento	teste t
<b>Lepidoptera (ovo)</b>			
(No por censo/botões)	0,0033 ± 0,0027	0,0053 ± 0,0030	P>0,5
<b>Lepidoptera (lagarta)</b>			
(No por censo/botões)	0,0033 ± 0,0020	0,0382 ± 0,0340	P>0,2
<b>Homoptera</b>			
(No por censo/botões)	0,0007 ± 0,0007	0,3097 ± 0,0903	P<0,005*
<b>Orthoptera</b>			
(No por censo/botões)	0,0020 ± 0,0014	0,0009 ± 0,0006	P>0,2
<b>Coleoptera</b>			
(No por censo/botões)	0,0049 ± 0,0025	0,0022 ± 0,0022	P>0,2
<b>Hemiptera</b>			
(No por censo/botões)	0,0220 ± 0,0144	0,0078 ± 0,0036	P>0,2
<b>Total</b>			
(No por censo/botões)	0,0036 ± 0,0110	0,0363 ± 0,0143	P=0,01*
	(n=21 plantas)	(n=21 plantas)	

A Tabela 9 mostra as espécies de formigas que atacaram lagartas de *Udranomia* spp. A espécie mais bem sucedida em atacar e remover as lagartas em todos os encontros (mais de um) foi *Pseudomyrmex* sp.1, que foi uma das formigas com um grande número de ocorrências em *O. spectabilis*. Espécies como *Camponotus crassus* e *Camponotus* sp.1, não atacaram nem removeram todas as lagartas encontradas. A porcentagem total de ataques às lagartas foi de 59% e de ataques com remoção foi de 41%.

Formigas dos gêneros *Camponotus*, *Pseudomyrmex* e *Pachycondyla* atacam individualmente as lagartas, carregando o indivíduo inteiro para o ninho. *Pseudomyrmex* sp.1 foi vista atacando e removendo lagartas de *Udranomia* spp. com dez milímetros de tamanho. Por outro lado, formigas do gênero *Crematogaster* recrutam companheiras para remover as lagartas e, caso não consigam, levam apenas pedaços destas para o ninho. Quando atacadas, lagartas de *Udranomia* spp. se debatem, movendo a cabeça de um lado para o outro. Elas podem também "regurgitar" uma secreção repelente. Algumas formigas depois de entrarem em contato com essa secreção ficam bastantes perturbadas, lambem as antenas e abandonam a lagarta na folha.

#### VI - Produção de frutos e sementes entre os pares experimentais de *Ouratea spectabilis*

O número de plantas de *O. spectabilis* que produziram botões, flores, e frutos foi estatisticamente similar para plantas controle

Tabela 8. Número médio de ovos e lagartas de *Udranomia* spp. (Lepidoptera: Hesperiiidae) em plantas de *Ouatea spectabilis* em 23 censos realizados em junho de 1992 a janeiro de 1993 no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

	Controle	Tratamento	teste t
<b>No de indivíduos/No de folhas total</b>			
ovo	0,007 ± 0,003	0,008 ± 0,002	P>0,5 ns
lagarta	0,006 ± 0,002	0,015 ± 0,003	P<0,05 *
total	0,019 ± 0,007	0,057 ± 0,012	P<0,01 *
	( N=21 plantas)	(N=21 plantas)	

Tabela 9. Espécies de formigas observadas nos encontros com lagartas de *Udranomia* spp. (Lepidoptera: HesperIIDae) sobre folhas novas de *Ouratea spectabilis*, no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

Espécies	Encontros	Ataques às lagartas	Remoção das lagartas
<i>Camponotus crassus</i>	8	5	3
<i>Camponotus</i> sp.1	5	3	2
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	3	3	3
<i>Ectatomma edentatum</i>	2	0	0
<i>Crematogaster</i> sp.	1	1	1
<i>Pachycondyla villosa</i>	1	1	1
<i>Camponotus sericeiventris</i>	1	0	0
<i>Zacryptocerus pusillus</i>	1	0	0
Total	22	13	9

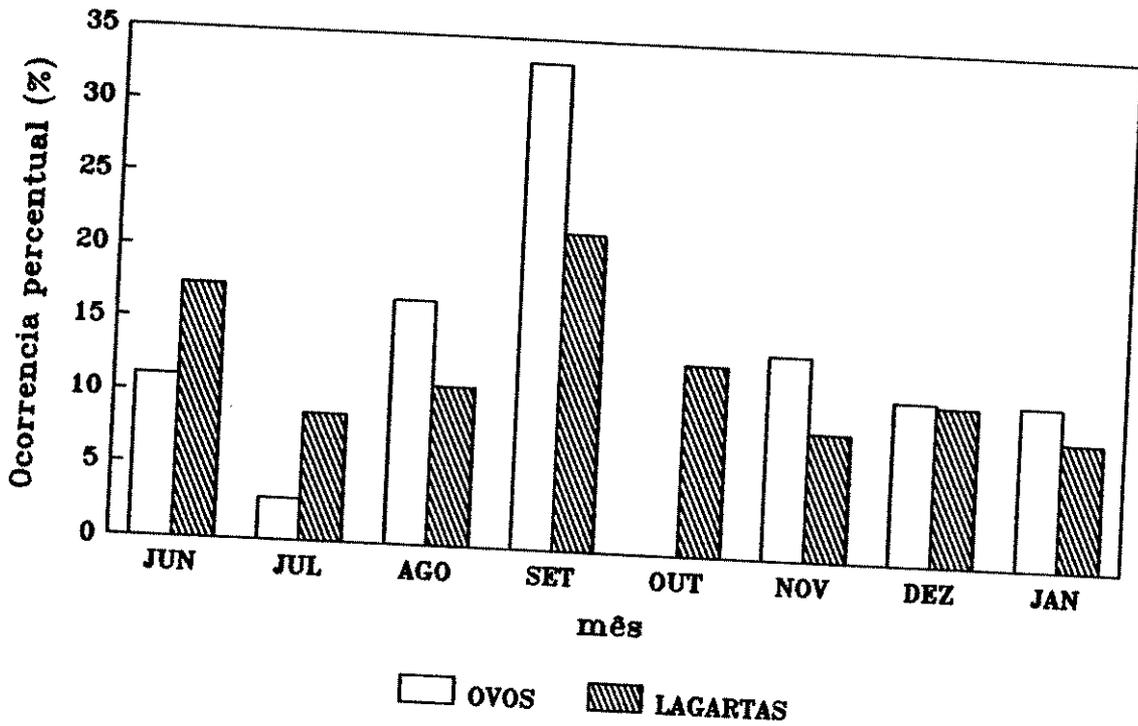


Figura 13. Ocorrência percentual de ovos e lagartas de *Udranomia* spp. (Lepidoptera: Hesperiiidae) em folhas de *Ouratea spectabilis* de junho de 1992 a janeiro de 1993, no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

Ocorrência percentual é a porcentagem relativa ao total de ovos ou lagartas em cada mês de 42 plantas.

e tratamento (Tabela 11). O número médio de sementes por fruto foi significativamente maior em plantas tratamento ( $P = 0,01$ ; teste t), mas o peso das sementes das plantas tratamento não foi maior que nas plantas controle ( $P > 0,07$ ; teste t).

Tabela 11. Produção de botões, flores e frutos de *Ouratea spectabilis* no cerrado de Mogi-Guaçu, SP.

	Controle (n= 21 plantas)	Tratamento (n= 21 plantas)	
Plantas com botões	6	9	$X^2=0,93$ $P>0,2$
No médio de botões	378,80( $\pm 203,9$ )	241,10( $\pm 118,4$ )	$P>0,05$ teste t
No de plantas com flores	3	8	$X^2=3,08$ $P>0,05$
No de flores/ No de botões	29,7% (378/1274)	28,7% (340/1185)	$X^2=0,28$ $P>0,5$
Plantas com frutos	3	7	$X^2=2,10$ $P>0,1$
No de frutos/No de flores	54,8% (207/378)	57,1% (194/340)	$X^2=0,38$ $P>0,4$
Plantas com frutos maduros	3	5	$X^2=0,62$ $P>0,3$
No de frutos maduros/ No de flores	10,1% (38/378)	16,8% (57/340)	$X^2=7,02$ $P>0,05$
No de frutos maduros/ No de frutos produzidos	18,4% (38/207)	29,4% (57/194)	$X^2=6,73$ $P>0,05$
No médio de sementes	1,29( $\pm 0,13$ )	1,79( $\pm 0,15$ )	$P=0,01$ teste t
Peso das sementes	0,31( $\pm 0,02$ )	0,25( $\pm 0,02$ )	$P>0,05$ teste t

## DISCUSSÃO

A fenologia das espécies vegetais do cerrado parece seguir uma tendência a abscisão foliar nos meses com menores taxas pluviométricas, enquanto que o brotamento, a floração e início da frutificação ocorrem na estação chuvosa (Barros & Caldas 1980, Dutra 1987, Mantovani & Martins 1988). Entretanto, Barros (1992) observou que das sete espécies do gênero *Byrsornima* estudadas em um cerrado de Brasília, seis floresceram na estação seca. Para *Ouratea spectabilis*, os eventos fenológicos como perda foliar progressiva e floração ocorreram durante a estação seca, e o brotamento e início da frutificação, no começo da estação chuvosa. *Ouratea spectabilis* não seguiu o padrão de caducifolia representativo de grande parte das espécies de cerrado (Dutra 1987).

Frankie *et al.* (1974), observando espécies nativas da Costa Rica, encontraram padrões fenológicos distintos com relação a produção e conservação de folhas em árvores: com espécies com pronunciadas quedas de folhas, outras que reteram a folhagem a maior parte do ano com produção intensa de folhas novas e espécies com descontínua produção de folhas. *Ouratea spectabilis* apresentou o padrão de conservação da folhagem durante o ano, com um brotamento intenso e em pouco tempo.

A floração de *O. spectabilis* durante a estação seca pode ser influenciada por fatores bióticos. Mantovani & Martins (1988) mostram que a maioria das espécies vegetais, no cerrado de Mogi-Guaçu, florescem em janeiro e fevereiro. Espécies que florescem durante a época com menor número de plantas com flores, poderiam reduzir a competição por polinizadores. Daubenmire (1972) propõe uma combinação entre entomofilia e deciduidade, que aumentaria a

visibilidade das flores e o pronto acesso a elas. *Ouratea spectabilis* apresenta um decréscimo de folhas no auge da floração (Figuras 3,4 e 5), podendo ser esta a estratégia utilizada pela planta para evidenciar as flores para os seus polinizadores.

O brotamento intenso de *Ouratea spectabilis* no mês de outubro foi semelhante ao padrão apresentado pela maioria das espécies vegetais da área. Neste mês o aumento da precipitação média mensal e da reposição de água no solo, poderia causar uma diluição de compostos inibidores de crescimento nas plantas (Mantovani & Martins 1988). Outro fator seria o fotoperíodo nessa época. Segundo Oosting (1956) a produção de certas auxinas ou substâncias que controlam o crescimento da planta são inibidas pelo comprimento do dia. O aumento do fotoperíodo pode interferir na síntese e/ou destruição daquelas substâncias, promovendo o crescimento (Mantovani & Martins 1988). O aumento na quantidade de água no solo no mês de outubro, propiciaria melhores condições para renovação da folhagem, por diminuir um possível "stress" hídrico que ocorresse em *O. spectabilis* durante os meses mais secos. Fatores bióticos como herbivoria também podem estar influenciando a época em que algumas plantas renovam sua folhagem. Assim, o brotamento no fim da estação seca, onde o número de insetos é menor (Janzen 1973, Wolda 1978) poderia ser um mecanismo anti-herbivoria utilizado pela planta, influenciando sua fenologia (Aide 1992, Nascimento et al. 1990).

A frutificação de espécies vegetais com frutos carnosos, como *O. spectabilis*, no início da estação chuvosa (época de maior calor e umidade) traria a vantagem destes se manterem mais atraentes para os dispersores por períodos mais longos (Mantovani & Martins 1988).

A fauna de formigas encontrada em *O. spectabilis* foi bastante diversificada, com 26 espécies distribuídas em 12 gêneros. Os

gêneros que apresentaram o maior número de espécies foram *Camponotus* e *Pseudomyrmex*. O gênero *Camponotus* destacou-se tanto em número de espécies como em abundância, com a espécie *Camponotus crassus* totalizando 40% dos indivíduos amostrados em todos os censos. O predomínio do gênero *Camponotus* é uma ocorrência comum na maioria dos estudos feitos com plantas com NEFs, tanto em regiões tropicais como em temperadas (Oliveira & Brandão 1991). *Camponotus*, *Pheidole* e *Crematogaster* estão entre os gêneros mais prevalentes em escala global, devido a diversidade de adaptações e espécies em várias áreas geográficas (Wilson 1976). Segundo Oliveira & Brandão (1991) as subfamílias Myrmicinae e Formicinae compreendem a maioria dos gêneros de formigas visitantes de plantas com NEFs nas áreas temperadas e tropicais, enquanto Ponerinae e Pseudomyrmicinae são registradas apenas nas regiões tropicais. As espécies mais frequentemente encontradas em *O. spectabilis* foram *Camponotus crassus*, *Zacryptocerus pusillus*, *Pseudomyrmex* sp.1, *Camponotus pallescens* e *C. renggeri*, que fazem parte da guilda de formigas arborícolas, apesar de *Camponotus crassus* também nidificar no chão (Morais 1980). O número menor de formigas à noite, quando comparados com horário diurno, talvez seja consequência da rápida queda de temperatura durante a estação seca.

A combinação da atividade das várias espécies de formigas nos NEFs de *O. spectabilis* resultou na presença de formigas sobre a planta durante o dia e a noite. Essa atividade contínua de formigas foi também registrada para outras plantas com NEFs: *Bixa orellana* (Bentley 1977a), *Ochroma pyramidale* (O'Dowd 1979), *Ferrocactus gracilis* (Blom & Clark 1980), *Ipomoea pandurata* (Beckmann & Stucky 1981) e *Caryocar brasiliense* (Oliveira 1988). Essa atividade diária contínua é importante para planta, pois os herbívoros também estão

ativos à noite (Janzen 1973). Os censos realizados em *O. spectabilis* mostraram uma clara segregação temporal entre as principais espécies de formigas visitantes dos NEFs, com espécies exclusivamente diurnas (como *Camponotus crassus*) e noturnas (como *Camponotus pallescens*) (ver Figura 8). A diferença no horário de forrageamento de espécies de formigas é comum para a região tropical. Nas regiões temperadas mais frias, formigas são ativas somente durante o dia (Koptur 1992). Tais diferenças na atividade podem ser baseadas nas diversas faixas de tolerância de temperatura e umidade, resultando numa redução da competição interespecífica por alimento, porque possibilitaria uma partilha temporal de recursos que são rapidamente renováveis (Carroll & Janzen 1973, Hölldobler & Wilson 1990).

Resultados similares da fauna de formigas visitantes dos NEFs foram obtidos por Oliveira et al. (em preparação) para *Ouratea hexasperma*, em uma área de cerrado em Brasília. Como em *O. spectabilis*, várias espécies de formigas foram atraídas para os NEFs de *Ouratea hexasperma*, com uma mudança temporal na composição das espécies e a dominância em número de espécies e de indivíduos do gênero *Camponotus*. As espécies mais abundantes e frequentes em *O. hexasperma* também ocorrem em *O. spectabilis*, como *Camponotus crassus* e *Zacryptocerus pusillus* durante o dia e *Camponotus pallescens* à noite. A similaridade da fauna de formigas que visitam os NEFs de *Ouratea spectabilis* e *O. hexasperma* talvez deva-se ao hábito arborícola destas espécies de formigas e por estas serem bastante comuns em cerrado (Morais 1980, Oliveira & Brandão 1991).

A composição da fauna de formigas em *O. spectabilis* pode estar sendo influenciada pela localização dos ninhos de formigas, pela própria composição de espécies de formigas do habitat e por

características da planta, como altura e número de NEFs ativos (Schemske 1982, Veena et al. 1989).

A localização dos NEFs em plantas é comum nas partes que são valiosas para a planta do ponto de vista da sobrevivência (como folhas novas) e da reprodução (como botões ou frutos). Estas regiões são também bastante vulneráveis ao ataque de herbívoros (Crawley 1983). Assim, a produção de néctar atua como fator de atração de formigas para locais que requerem maior proteção. A presença de NEFs aumentou a densidade de formigas em *O. spectabilis*, em comparação com as plantas vizinhas não portadoras de NEFs. Densidades maiores de formigas em plantas com NEFs foram também registradas para *Cassia fasciculata* (Barton 1986), *Qualea grandiflora* (Oliveira et al. 1987) e *Caryocar brasiliense* (Oliveira 1988). Portanto, NEFs atuam como fatores de atração para formigas, levando a um forrageamento diferencial destes insetos sobre a vegetação.

Em *O. spectabilis*, as folhas novas apresentaram maior abundância de formigas do que folhas maduras, onde os NEFs estão inativos ou ausentes. Este padrão de distribuição espacial é similar para mirmecófitas como *Cecropia peltata* (Downhower 1975), e outras plantas com NEFs como espécies de *Inga* (Koptur 1984). Para arbustos de *Qualea grandiflora*, entretanto, a produção de néctar extrafloral é homogeneamente distribuída pela folhagem da planta, e o patrulhamento por formigas é similar entre os diferentes ramos (Oliveira et al. 1987).

A maior atividade de formigas sobre *O. spectabilis* ao longo da estação seca e início da chuvosa foi na época do brotamento. Esta atividade parece estar relacionada mais com uma maior abundância de recursos, representados por botões e principalmente por folhas

novas, do que com a temperatura e a umidade do ar. Estes dois parâmetros climáticos que poderiam ser os mais influentes na atividade, variaram muito pouco ao longo dos meses de junho a novembro. Este padrão sazonal de atividade corresponde ao maior pico de produção de néctar, pois quase todas as plantas emitiram folhas novas. Padrões coincidentes de maior produção de néctar com maior atividade de formigas em uma fase vulnerável da planta aos herbívoros foram também encontrados por Bentley (1976) e Tilman (1978). A ocorrência de botões no mês de abril até depois do término da produção de flores, em outubro, também pode contribuir para manter atividade de formigas sobre planta. A adoção desta estratégia associada com a produção de folhas novas, a uma taxa baixa e constante ao longo do ano asseguraria a presença de formigas na planta o ano inteiro, com um aumento da atividade de formigas, quando fosse mais necessário.

As borboletas *Udranomia* spp., principais herbívoros de folhas de *O. spectabilis* apresentaram as maiores densidades de ovos e lagartas no fim da estação seca. Neste período as larvas de *Udranomia* spp. estão nos primeiros estádios e são mais susceptíveis a predação por formigas. *Ouratea spectabilis* apresenta os seguintes fatores que aumentariam a probabilidade de encontro entre formigas e lagartas: (1) A localização de NEFs em estípulas perto das folhas novas ou do meristema apical (onde *Udranomia* spp. ovipõem e se alimentam), e (2) brotamento coincidindo com pico de produção de néctar atraindo um maior número de formigas para a planta, aumentando assim, a chance da lagarta ser descoberta. Esses dois fatores também foram encontrados por Tilman (1978) para plantas de

*Prunus serotinus*, sugerindo que a combinação da localização dos NEFs com a fenologia da planta pode aumentar a eficácia da proteção por formigas à planta.

A presença de formigas sobre as plantas não teve influência sobre o número de herbívoros como um todo que utilizam folhas. O grupo com maior ocorrência nas plantas tratamento foram homópteros membracídeos. Apesar desse grupo de insetos poder formar associações mutualísticas com formigas, pelo menos uma das espécies encontrada é considerada solitária e não se associa com formigas (Lopes 1984).

Resultados semelhantes sobre a ausência de efeito das formigas sobre o número de herbívoros foi encontrado por Whalen & Mackay (1988) para três espécies de *Macaranga*. A única espécie que apresentou diferença no número de herbívoros e no dano foliar foi *Macaranga aleuritoides*, onde lagartas de lepidópteros foram os herbívoros dominantes. Em *Ouratea spectabilis*, lepidópteros foram o segundo grupo de herbívoros com o maior número de indivíduos. Essa diferença do dano foliar associada ao tipo de herbívoros ocorre porque, o dano causado por insetos sugadores é mais difícil de avaliar do que o produzido por insetos mastigadores.

*Ouratea spectabilis* teve um maior dano foliar em plantas sem formigas. Os maiores responsáveis por este dano devem ser as espécies de *Udranomia* e possivelmente gafanhotos. Gafanhotos foram vistos comendo folhas, mas não foram nem tão frequentes ou abundantes como *Udranomia* spp. Plantas tratamento tiveram mais lagartas que plantas controle, indicando que estas são afetadas negativamente pela presença de formigas. Barton (1986), comparando

a abundância das duas espécies de lepidópteros mais comuns em *Cassia fasciculada*, observou diferenças nas abundâncias destas em plantas com e sem formigas, mas não para os outros lepidópteros menos abundantes.

Formigas que visitaram os NEFs das estípulas de *O. spectabilis* atacaram uma proporção alta de lagartas de *Udranomia spp.*, mas a proporção de lagartas efetivamente removidas foi menor. Isto se deve provavelmente aos mecanismos de defesa das lagartas como a secreção de substância repelentes. A regurgitação de substâncias repelentes parece ser um comportamento comum para a maioria dos lepidópteros (Freitas & Oliveira 1993). Estratégias de escape de predação por formigas são encontradas em herbívoros que utilizam plantas com NEFs, como *Pteridium aquilinum* (Heads & Lawton 1985) e *Caryocar brasiliense* (Freitas & Oliveira 1993). Heads & Lawton (1985) observaram que a impalatabilidade dos herbívoros não era aparente antes do ataque, no entanto formigas poderiam aprender a evitá-los, visto que frequentemente ignoravam alguns herbívoros. A maioria dos encontros de formigas com *Udranomia spp.* resultaram em ataques. Os mecanismos de defesa de *Udranomia spp.* devem ser mais efetivos quando as lagartas são do mesmo tamanho ou maiores que as formigas. Lagartas pequenas são, em geral mais atacadas que as de porte maior, visto que o incremento no tamanho aumenta a dificuldade para a presa ser subjugada (Tilman 1978, Koptur 1984, Barton 1986). Não é necessário que todos os herbívoros sejam mortos ou retirados da planta para que esta ganhe benefícios com a presença de formigas. A mera interrupção da atividade alimentar dos herbívoros pode conferir proteção à planta (Bentley 1977b, Letourneau 1983).

Vários estudos sobre interações de formigas com plantas com

NEFs têm demonstrando redução da herbivoria foliar (Bentley 1976, O'Dowd 1979, Koptur 1979, McLain 1983, Kelly 1986, Stephenson 1982, Costa *et al.* 1992). Alguns trabalhos mostram que essa proteção pode aumentar o número de frutos ou sementes produzidos (McLain 1983, Stephenson 1982), enquanto que em outros esse efeito não foi detectado (Kelly 1986, Koptur & Lawton 1988, Oliveira 1988).

A produção de frutos das plantas tratamento e controle de *O. spectabilis* não diferiu significativamente. Plantas tratamento tiveram maior infestação por lagartas de *Udranomia spp.*, maior perda de área foliar e mais herbívoros nos botões. Apesar disso, as plantas tratamento tiveram um número médio maior de sementes. Koptur & Lawton (1988) encontraram que, em áreas com alta densidade de formigas, plantas de *Vicia sativa* tiveram mais sementes danificadas do que áreas com baixas densidades. O dano era causado por um herbívoro que alojava-se no interior das vagens e que beneficiava-se da proteção de formigas contra seus parasitóides. Koptur (1985) mostrou uma correlação negativa para abundância de formigas e parasitóides. Este mesmo efeito sobre os herbívoros pode ocorrer em *O. spectabilis*. Os NEFs dos botões de *O. spectabilis* atraíram várias vespas e moscas que poderiam ser potenciais parasitóides dos herbívoros que infestam botões. Assim, os herbívoros de plantas com formigas teriam menor taxa de parasitismo, resultando em maior dano às sementes.

A maturação de frutos em condições naturais varia muito entre indivíduos e até entre ramos (Stephenson 1981). A maturação é independente da quantidade de flores que a planta pode produzir e vários fatores podem interferir neste processo: falta de polinizadores, predação dos frutos ou sementes, ou condições adversas (Stephenson 1981). Espécies típicas de cerrado apresentam

uma produção irregular de frutos, podendo ser uma estratégia adaptativa de escape à predação ou ao parasitismo (Mantovani & Martins 1988). Um dos fatores responsável pela baixa produção de frutos em cerrado pode ocorrer por limitação do polinizador devido a maior perturbação (antrópica ou natural) destas áreas (Oliveira 1988, Gribel 1986). Udovic e Aker (1981) trabalhando com *Yucca whipplei*, no sudeste da Califórnia, observaram que de 96 indivíduos somente 12 iniciaram frutos. Os autores sugerem que esta espécie seja limitada por pólen nesse local. Esse fator também pode estar atuando em *O. spectabilis*.

A propagação vegetativa é de ocorrência comum em várias espécies típicas de cerrado, sendo uma alternativa de reprodução nesse tipo de vegetação que sofre rigores climáticos como seca, fogo ou geadas nos cerrados do sudeste do Brasil (Labouriau 1971). Oliveira (1988), em estudo feito no cerrado de Itirapina, observou que uma menor infestação por herbívoros a botões de *Caryocar brasiliense* não acarretava acréscimo na proporção de frutos maduros produzidos. Ele sugere que devido as peculiaridades desse tipo de vegetação, onde a propagação vegetativa tem um papel importante na reprodução, a proteção por formigas às partes vegetativas aumentaria a sobrevivência destas plantas. A maior frequência de NEFs nas partes vegetativas do que nas reprodutivas em cerrado (Oliveira & Leitão-Filho 1987, Oliveira & Oliveira-Filho 1991) reforçam a hipótese que a proteção a partes vegetativas seja mais vital do que a partes reprodutivas. *Ouratea spectabilis*, em Mogi-Guaçu, parecer seguir este padrão de proteção, pois está situada na distribuição periférica de cerrado onde ocorre outras perturbações como geadas (Mantovani 1983).

Os índices de herbivoria encontrados em cerrado são menores do que os registrados para outras áreas tropicais como florestas tropicais ou manguezais (Fowler & Duarte 1991, Nascimento *et al.* 1990), sugerindo que estratégias anti-herbivoria no cerrado sejam bem desenvolvidas. Um dos mecanismos anti-herbivoria que parece ser importante em cerrado é a proteção conferida por formigas atraídas aos NEFs das plantas. Isto é corroborado pela alta ocorrência de plantas com NEFs nesse tipo de vegetação (Oliveira & Leitão-Filho 1987, Oliveira & Oliveira-Filho 1991) e pela proteção conferida por formigas à partes importantes das plantas, como demonstrado neste estudo e em outros (Oliveira 1988, Oliveira *et al.* 1987, Costa *et al.* 1992). Dentre as razões que talvez expliquem a manutenção deste sistema mutualístico facultativo em cerrados, pode-se citar a alta abundância de formigas neste tipo de vegetação (Oliveira & Brandão 1991) e o baixo custo de produção do néctar extrafloral comparado com toxinas (O'Dowd 1979).

Mutualismo entre formigas e plantas mediado por NEFs são geralmente pouco específicos devido a natureza generalizada do recurso (somente néctar) fornecido pela planta, atraindo diversas espécies de formigas, e devido a distribuição em mosaico das formigas (Schemske 1983). Assim, tendem a ser variáveis no tempo, nas diferentes áreas de distribuição da planta, e no tipo de vegetação em que plantas com NEFs ocorrem. Portanto, estudos adicionais em diferentes áreas de cerrado, bem como em outros tipos de vegetação, são ainda necessários para um melhor entendimento da natureza deste mutualismo nos Neotrópicos.

## CONCLUSÕES

A fenologia de *Duratea spectabilis* no cerrado de Mogi-Guaçu caracteriza-se pela floração na estação seca, com brotamento intenso e maturação dos frutos na estação chuvosa. *O. spectabilis* produz folhas novas a uma taxa baixa, mas constante durante o ano.

A fauna de formigas associadas aos nectários extraflorais de *O. spectabilis* é composta por 26 espécies distribuídas em 12 gêneros. O gênero *Camponotus* destaca-se como o mais abundante e com o maior número de ocorrências durante os censos.

Ocorre uma mudança na composição das principais espécies visitantes durante os dois horários de amostragens. A fauna diurna típica é composta por *Camponotus crassus*, *Zacryptocerus pusillus*, *Pseudomyrmex* sp.1, *Camponotus* sp.1 e *Camponotus* sp.2. Por outro lado, as espécies *Camponotus pallescens*, *C. renggeri*, *Pheidole* sp.2, *C. abdominalis*, *Ectatomma edentatum* e *C. lespei* formam a guilda noturna.

*Duratea spectabilis* é mais intensamente visitada por formigas do que plantas desprovidas de nectários. Isto resulta num número significativamente maior de cupins sendo atacados por formigas sobre *Duratea* do que em plantas sem NEFs. O forrageamento das formigas sobre *O. spectabilis* é mais concentrado nos locais onde localizam-se os NEFs.

A atividade das formigas sobre *O. spectabilis* aumenta no início da estação chuvosa, sendo mais influenciada pela quantidade de NEFs ativos do que pela temperatura e umidade, que mantiveram-se quase constantes durante a estação.

Homoptera e Lepidoptera foram as ordens de herbívoros encontradas em *O. spectabilis* com o maior número de indivíduos. Os

herbívoros mais comumente vistos foram espécies de *Udranomia* (Lepidoptera: HesperIIDae). Apesar disto, várias espécies de formigas atacam e removem lagartas de *Udranomia* spp. *Camponotus crassus*, *Pseudomyrmex* sp.1 e *Camponotus* sp.1 são as espécies mais agressivas em relação a estes herbívoros.

A maior atividade das formigas sobre a planta ocorre no início da estação chuvosa, onde há maior ocorrência de ovos e lagartas de *Udranomia* spp.

A exclusão de formigas em *O. spectabilis* não alterou o número total dos herbívoros encontrados em folhas. Entretanto, considerando-se isoladamente borboletas de *Udranomia* spp., estas apresentaram um número maior de lagartas em plantas sem formigas.

Indivíduos de *O. spectabilis* com formigas excluídas tiveram mais área foliar comida e maior abundância de herbívoros em botões. O número de frutos produzidos por plantas com formigas (controle) não diferiu significativamente do obtido para plantas sem formigas (tratamento). Apesar disto, plantas tratamento apresentaram mais sementes por fruto que plantas controle.

Formigas parecem ser importantes agentes protetores de estruturas vegetativas de plantas de cerrado, onde a propagação vegetativa desempenha um papel fundamental.

## RESUMO

*Duratea spectabilis* (Ochnaceae) é uma espécie típica de cerrado que possui nectários extraflorais (NEFs) na base das estípulas e na região basal dos pedicelos, onde formigas de várias espécies são observadas visitando e coletando néctar. A interação entre formigas e os NEFs de *Duratea spectabilis* foi estudada em uma área de cerrado em Mogi-Guaçu, SP. A fauna de formigas visitantes aos NEFs de *Duratea spectabilis* é constituída de 26 espécies (12 gêneros), com predomínio do gênero *Camponotus*, tanto em número de espécies como de indivíduos. A fauna de formigas apresentou uma nítida segregação temporal. As espécies de formigas mais comuns durante o dia foram *Camponotus crassus*, *Zacryptocerus pusillus*, *Pseudomyrmex* sp.1, *Camponotus* sp.1 e *Camponotus* sp.2, enquanto que as espécies *Camponotus pallescens*, *Camponotus renggeri*, *Pheidole* sp.2, *Camponotus abdominalis*, *Ectatomma edentatum* e *Camponotus lespesi* foram as mais comuns à noite. Indivíduos de *Duratea spectabilis* tiveram mais espécies de formigas atacando cupins que plantas vizinhas sem NEFs. O forrageamento diferencial das formigas sobre *D. spectabilis* resultou em um número significativamente maior de ataques à cupins em botões e folhas novas do que em folhas maduras. Este forrageamento diferencial leva a uma maior atividade das formigas em *D. spectabilis* nos meses com o maior número de NEFs ativos. Os herbívoros mais abundantes em *D. spectabilis* foram em ordem decrescente: homópteros, lepidópteros, ortópteros, hemipteros e coleópteros. Os herbívoros mais frequentes foram duas espécies de *Udranomia* (Lepidoptera: Hesperiiidae). A exclusão forçada de formigas em indivíduos de *Duratea spectabilis* resultou em um número maior de lagartas de *Udranomia* spp. infestando as plantas,

ocasionando um dano significativamente maior às folhas. A ausência de formigas levou a um aumento no número de herbívoros em botões. Formigas parecem ser importantes agentes protetores de estruturas vegetativas de plantas de cerrado, onde a propagação vegetativa desempenha um papel fundamental.

## SUMMARY

*Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) is a typical cerrado species that bears extrafloral nectaries (EFNs) on the stipules and on the basal region of the pedicel. Many ant species are commonly observed on the plant and actively collect extrafloral nectar. This study investigates the interaction between ants and EFNs of *O. spectabilis* in an area of cerrado near Mogi-Guaçu, SP. The ant fauna associated with the EFNs of *O. spectabilis* consists of 26 species (12 genera). *Camponotus* ants showed a marked dominance, both in number of species and individuals. There is a clear daily turn over in ant species composition. The diurnal ant fauna is dominated by *Camponotus crassus*, *Zacryptocerus pusillus*, *Pseudomyrmex* sp.1, *Camponotus* sp.1 e *Camponotus* sp.2. During the night, the principal ant visitors were *Camponotus pallescens*, *C. renggeri*, *Pheidole* sp.2, *C. abdominalis*, *Ectatomma edentatum* e *C. lespei*. Plants of *O. spectabilis* were more intensively visited by ants than neighbouring plants lacking EFNs. This difference resulted in many more termites being attacked by ants on *Ouratea* than on plants without EFNs. Termites were preferably attacked by ants on buds and young leaves. The foraging for extrafloral nectar probably explains the greater ant activity on plants during months (September and October) presenting increased numbers of active EFNs. The most abundant herbivores on *O. spectabilis* were homopterans, lepidopterans, orthopterans, hemipterans and coleopterans. Caterpillars of two species of *Udranomia* (Lepidoptera: HesperIIDae) were frequently observed on the plants. Ant-excluded plants of *O. spectabilis* had greater numbers of *Udranomia* caterpillars and higher levels of folivory than plants with free ant access. Plants without ants also presented increased numbers of herbivores on buds. The protection

afforded by ants to *O. spectabilis* does not lead to an increased fruit production by the plants. Ants seem to effectively protect vegetative structures against herbivores in the cerrado. This protection is probably relevant for the plant, since vegetative propagation can play an key role for plants in the cerrado.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Addicott, J.F. 1984. Mutualistic interactions in population and community processes. In: Price, P.W., Slobodchikoff, C.N., Gaud, W.S. (eds.) *A new ecology*, 438-455 pp. John Wiley & Sons, New York.
- Aide, T.M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24:532-537.
- Baker, H.G., Opler, P.A. & Baker, I. 1978a. A comparison of the amino acid complements of floral and extrafloral nectars. *Bot. Gaz.* 139:322-332.
- Baker, D.A., Hall, J.L. & Thorpe, J.R. 1978b. A study of the extrafloral nectaries of *Ricinus communis*. *New Phytol.* 81:129-137.
- Barros, M.A.G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Rev. Bras. Bio.* 52:343-353.
- Barros, M.A.G. & Caldas, L.S. 1980. Acompanhamento de eventos fenológicos apresentados por cinco gêneros nativos do cerrado (Brasília-DF). *Brasil Florestal* 42:7-14.
- Barton, A.M. 1986. Spatial variation in the effect of ants on extrafloral nectary plant. *Ecology* 67:495-504.
- Beattie, A.J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beccarra, J.X.L. & Venable, D.L. 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualism? *Oikos* 55:276-280.

- Beckmann, R.L. & Stucky, J.M. 1981. Extrafloral nectaries and plant guarding in *Ipomoea pandurata* (L.) G.R.W. May (Convolv.). *Am. J. Bot.* 68:72-79.
- Belt, T. 1874. *The naturalist in Nicaragua*. Bumpus, London.
- Bentley, B.L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57:815-820.
- Bentley, B.L. 1977a. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *J. Ecol.* 65:27-38.
- Bentley, B.L. 1977b. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious body guards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:407-428.
- Boucher, D.H.; James, S. & Keeler, K.H. 1982. The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:315-347.
- Blom, P. & Clark, W.H. 1980. Observations of ants (Hymenoptera: Formicidae) visiting extrafloral nectaries of the barrel cactus, *Ferrocactus gracilis* Gates (Cactaceae) in Baja California, Mexico. *Southwest. Nat.* 25:181-186.
- Carroll, C.R. & Janzen, D.H. 1973. Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4:231-257.
- Coley, P.D. & Aide, M.A. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in Temperate and Tropical broad-leaved forests. In: Price, P.W. et al. (eds.) *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*, 25-49 pp. John Wiley & Sons, New York.

- Costa, F.M.C.; Oliveira-Filho, A.T. & Oliveira, P.S. 1992. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecol. Ent.* 17:363-365.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory—the dynamics of animal and plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Daubenmire, R. 1972. Phenological and other characteristics of tropical semideciduous forest in North-Western Costa Rica. *J. Ecol.* 62:147-170.
- Delpino, F. 1875. Rapporti tra insetti e tra nettari estranuziali in alcune piante. *Boll. Soc. Entomol.* (Firenze) 7:69-90.
- De Vuono, Y.S.; Batista, E.A. & Funari, E.A.L. 1986. Balanço hídrico da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, São Paulo, Brasil. *Hoehnea* 13:73-86.
- Downhower, J.F. 1975. the distribution of ants on *Cecropia* leaves. *Biotropica* 7:59-62.
- Dutra, R.C. 1987. Fenologia de dez espécies arbóreas nativas do cerrado de Brasília-DF. *Brasil Florestal* 62:23-41.
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
- Elias, T.S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: Bentley, B.L. & Elias, T.S. (eds.) *The biology of nectaries*, 174-203 pp. Columbia University Press, New York.
- Engler, A. 1876. Ochnaceae. In: Von Martius, C.F.P. (ed.) *Flora Brasiliensis*, volume 12 , parte 2, 299-356 pp. Opus cura Musei, C.R. Pal. Vindobonensis auctore S. Endlincher, condilum, Munchen.

- Frankie, G.W.; Baker, H.G.. & Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62:881-919.
- Freitas, A.V.L. & Oliveira, P.S. 1993. Biology and behaviour of the neotropical butterfly *Eunica bechina* (Nymphalidae) with special reference to larval defence against ant predation. *J. Res. Lep.* (no prelo).
- Fowler, H.G. & Duarte, L.C. 1991. Herbivore pressure in a Brazilian Cerrado. *Naturalia.* 16:99-102.
- Fox, L.R. 1981. Defense and dynamics in plant-herbivore systems. *Amer. Zool.* 21:853-864.
- Gibbs, P.E.; Leitão-Filho, H.F. & Shepherd, G. 1983. Floristic composition and community in an area of cerrado in SE Brazil. *Flora* 173:433-449.
- Heads, P.A. & Lawton, J.H. 1985. Bracken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid ant predation. *Ecol. Ent.* 10:29-42.
- Hespenheide, H.A. 1985. Insect visitors to extrafloral nectaries of *Byttneria aculeata* (Sterculiaceae): relative importance of roles. *Ecol. Entomol.* 10:191-204.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Huxley, C. 1991. Ants and plants: a diversity of interactions. In: Huxley, C. & Cutler, D.F. (eds.) *Ant-plant interactions*, 1-11 pp. Oxford Science Publications, Oxford.

- Inouye, D.W. & Taylor, O.R. 1979. A temperate region plant-ant-seed predator system: consequences of extrafloral nectar secretion by *Helianthella quinquinervis*. *Ecology* 60:1-7.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249-275.
- Janzen, D.H. 1967. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 47:315-558.
- Janzen, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day and insularity. *Ecology* 54:687-708.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34:611-612.
- Jeanne, R.L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology* 60:1211-1224.
- Joly, A.B. 1970. *Conheça a vegetação brasileira*. Polígono, EDUSP, São Paulo.
- Keeler, K.H. 1977. The extrafloral nectaries of *Ipomoea carnea* (Convolvulaceae). *Amer. J. Bot.* 64:1182-1188.
- Kelly, C.A. 1986. Extrafloral nectaries: ants, herbivores and fecundity in *Cassia fasciculata*. *Oecologia* 69:600-605.
- Koptur, S. 1979. Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. *Amer. J. Bot.* 66:1016-1020.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosoideae) saplings by ants. *Ecology* 65:1787-1793.

- Koptur, S. 1985. Alternative defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. *Ecology* 66:1639-1650.
- Koptur, S. 1991. Extrafloral nectaries of herbs and trees: modelling the interaction with ants and parasitoids. In: Huxley, C. & Cutler, D.F. (eds.) *Ant-plant interactions*, 213-230 pp. Oxford Science Publications, Oxford.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Bernays, E. (ed.) *Insect-plant interactions*, volume IV, 81-129 pp. CRC Press, Boca Raton.
- Koptur, S. & Lawton, J.H. 1988. Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents, and herbivores. *Ecology* 69:278-283 .
- Labouriau, L.F.G. 1971. Problemas da fisiologia ecológica dos cerrados. In: Ferri, M.G. (ed.) *Simpósio sobre o cerrado*. 203-243 pp. Edgard Blücher, São Paulo.
- Law, R. 1985. Evolution in a mutualist environment. In: Boucher, D.H. (ed.) *The biology of mutualism: ecology and evolution*, 50-71 pp. Croom Helm, London.
- Letourneau, D.K. 1983. Passive aggression: an alternative hypothesis for the *Piper-Pheidole* association. *Oecologia* 60:122-126.
- Lopes, B.C. 1984. *Aspectos da ecologia de membracídeos (Insecta: Homoptera) em vegetação de cerrado do estado de São Paulo, Brasil*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

- Mantovani, W. 1983. *Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Mantovani, W. & Martins, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, estado de São Paulo. *Rev. Bras. Bot.* 11:101-112.
- McLain, D.K. 1983. Ants, extrafloral nectaries and herbivory on the passion vine, *Passiflora incarnata*. *Am. Midl. Nat.* 110:433-439.
- Morais, H.C. 1980. *Estrutura de uma comunidade de formigas arborícolas em vegetação de campo cerrado*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Nascimento, M.T.; Villela, D.M. & Lacerda, L.D. 1990. foliar growth, longevity and herbivory in two "cerrado" species near Cuiabá, MT, Brazil. *Revta. Bras. Bot.* 13:27-32.
- O'Dowd, D.J. 1979. Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia* 43:233-248.
- O'Dowd, D.J. & Catchpole, E.A. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp.-ant interaction. *Oecologia* 59:191-200.
- Oliveira, P.S. 1988. *Sobre a interação de formigas com o pequi do cerrado, Caryocar brasiliense Camb. (Caryocaraceae): o significado ecológico de nectários extraflorais*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

- Oliveira, P.S. & Leitão-Filho, H.F. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in woody flora of cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 19:140-148.
- Oliveira, P.S.; Silva, A.F. & Martins, A.B. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74:228-230.
- Oliveira, P.S. & Brandão, C.R.F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in Brazilian cerrados, and a review of ant assemblages at extrafloral nectaries. In: Huxley, C. & Cutler, D.F. (eds.) *Ant-plant interactions*, 198-212 pp. Oxford Science Publications, Oxford.
- Oliveira, P.S. & Oliveira-Filho, A.T. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in Western Brazil. In: Price, P.W. et al. (eds.) *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*, 163-176 pp. John Wiley & Sons, New York.
- Oliveira, P.S.; Klitzke, C. & Vieira, E. (em preparação). The ant fauna associate with the extrafloral nectaries of *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) in an area of cerrado vegetation in central Brazil.
- Costing, H.J. 1956. *The study of plant communities*. Freeman, San Francisco.
- Rashbrook, V.K.; Compton, S. & Lawton, J.H. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology* 73:2167-2174.

- Schemske, D.W. 1982. Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. *Ecology* 63:932-941.
- Smiley, J. 1985. *Heliconius* caterpillar mortality during establishment on plants with and without attending ants. *Ecology* 66:845-849.
- Smith, L.L.; Lanza, J. & Smith, G.C. 1990. Amino acid concentrations in the extrafloral nectar of *Impatiens sultani* increase after simulated herbivory. *Ecology* 71:107-115.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:253-279.
- Stephenson, A.G. 1982. The role of extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. *Ecology* 63:663-669.
- Strong, D.R.; Lawton, J.H. & Southwood, R. 1984. *Insect on plants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Tempel, A.S. 1983. Bracken fern (*Pteridium aquilinum* Kuhn) and nectar-feeding ants: a non-mutualistic interaction. *Ecology* 64:1411-1422.
- Thompson, J. H. 1982. *Interaction and coevolution*. Wiley, New York.
- Tilman, D. 1978. Cherries, ants and caterpillars: timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillars to ant predation. *Ecology* 59:686-692.
- Udovic, D. & Aker, C. 1981. Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. *Oecologia* 49:245-248.

- Veena, T.; Kumar, A.R.V. & Ganeshaiah, K.N. 1989. Factors affecting ant (Formicidae: Hymenoptera) visits to the extrafloral nectaries of *Croton bonplandianum* Bail. *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)* 98:57-64.
- Veloso, H.P. 1963. Os grandes climaxes do Brasil. III: considerações gerais sobre a vegetação da Região Centro-Oeste. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 61:357-370.
- Whalen, M.A. & Mackay, D.A. 1988. Patterns of ant and herbivore activity on five understory euphorbiaceous saplings in submontane Papua New Guinea. *Biotropica* 20:294-300.
- Wilson, E.O. 1976. Which are the most prevalent ant genera?. *Studia Ent.* 19:187-200.
- Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *J. Anim. Ecol.* 47:369-381.
- Yamamoto, K. 1989. *Morfologia, anatomia e sistemática do gênero Duratea, Aublet. (Ochnaceae): levantamento preliminar das características de importância taxonômica e avaliação das classificações vigentes.* Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.