



UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA – UESB
Recredenciada pelo Decreto Estadual N°. 16.825 de 04.07.2016
Centro de Ensino Pesquisa e Extensão Socioambiental – CEPESA
Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais - PPGCA

**Visitação de Formigas (Hymenoptera: Formicidae) às Flores da
Trepadeira *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) e seu Provável
Papel na Defesa da Planta**

Juliana Fernandes de Souza

Itapetinga – Bahia
Abril-2019

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA – UESB
Recredenciada pelo Decreto Estadual N°. 16.825 de 04.07.2016
Centro de Ensino Pesquisa e Extensão Socioambiental – CEPESA
Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais - PPGCA

**Visitação de Formigas (Hymenoptera Formicidae) às Flores da
Trepadeira *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) e seu Provável
Papel na Defesa da Planta**

Autora: Juliana Fernandes de Souza
Orientador: Prof. Dr. Paulo Sávio Damásio da Silva
Co-orientadora: Prof^ª. Dr^ª Ana Gabriela Delgado Bieber

"Dissertação apresentada, como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS, no Programa de Pós-Graduação Stricto Sensu em Ciências Ambientais da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - Área de concentração: Meio Ambiente e Desenvolvimento"

Itapetinga – Bahia
Abril–2019

595.796 Souza, Juliana Fernandes de
S715v Visitação de Formigas (Hymenoptera: Formicidae) às Flores da
Trepadeira *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) e seu Provável Papel na
Defesa da Planta. / Juliana Fernandes de Souza. – Itapetinga, BA: UESB,
2019.

96fl.

Dissertação apresentada, como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS, no Programa de Pós-Graduação Stricto Sensu em Ciências Ambientais da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - Área de concentração: Meio Ambiente e Desenvolvimento. Sob a orientação do Prof. D. Sc. Paulo Sávio Damásio da Silva e coorientação da Profª. D. Sc. Ana Gabriela Delgado Bieber.

1. Formiga x planta - Interação. 2. Herbivoria – Interações ecológicas. 3. Nectários extra-florais - *Pyrostegia venusta*. I. Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, *Campus* de Itapetinga. II. Silva, Paulo Sávio Damásio da. III. Bieber, Ana Gabriela Delgado. IV. Título.

CDD(21): 595.796

Catálogo na Fonte:

Adalice Gustavo da Silva – CRB 535-5ª Região
Bibliotecária – UESB – Campus de Itapetinga-BA

Índice Sistemático para desdobramentos por Assunto:

1. Formiga x planta - Interação
2. Herbivoria – Interações ecológicas
3. Nectários extra-florais - *Pyrostegia venusta*

“ Quem se arrisca a andar por ares nunca antes respirados ou pensar fora da curva tem grandes chances de encontrar pedras no caminho. No entanto, ninguém é digno de contribuir para a ciência se não usar suas dores e insônias nesse processo. Não há céu sem tempestade. Risos e lágrimas, sucessos e fracassos, aplausos e vaias fazem parte do currículo de cada ser humano, em especial daqueles que são apaixonados por produzir novas ideias”. (Cury A, 2014. 1 ed. p.44)

AGRADECIMENTOS

À Deus, por ter me concedido a graça de trilhar essa caminhada, pela força e coragem em todos os momentos. Tudo que DEUS faz é BOM.

À meus pais Rita de Cássia e Júlio Alves, que foram minha base, força e inspiração, não existem palavras que consigam expressar a minha gratidão.

À meu irmão Ricardo Fernandes, pelo carinho, momentos de descontração e orações, faria o mesmo por você.

À meu namorado e amigo Tiago Lima, por toda atenção, orações, dedicação e cuidado que teve comigo ao longo dessa jornada. Gratidão!

À meus amigos e irmãos na fé da ANSD, em especial Manuela Correia e Sandra Matos.

Aos meus orientadores Dr^o Paulo Sávio Damásio da Silva e Dr^o Ana Gabriela Delgado Bieber, por compartilharem seus conhecimentos que foram fundamentais para realização deste estudo.

Pelo companheirismo e paciência, saibam que foram em muitos momentos família para mim.

Aos colegas do curso de pós-graduação, jamais esquecerei nossos momentos de aprendizado e companheirismo.

Aos professores Dr^o Carlos Bernard Moreno Cerqueira e M. Murilo Scaldaferrri pelo incentivo fundamentais para o início dessa caminhada.

Aos companheiros de LBSA, por toda ajuda durante a realização desse trabalho.

À Paulo Bonomo e Renata Bonomo pela autorização para realização desse estudo em sua propriedade.

À Universidade Estadual do Sudoeste Bahia – UESB.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB).

Totus Tuus ego sum mariae et omnia mea tua sunt (Montfort, 1843)

“Sou todo teu, Maria, e tudo o que é meu é teu”

SUMÁRIO

	Página
TABELAS DO APÊNDICE	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
RESUMO	ii
ABSTRACT	ii
INTRODUÇÃO	3
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	6
Interações inter-específicas	6
Herbivoria e defesa das plantas.....	7
Formigas	9
Formigas defendendo plantas	11
Interações entre formigas e flores	13
<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers	14
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	17
RESUMO	28
INTRODUÇÃO	30
<i>Pyrostegia venusta</i>	33
Área de estudo	34
Formigas e demais artrópodes visitantes de <i>Pyrostegia venusta</i>	36
Defesa de <i>Pyrostegia venusta</i> por formigas	37
Análise da herbivoria foliar.....	38

<i>Análises estatísticas</i>	38
<i>Formigas e demais artrópodes visitantes de <i>Pyrostegia venusta</i></i>	39
<i>Análise da herbivoria foliar</i>	42
<i>Teste de defesa de <i>Pyrostegia venusta</i> por formigas</i>	44
AGRADECIMENTOS	52
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	52

TABELAS DO APÊNDICE

Página

Tabela 1: Número de morfo-espécies de formigas identificadas (por gênero), bem como a frequência e abundância nos três estágios fenológicos estudados (botão floral, floração, frutificação) em <i>Pyrostegia venusta</i> (Bignoniaceae) Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brasil.	61
Tabela 2: Observações comportamentais das morfo-espécie de formigas visitantes em <i>Pyrostegia venusta</i> (Bignoniaceae) Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brasil....	62
Tabela 3: Comportamento de artrópodes (exceto formigas) visitantes em <i>Pyrostegia venusta</i> (Bignoniaceae) Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brasil.....	65

LISTA DE FIGURAS

Página

Figura 1: Mapa da Bahia, destacando o município de Ribeirão do Largo, BA, Brasil na localização da Fazenda Santa Helena (■), onde o estudo foi realizado. Fonte: Laís Oliveira Ferraz de Araújo	35
Figura 2: Aspecto do local da pesquisa na Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brasil. Foram destacados: a plantação de eucalipto vizinha ao local (Eu.) e um dos indivíduos de <i>Pyrostegia venusta</i> estudado (P.v.)	35
Figura 3: Registros de Artrópodes em plantas da espécie <i>Pyrostegia venusta</i> na Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brasil: (a) Formigas <i>Cephalotes</i> sp. visitando os NFs; (b) Larva de Lepidoptera e formiga do gênero <i>Cephalotes</i> ; (c) Botão floral pilhado	40
Figura 4: Efeito do número de inflorescências por planta (A) e altura média das mesmas (B) sobre a abundância de formigas na trepadeira <i>Pyrostegia venusta</i> , durante estudo em Ribeirão do Largo, BA, Brasil	42
Figura 5: A- Quantificação da intensidade da herbivoria foliar em <i>Pyrostegia venusta</i> , seguindo a metodologia de Dominguez e Dirzo (1995). Arte de L. G. Santos. B- Dez primeiros pares de folíolos em ramos de <i>Pyrostegia venusta</i> . C- Média do índice de herbivoria de Dominguez e Dirzo (1995) com relação à (A) localização dos pares de folíolos e (B) categoria de localização dos pares de folíolos, em função da distância para as inflorescências de <i>Pyrostegia venusta</i> , durante estudo em Ribeirão do Largo, BA.	44

RESUMO

Formigas são um dos grupos de insetos mais atraídos a nectários extra-florais, que normalmente resulta na defesa destas plantas contra herbívoros. A depender da morfologia floral, provável que formigas que forrageiam em nectários florais também atuem como agentes anti-herbivoria, diminuindo a presença de herbívoros e herbivoria sofrida pela planta visitada. Nesta pesquisa, analisou-se a relação de formigas visitantes de nectários florais de *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) e possível proteção fornecida contra herbívoros da planta. Para isso, os seguintes procedimentos foram realizados: (1) verificou-se se os discos nectaríferos das flores são mediadores da relação entre formiga-planta; (2) testes de defesa pelas formigas visitantes às folhas da trepadeira utilizando cupins vivos como herbívoro simulado; e, (3) investigou-se se os níveis de herbivoria nos folíolos aumentam com a distância para as inflorescências, onde há mais visitação de formigas. Formigas dos gêneros *Cephalotes* e *Camponotus* foram abundantes e frequentes consumindo néctar floral. Apesar desses gêneros serem agressivos, no teste de defesa com herbívoro simulado, não houve mais ataques quando a planta estava em flor quando comparado com botão floral (sem atrativos). Verificou-se que a herbivoria foliar foi menor nos pares de folíolos mais próximos à inflorescência, indicando tendência à defesa pelas formigas destas regiões. Houve abundância de formigas nas plantas com inflorescências numerosas. Os resultados indicam possível relação positiva entre formigas e nectários florais de *P. venusta*. No entanto, abordagens complementares como exclusão de formigas para comparação são necessárias, visando melhor compreensão do efeito para *P. venusta* da visitação de seus nectários florais pelas formigas.

Palavras-chave: interação formiga-planta; mata-de-cipó; mirmecofauna; mutualismo; nectários extra-florais; pilhagem de néctar.

ABSTRACT

Ants are one of the insect groups most attracted to extra-floral nectaries (EFNs), what usually results in the defense of the visited plants against herbivores. However, depending on the floral morphology, it is probable that ants that forage for floral nectar (NFs) also act as anti-herbivory agents, reducing the presence of herbivores and the herbivory suffered by the plant visited. Here, we analyzed the relationship between ants visiting NFs of the liana *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) and their possible role against plant herbivores. For this, we performed the following procedures: (1) it was verified if the nectariferous disks of the flowers of *P. venusta* are mediators of the relation between ants and plant; (2) ants defense tests against simulated herbivores (i.e., live termites); and, (3) investigation of the a positive relation between the level of herbivory suffered in leaflets and their distance to the inflorescences, where there are more visiting ants. We found a great abundance and frequency of ants that feed on floral nectar, with *Cephalotes* and *Camponotus* being the predominant genera. Although these genera are considered aggressive, in the defense tests with simulated herbivores, ant attacks during flowering time was not higher when compared to the period with floral buds (without active nectariferous disc). As expected, foliar herbivory was observed to be smaller in leaflet pairs closer to the inflorescence, indicating a tendency of visiting ants to defend these sites. There was also a higher abundance of ants in plants with more numerous inflorescences. The results indicate a possible positive interaction between ants and *P. venusta* NFs. Nonetheless, complementary approaches are needed to better understand the effect ants visitation to the NFs of *P. venusta*.

Keywords: ant-plant interaction; extrafloral nectar; *mata-de-cipó*; myrmecofauna; mutualism; nectar robbery.

INTRODUÇÃO

Qualquer ser vivo estabelece algum tipo de interação com uma ou mais espécies para a sua sobrevivência. Estas interações podem ser antagônicas (predação, parasitismo), neutras (neutralismo) ou mutualísticas, quando beneficiam ambas as partes (Bronstein *et al.*, 2006; Del-Claro, 2012). Para ser considerada mutualística, a vantagem precisa exceder a perda de energia investida no processo pelas duas partes (Bronstein, 2012). Em sua maioria, essa relação é condicionada por um recurso e um consumidor (Bronstein, 2012). A exemplo disso existem as formigas que atuam como protetoras das plantas e se alimentam de néctar extrafloral, de corpúsculos ricos em lipídios ou ainda de exsudatos de hemípteros (Holland *et al.*, 2005; Del-Claro *et al.*, 1996). As formigas ocorrem desde o Círculo Ártico até o sul do Hemisfério Sul, porém não estão presentes em regiões polares e em algumas ilhas oceânicas mais afastadas, bem como em altitudes muito elevadas (Hölldobler e Wilson, 1990). Estes insetos pertencem à família Formicidae, dentro da ordem Hymenoptera, são diversos e abundantes, sendo descritos atualmente 15.519 espécies e subespécies (Bolton, 2019; Antwiki, 2018). Esta alta diversidade e abundância deve-se em parte ao fato de serem insetos sociais, que vivem em colônias e cooperam pelo sucesso de sua espécie (Baccaro *et al.*, 2015). Segundo Hölldobler e Wilson (1990), as formigas apresentam hábitos alimentares bastante diversificados,

Nas interações mutualísticas entre plantas e formigas, na maioria dos casos, a planta oferece abrigo e/ou recurso alimentar, e em contrapartida as formigas realizam a dispersão de sementes bem como a proteção da planta hospedeira, sendo necessária em algumas vezes, a especialização de ambos (Bronstein *et al.*, 2006; Heil e Mckey, 2003). As formigas também podem interagir com as plantas de forma antagônica sendo herbívoras (Costa *et al.*, 2008). O que justifica a abundância desses insetos sobre as árvores (Oliveira *et al.*, 2012). As mais comuns dessas fontes de consumo são as glândulas produtoras de néctar. Os nectários extraflorais (NEFs) estão presentes em órgãos não-reprodutivos e não possuem relação direta com a polinização, mas apresentam associação com a

herbivoria (Kaminski *et al.*, 2009). Já os nectários florais (NFs) se localizam nas partes florais reprodutivas da planta e tem relação com polinização (Del-Claro, 2012; Marazzi *et al.*, 2013). As formigas que se alimentam desses líquidos muitas vezes também predam insetos herbívoros que estejam na planta (Oliveira *et al.*, 2012). Assim, essa interação pode refletir em um maior sucesso reprodutivo das plantas, observado, por exemplo, no aumento da quantidade de frutos e de sementes produzidas (Rico-Gray e Oliveira, 2007; Oliveira *et al.*, 2012).

Pyrostegia venusta (Ker Gawl.) Miers. (Bignoniaceae) é uma trepadeira neotropical que apresenta NEFs (Seibert, 1948). Ocorre em grande parte da América do Sul e é conhecida como cipó-de-são-joão (Lorenzi, 2013). Frequentemente encontrada em beiras de matas e estradas, campos, cercas e litoral (Lorenzi, 2013). Sua polinização é realizada principalmente por beija-flores (Sampaio e Almeida, 1995). As inflorescências densas na cor laranja ou amarela, com flores tubulares (Sampaio e Almeida, 1995). Contém, NFs em forma de disco ao redor da base dos seus ovários, e o néctar produzido é a recompensa para seus visitantes florais (Sampaio e Almeida, 1995). De acordo com Sampaio e Almeida (1995), os discos nectaríferos dessa espécie são o local mais buscado pelos insetos, inclusive formigas, como citado em alguns estudos com *P. venusta* (ver em Gobatto-Rodrigues e Stort, 1992; Polatto *et al.*, 2007).

A Fazenda Santa Helena é localizada na cidade de Ribeirão do Largo, Bahia, onde se encontra um remanescente de Floresta Atlântica com fitofisionomia de mata-de-cipó. Além disso, é uma área aberta em estado de regeneração. Plantas de *P. venusta* são bastante comuns nas áreas de vegetação mais aberta e observações prévias indicaram a presença frequente de formigas, tanto nas partes vegetativas quanto principalmente nas partes reprodutivas (AGD Bieber, comunicação pessoal). Deste modo, o objetivo geral desse estudo foi analisar a relação entre formigas visitantes de flores da trepadeira *P. venusta* (Bignoniaceae), buscando definir se elas desempenham algum papel na defesa desta planta contra herbívoros, situação em que os nectários florais estariam funcionando como nectários extraflorais. Diante disso, os objetivos específicos desta dissertação foram: (i) averiguar se os discos nectaríferos, ou seja, os nectários florais, das flores de *P. venusta* são mediadores da relação entre formigas e a planta; (ii) realizar testes de defesa por formigas que visitam às flores da trepadeira *P. venusta* contra herbívoros simulados; e (iii) avaliar se o nível de herbivoria nos folíolos aumenta com o aumento da

distância desses para a inflorescência da trepadeira *P. venusta*, localização dos nectários florais e de provável maior frequência das formigas.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Interações inter-específicas

O sucesso da vida no planeta Terra deu-se por causa das interações bióticas entre os organismos (Del-Claro, 2012). Todas as espécies do mundo interagem com uma ou mais espécies (Bronstein *et al.*, 2006). Existem aqueles organismos que usam, fornecem, recebem um recurso e/ou benefício, mas todos com o mesmo objetivo, a manutenção de sua vida (Del-Claro, 2012). À vista disso, para que exista a interação é necessário que um organismo seja o alimento de outro, e com isso formam-se as cadeias tróficas (Ricklefs, 2003). Essas cadeias ocorrem de forma complexa na natureza, devido à complexidade de suas funções ecológicas, cujas teias de interações incluem os mais variados organismos de diferentes níveis tróficos (Moraes *et al.*, 2000). Em qualquer ecossistema existem, ao menos, três níveis tróficos: produtor, consumidor e decompositor, os quais interagem entre si e com o meio (Ricklefs, 2003).

Thompson (1982) afirma que, em alguns casos, as interações antagônicas evoluíram ao longo do tempo para se tornar relações mutualísticas, e que ambas estão ligadas. As interações mutualísticas compreendem a maioria dos seres vivos, ou seja, são poucos aqueles que não necessitam desse tipo de relação para a sua sobrevivência (Bronstein *et al.*, 2006). Não apenas mutualismo, mas principalmente simbiose, quando existe a obrigatoriedade, ambas são interações harmônicas onde dão aos participantes maiores chances de manutenção da vida (Bronstein *et al.*, 2006). O que acontece nessas relações é uma troca de benefícios, onde um recebe do outro aquilo que não consegue realizar ou alcançar sozinho, e dessa forma existe ganho entre os dois lados (Hoeksema e Bruna, 2000).

É necessário entender o funcionamento dessas interações, visto que existem diversos fatores que podem influenciar e alterar a dinâmica do ecossistema (Mendes *et al.*, 2012). Um dos principais desafios da ecologia de comunidades tem sido entender as

consequências das interações entre as espécies (Schleuning *et al.*, 2015). A dinâmica de um organismo afeta cada comunidade de maneiras específicas, e esta conexão, é a base que atua no equilíbrio das populações (Begon *et al.*, 1986). Nesse contexto, faz-se necessário conhecer melhor as interações entre os diferentes níveis tróficos (Aguiar-Menezes e Menezes, 2005).

Herbivoria e defesa das plantas

Uma das interações inter-específicas que mais contribuiu com a evolução e diversidade dos vegetais foi a herbivoria, que ocorre quando animais consomem partes da estrutura da planta (Begon *et al.*, 2006). Também, certamente a grande diversidade de certos grupos animais está ligada ao consumo de algum material vegetal (CITAR). Por exemplo, a classe Insecta é de longe o grupo animal mais numeroso e cerca de 50% dos insetos conhecidos atualmente pela ciência (1.115.000 espécies) são herbívoros (Aguiar-Menezes e Menezes, 2005).

As plantas são organismos sésseis, autotróficos, abundantes e constituem a base das cadeias alimentares (Hooper e Vitousek, 1997; Polis e Strong, 1996). São alvos fáceis para os herbívoros e por isso são acometidas por estresses bióticos ocasionados por vertebrados e invertebrados (Dangl e Jones, 2001; Ricklefs, 2003). Por não apresentarem a possibilidade de escape, as plantas sofrem consequências com essa relação (Strauss e Irwin, 2004).

Os níveis desses impactos causados nas plantas dependem do tecido que é consumido, que pode ser tecido vegetativo ou reprodutivo. Em geral, independente do órgão, os herbívoros dão preferência aos tecidos jovens por conterem mais celulose e açúcar (Marquis, 2012). Ao longo dos anos, os insetos herbívoros desenvolveram diferentes adaptações em seus aparatos bucais para facilitar o consumo dos vegetais (Marquis, 2012; Coley e Barone, 1996). A diminuição do tecido foliar compromete a chance de sobrevivência da planta, uma vez que os metabólitos primários consumidos pelos herbívoros são indispensáveis para sua manutenção vital (Ricklefs, 2003). Como exemplo, há insetos sugadores e mastigadores que consomem caules, raízes, frutos e sementes (Marquis, 2012).

Desde o surgimento das angiospermas e dos insetos na Terra, estes dois grupos passaram a ser dominantes em termos de abundância, diversidade e papéis ecológicos,

interagindo de muitas formas (Del-Claro, 2012). Dentre elas a herbivoria tem se destacado desde o início, e hoje em dia se caracterizam por uma diversidade de mecanismos conhecidos tanto pelas plantas para evitar os herbívoros, como o inverso (Rech *et al.*, 2014). A princípio, os insetos interagiam de forma antagonica com as angiospermas, consumindo pólen, e ao longo do tempo evoluíram para relações mutualísticas da polinização (Del-Claro, 2012). Atualmente existem cerca de 352.000 espécies de angiospermas (The Plant List, 2013). No Brasil o número de espécies angiospermas é de 33.299 espécies (Lohmann, 2015). A interações entre angiospermas e insetos, como a polinização, dispersão de sementes e proteção contra herbívoros, contribuíram com o sucesso desse grande grupo (Niklas, 1997).

Desde então, as plantas vêm passando grande pressão a nível trófico, por parte dos consumidores primários, e como resposta fisiológica, muitas vezes, as plantas desenvolveram mecanismos de defesa (Marquis, 2012). Esses mecanismos foram desenvolvidos em uma grande escala temporal, ao longo da história evolutiva deste grupo vegetal (Ricklefs, 2003). São atributos químicos e mecânicos obtidos pelo desenvolvimento do metabolismo secundário, os quais conferem aos vegetais melhores condições adaptativas frente às variáveis bióticas e abióticas como os patógenos, predadores, por exemplo (Marquis, 2012). Desempenham papéis importantes nas plantas, como proteção contra herbívoros e microorganismos patogênicos, atração, atuam como agentes na competição entre plantas ou em simbioses entre plantas e microorganismos (Ricklefs, 2003). A defesa das plantas é tudo aquilo que impede de certa forma o herbívoro de encontrá-la ou manipulá-la (Marquis, 2012).

Estes compostos do metabolismo secundário são divididos em três grandes classes: (1) os compostos nitrogenados, que apresentam variedade e em sua maioria são tóxicos aos mamíferos; (2) os terpenóides, que atuam como toxinas e repelentes para muitos insetos e mamíferos; e (3) os compostos fenólicos que dão suporte mecânico, defesa contra patógenos e herbívoros, são atrativos para polinizadores, proteção contra radiação ultravioleta e reduzem o crescimento de competidoras adjacentes (Trigo *et al.*, 2012). Para que essas defesas sejam efetivas na ação anti-herbivoria, é necessário que haja concentração suficiente de metabólitos secundários específicos (Coley e Barone, 1996). Um exemplo, de defesas químicas são as classes dos taninos e alcaloides aos quais conferem a impalatabilidade; fenológicas como temporal, ex. florir em momentos onde a chance de herbivoria for menor (Marquis e Braker, 1994; Del-Claro, 2012).

As defesas das plantas contra os herbívoros são resultados de adaptações evoluídas e repassadas entre as gerações (Marquis, 2012). Existem duas formas de defesa, as constitutivas, que são características da planta repassadas entre gerações, sem a necessidade do estímulo de ataque dos herbívoros, e a induzida, que surge apenas como resposta a um ataque prévio por herbívoros (Marquis, 2012).

Outra forma de defesa das plantas são as físicas, que consistem na presença de alguma barreira na anatomia da planta, como espinhos e dureza (Del-Claro, 2012). Há o biótico, realizado a partir de associações, a exemplo com animais não-herbívoros, onde esse organismo irá defender de seus inimigos (Marquis e Braker, 1994; Del-Claro, 2012). Um exemplo de defesa biótica, ocorre na interação de plantas com formigas, que possuem hábitos alimentares generalistas, que podem oferecer vantagens defensivas à planta ao forragearem sobre as mesmas (Bronstein *et al.*, 2006).

Formigas

Dentre as 32 ordens de insetos conhecidas, as formigas (família Formicidae), parte da ordem Hymenoptera, que também inclui vespas e abelhas, destacam-se em vários sentidos, inclusive no que tange suas várias interações com plantas que vem sendo objeto de estudo de vários pesquisadores (ver revisões em Hölldobler e Wilson, 1990, Rico-Gray e Oliveira, 2007, Lach *et al.*, 2010). As sinapomorfias que caracterizam esse grupo são: presença da casta de operárias (eusocialidade), glândula metapleurial e pós-faringeal, e constrição do primeiro segmento abdominal (pecíolo) (Urbani, 1989).

O corpo das formigas é dividido em tagmas, onde o primeiro segmento é a cabeça, prognata, e antenas geniculadas com escapo e até 12 anéis, o segundo segmento é o mesossoma, e o último é o metassoma que se subdivide em cintura e gáster (Suguituru *et al.*, 2015). Outra característica importante das formigas é a presença de glândulas secretoras de feromônio utilizados para se comunicarem, o que o recrutamento de trabalhadores para tarefas como coletar alimentos, e defesa contra predadores (Hölldobler e Wilson, 1990). Esses insetos são o primeiro grupo de insetos sociais a predarem e forragearem primariamente no solo e na serapilheira (Hölldobler e Wilson, 1990)

A diferenciação de castas se dá a partir das características do indivíduo, e, isto vai determinar a tarefa e especialidade assumida dentro de uma colônia, como exemplo, a ausência de asas, que facilita a escavação pelas operárias (Hölldobler e Wilson, 1990).

No entanto, quando não existe essa forma de classificação, as tarefas são distribuídas de acordo com a idade das operárias (Hölldobler e Wilson, 1990).

Dentre as funções ecológicas desempenhadas pelas formigas estão a defesa anti-herbivoria, ciclagem de nutrientes, dispersão de sementes, polinização, etc (Pizo e Oliveira, 2000; Suguituru *et al.*, 2015). No entanto, elas também a utilizam as plantas para suas atividades de forrageamento (Rico-Gray e Oliveira, 2007). Este grupo de insetos sociais apresenta uma dieta mais variada que a das abelhas e cupins, pois, além de predarem outros insetos e artrópodes em geral, algumas espécies complementam a alimentação para suprir as necessidades de nutricionais com outras fontes, podendo incluir em sua dieta exsudatos de hemípteros, sementes/frutos, néctar floral e extrafloral, e micélios fúngicos (Sudd, 1982). No entanto, ao nível de espécie, há aquelas que dependem exclusivamente de uma única fonte de alimento e outras que utilizam mais de uma fonte alimentar (Sudd, 1982).

Ao longo da história da evolução foram surgindo grupos com especializações alimentares diferentes: coletoras de sementes, onívoras, polinívoras, nectarívoras e também predadoras especialistas ou generalistas (Hölldobler e Wilson, 1990). As formigas dos gêneros *Leptogenys*, *Discothyrea* e *Procerattium* são exemplos de espécies com hábitos alimentares especializados, onde apresentam uma fonte de alimento exclusiva (Baccaro *et al.*, 2015).

As formigas são um grupo taxonomicamente bastante diversificado, apresentando atualmente cerca de 15.519 espécies e subespécies descritas, pertencentes a 17 subfamílias e 408 gêneros (Antwiki, 2018; Baccaro *et al.*, 2015). Na região Neotropical existem cerca de 3.000 espécies de formigas descritas, as quais estão distribuídas em 13 subfamílias e 142 gêneros, sendo muitos desses gêneros endêmicos dos Neotrópicos (Baccaro *et al.*, 2015). O maior número de formigas descritas para a região Neotropical é encontrado no Brasil, com cerca de 1.458 espécies distribuídos em 111 gêneros (Baccaro *et al.*, 2015). Sendo assim, o Brasil se destaca entre os países das Américas com a maior diversidade de formigas, havendo a possibilidade de serem descobertas ainda mais 2.000 mil novas espécies (Antwiki, 2014b; Baccaro *et al.*, 2015).

Apesar de sua grande diversidade taxonômica e ecológica, as formigas só se tornaram dominantes sobre as florestas, savanas e outros ambientes há 50 milhões de anos (Baccaro *et al.*, 2015). Estão presentes em quase todos os tipos de ecossistemas, menos em regiões polares e algumas ilhas oceânicas muito afastadas, e ocupam um número

expressivo de nichos, o que as tornam importantes na estruturação de populações nos diversos ecossistemas (Brühl *et al.*, 1998). Dentre seus vários papéis ecológicos, destacam-se as relações com plantas, que podem ser antagônicas, como a predação de sementes e a herbivoria funcional, bem como mutualistas, quando há benefícios de defesa, dispersão ou melhor desenvolvimento para a planta (Lach *et al.*, 2010).

Formigas defendendo plantas

Um dos tipos de defesa biótica mais usado por plantas é a associação com formigas (Ricklefs, 2003). A relação entre formigas e acácias (Fabaceae) na América Central, é exemplo dessa interação, onde a planta fornece abrigo para nidificação e fontes nutritivas renováveis (Janzen, 1996). E, em contrapartida, estes insetos intensificam suas visitas, tornando-se fiéis à planta e a protegendo contra herbívoros, bem como contra plantas competidoras vizinhas (Janzen, 1996). Em geral, atribui-se o sucesso de defesa pelas formigas a dois fatores (Baccaro *et al.*, 2015). Em primeiro lugar, estas espécies de formigas possuiriam um hábito alimentar generalista, utilizando tanto fontes alimentares fornecidas pela planta, como também predando os potenciais herbívoros, geralmente artrópodes, que surjam sobre a planta (Hölldobler e Wilson, 1990). E segundo lugar, o fato de serem insetos coloniais relativamente sésseis fazem que habitem a planta (ou suas proximidades) e que vários indivíduos estejam sempre patrulhando a planta em busca de alimento (vegetal e animal) (Del-Claro, 2012).

Uma das formas principais de atração das formigas utilizadas pelas plantas para sua defesa anti-herbivoria é a oferta de recompensas alimentares (Rico-Gray e Oliveira, 2007). A relação mutualista de defesa mais clássica que acontece entre formigas e plantas, envolve as plantas ditas mirmecófitas (Marquis, 2012). Neste caso específico, algumas plantas, como embaúbas (*Cecropia* spp.) e acácias, produzem corpúsculos alimentares ricos em lipídios (corpúsculos müllerianos) ou proteínas (corpúsculos beltianos) extremamente atrativos a formigas, além de fornecerem cavidades como abrigo para as colônias (domáceas) (Baccaro *et al.*, 2015). Há também o caso de hemípteros sugadores de seiva que mantêm associações mutualísticas com as formigas e fornecem a estas seu *honeydew*, exsudato adocicado, em troca da proteção da formiga, que muitas vezes se estende também para a planta (Del-Claro e Oliveira, 1999).

Um outro tipo de secreção adocicada é produzido por larvas de alguns lepidópteros mirmeecófilos, certas espécies de Riodinidade e Lycaenidae, que assim também se beneficiam da defesa por formigas (Kaminski, 2008). Finalmente, formigas também podem usar o néctar, uma secreção açucarada produzida pela planta, composta principalmente por carboidratos de fácil digestão, mas também por lipídios, aminoácidos, fenóis, alcalóides dentre outros compostos (González-Teuber e Heil, 2009; Del-Claro, 2012). E os nectários florais (Beattie, 1985; Del-Claro e Oliveira, 1999; Kaminski *et al.*, 2009; Rech *et al.*, 2014).

O néctar é secretado por glândulas chamadas de nectários, que podem ser encontrados em qualquer órgão aéreo da planta e apresentam diferentes morfologias (Rech *et al.*, 2014). Geralmente, os nectários são classificados em dois tipos, de acordo com a sua localização na planta: os florais (NFs) e os extraflorais (NEFs) (Rech *et al.*, 2014). Ambos são formados por um tecido nectarífero que basicamente constitui-se de epiderme, um parênquima especializado e sistema vascular (Rech *et al.*, 2014). Os nectários florais estão ligados a polinização (nupciais), estando assim localizados nas partes florais ou reprodutivas da planta (Marazzi *et al.*, 2013). Já os extraflorais (ou extra-nupciais), estão associados à defesa contra herbívoros, e localizam-se nas partes não-reprodutivas da planta (Marazzi *et al.*, 2013; Oliveira, 1997; Schmid, 1988). Ou seja, o lugar onde é produzido o néctar, normalmente tem relação com a sua funcionalidade, mas, no entanto, podem ocorrer nectários extraflorais localizados em inflorescências (Heil, 2011). Plantas que apresentam NEFs são comuns em florestas, campos, e desertos, como também em ambientes antropizados (Rico-Gray e Oliveira, 2007). Essas glândulas são encontradas em estruturas como lâminas foliares, pecíolos, hastes jovens, flores (Heil, 2011; Marazzi *et al.*, 2013).

São muitos os tipos de insetos que visitam os NEFs das plantas, mas as formigas são certamente os mais abundantes e comuns (Rico-Gray e Oliveira, 2007, Bovendorp, 2009; Oliveira *et al.*, 1999). Segundo Davidson (1997), o sucesso da dominância ecológica das formigas se deveria em parte pela capacidade de utilização dessas glândulas nectaríferas, bastante comuns na vegetação. Do ponto de vista das plantas, muitas pesquisas têm comprovado que a presença de formigas em plantas com NEFs resulta em um decréscimo na herbivoria, e isto em alguns casos pode até influenciar positivamente no sucesso reprodutivo das plantas atendidas (Oliveira e Freitas, 2004). Isto acontece porque a herbivoria diminui os recursos disponíveis para a planta investir em crescimento

e reprodução, como a produção de sementes (Horvitz e Schemske, 1984). Horvitz e Schemske (1984) dizem que os efeitos da herbivoria diminuem os recursos da planta, como a produção de sementes. Kaminski *et al.*, (2009) ressaltam a importância do comportamento eusocial das formigas contribuindo para a ação de proteção e defesa da planta, ao afetar negativamente a presença de herbívoros.

Em um estudo realizado abordando a relação entre NEFs de *Opuntia stricta* (Cactaceae), no México, existe uma relação mutualística entre planta e formigas (Oliveira, 1999). Nesta espécie houve aumento de 50% no sucesso reprodutivo das plantas, e concluiu que a associação das formigas a NEF. Resulta em benefício para a planta (Oliveira, 1999). No entanto, um outro estudo realizado nos Neotrópicos, desta vez com *Anemopaegma album* (Bignoniaceae) no Brasil, as formigas visitantes de NEFs não defenderam as plantas, o que resultou na redução da produção de flores (Nogueira *et al.*, 2012).

Interações entre formigas e flores

Essas associações íntimas e obrigatórias entre esses animais e plantas evoluíram e são umas das mais importantes relações mutualísticas existentes (Torezan-Silingardi, 2012). A princípio não foram direcionadas mas ocorreram de forma acidental durante a herbivoria, quando se alimentavam, e com o tempo foram se especializando tornando-se mutualística (Grimaldi, 1999; Torezan-Silingardi, 2012). A exemplo disso, formigas associadas à polinização de monocotiledôneas e eudicotiledôneas, tendo registros de polinização especializada há 90 milhões de anos (Crepet, 1996; Rico-Gray e Oliveira, 2007). Ou seja, apesar de as formigas serem abundantes em diversos ecossistemas e muitas espécies serem coletoras de néctar, não existem muitos casos de polinização realizada por elas (Rico-Gray e Oliveira, 2007). Assim, a seleção natural não contribuiu para que a polinização fosse feita por formigas, no entanto, favoreceu o roubo de néctar pelas mesmas, que seria a coleta ilegítima que causa danos à planta (Rico-Gray e Oliveira, 2007; Torezan-Silingardi, 2012). De fato, para Fritz e Morse (1981) e Norment (1988), existe um decréscimo de polinizadores em flores com a presença de formigas ou próximas a elas. Inclusive, Assunção *et al.* (2014) reportaram que a presença de formigas em plantas com NEFs no Cerrado chega a ameaçar os polinizadores e que isso afetaria estes na escolha das flores diminuindo significativamente a produção de frutos.

Os nectários florais, em algumas espécies de plantas estão associados a defesa, como em *Ipomoea* (Convolvulaceae), que mantém relação com formigas agressivas que expulsam os herbívoros, e dessa forma nestes casos especiais são classificados como nectários extranupciais (Keeler e Kaul 1984; Endress, 1996; Rech *et al.*, 2014). Existem casos de nectários extraflorais não apresentarem relação com a polinização, no entanto, ocorrerem na flor, também nectários florais estarem relacionados a polinização, mas estarem em regiões não reprodutivas da flor (Knox *et al.*, 1985, Rech *et al.*, 2014). No entanto, alguns pesquisadores argumentam que a utilização de néctar floral por formigas não apresentaria muito êxito, e isso possivelmente seria justificado por alguns fatores, como: a existência de toxinas no néctar floral (como, alcalóides, taninos, compostos voláteis e outros), a dificuldade de acesso das formigas às flores, o grau de diluição do néctar e a aceitação do néctar como dieta pura (ver, por exemplo, Janzen, 1977). Porém, existem vários casos de forrageamento de formigas em nectários florais que foram observados e descritos (Rico-Gray e Oliveira, 2007, Baker e Baker, 1978).

De acordo com Rico Gray e Oliveira (2007), apesar do grande esforço de pesquisa ao efeito das formigas em plantas com NEFs, ainda existe a necessidade de mais pesquisas no que tange a interação destes insetos com NFs, para que se obtenha um arcabouço maior de informações, e assim possa se ter provas suficientes para compreender melhor esse tipo de relação entre formigas e flores.

Pyrostegia venusta (Ker Gawl.) Miers

O gênero *Pyrostegia* contém apenas quatro espécies e pertence à tribo Bignonieae (Bignoniaceae). A espécie *Pyrostegia venusta* (Ker Gawl.) Miers é a mais conhecida destas, sendo comum em grande parte da América do Sul (Pool, 2008). Essa planta é conhecida em todo Brasil e também no Uruguai, Argentina e Paraguai (Gobatto-Rodrigues e Stort, 1992). No Brasil ocorre principalmente no Bioma Cerrado e em formações savânicas. Possui as seguintes características: como trepadeira semilenhosa, com florescimento nas cores laranja e raramente encontrada na cor amarela (Lorenzi, 2013; Sampaio e Almeida, 1995; Rossatto e Kolb, 2010). Segundo Sampaio e Almeida (1995) e Lorenzi e Matos (2013), desenvolve-se em ambientes higrófitos ou mesófitos, são encontradas em beira de estradas, litoral, matas, campos, orlas e em outros ambientes perturbados (Lorenzi e Souza, 2001).

Esta espécie é conhecida popularmente como cipó-de-são-joão, pois sua floração ocorre em geral entre junho e julho. Também é nesta estação onde a paisagem do cerrado é fica estritamente seca e descorada, e assim suas flores se destacam ainda mais em contraste com o cenário (Polatto *et al.*, 2007). É cultivada em locais com incidência luminosa direta, porém não são fotoblásticas, com ciclo fenológico anual (Lorenzi 2013; Newstrom, *et al.*, 1994; Rossatto e Kolb, 2010).

Seus ramos são densos e não possuem pêlos, no entanto nos nós podem ocorrer tricomas, já as folhas com dois ou três folíolos, são classificadas como bifolioladas ou trifolioladas, podendo apresentar gavinhas, e pecíolos pubescentes (Lohmann, 2015). Possui inflorescência, composta de cálice é verde, glabro, borda denteada e com cachos axilares (Sampaio e Almeida, 1995). A corola apresenta forma de fúnil, sendo tubular e estreitada, medindo de três a seis cm de comprimento (Sampaio e Almeida, 1995). É gamossépala e a porção superior é levemente curvada (Sampaio e Almeida, 1995). O fruto em forma de vagem, deiscente e seco formado por muitos carpelos sincárpicos, com nervo no centro não aparente (Faegri e Van Der Pijl, 2013). Suas sementes são protegidas por envoltório e a dispersão é anemocórica (Faegri e Van Der Pijl, 2013). Apresenta nectários florais (NFs) na base dos discos nectaríferos e extraflorais (NEFs) nos folíolos (Sampaio e Almeida, 1995; Seibert, 1948). Esta espécie foi incluída na Lista Mundial de Angiospermas com Nectários Extraflorais (Gonzalez, 2011).

O órgão sexual feminino é completo, tendo estilete cilíndrico e terminal, estigma foliáceo e indiviso, e o ovário súpero, bilocular e bicarpelar (Faegri e Van Der Pijl, 2013). O estigma fica preparado para fertilização durante o dia inteiro, já os grãos de pólen não duram tanto, e isso colabora na diminuição da autopolinização e contribui aumentando a possibilidade de ocorrer fertilização cruzada (Crepet, 1996). O órgão masculino é o primeiro a atingir a maturidade, por isso libera os grãos de pólen desde a abertura do botão, enquanto que estigma só estará receptivo apenas duas horas depois (Hortenci *et al.*, 2008).

Os metabólitos secundários produzidos pelas Bignoniaceae de modo geral são: saponinas, taninos, flavonoides, cumarinas, naftoquinonas, esteroides, terpenoides e outros (Choudhury, *et al.*, 2011). Poucos são os estudos realizados com *P. venusta* em particular para a identificação de seus compostos orgânicos. No entanto, Fernandes *et al.* (2011), relataram a presença de extrato etanólico nas folhas, e que este não apresenta atividade antimicrobiana para muitos microorganismos. Os folíolos desta espécie

apresentam baixo teor de flavonoides e fenóis (Santos *et al.*, 1998). A pequena quantidade de fenóis encontrados, segundo Santos *et al.* (1998), ocorre pela ausência de taninos.

As flores de *Pyrostegia* são polinizadas por beija-flores e psitacídeos, que consomem néctar, sendo inodoras (Faegri e Van Der Pijl, 2013; Gobatto-Rodrigues e Stort, 1992). Existe uma autocompatibilidade reprodutiva nesta espécie, porém ainda assim, torna-se necessária a participação de polinizadores para alcançar maior sucesso reprodutivo, visto que em ambiente natural, a planta apresenta baixa taxa reprodutiva (Polatto *et al.*, 2007).

Estudos com a espécie, caracterizaram a reprodução e o comportamento de forrageamento dos visitantes florais, com predominância para abelhas das espécies *Apis mellífera* e *Trigona spinipes* e com maior abundância de formigas principalmente do gênero *Camponotus* (Polatto *et al.*, 2007). Além desses, visitas de beija-flores também são comuns (Polatto *et al.*, 2007). Em *P. venusta*, foi feito um estudo onde verificaram quais eram os visitantes dessa planta, e os comuns foram das ordens Hymenoptera, predominância de formigas, e Hemiptera, e para essas o evento mais comum foi polinização e alimentação (Silva *et al.*, 2008). Outro estudo realizado por Sampaio e Almeida (1995), relataram que o nectário floral (disco nectarífero na base do ovário), tinha maior produção de néctar no período da manhã e este ficava acumulado na região basal até um dia após a queda da flor. Neste estudo, os beija-flores também foram os polinizadores mais frequentes, além da abelha *Apis mellifera* e outros insetos que não apresentaram comportamento de polinização, das ordens Coleóptera, Diptera, Hymenoptera (Vespidae), e Hymenoptera (Chalcidoidea) (Sampaio e Almeida, 1995). O trabalho a seguir foi elaborado segundo as normas da Revista Oecologia Australis.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUIAR-MENEZES, E.L.; MENEZES, E.B. Bases Ecológicas das Interações entre Insetos e Plantas no Manejo Ecológico de Pragas Agrícolas. In: AQUINO, A. M. de; ASSIS, R. L. de. (Ed.). **Agroecologia: princípios e técnicas para uma agricultura orgânica sustentável**. Brasília, DF (Brazil): Embrapa Informação Tecnológica, p. 323-339, 2005.

ANTWIKI. **Antwiki provides a wealth of information on the world's ants.**, 2018. Disponível em: <http://www.antwiki.org/wiki/Welcome_to_AntWiki>. Acesso em: 15 jan. 2019.

ANTWIKI. **Diversity by Country.** 2014b. Disponível em: <http://www.antwiki.org/wiki/Diversity_by_Country#Species_per_Genus_by_Region>. Acesso em: 10 jan. 2019.

ASSUNÇÃO, M. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause an indirect cost of mutualism? **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, MG, Brazil, v. 209, n. 5-6, p. 244-249, 2014. ISSN 0367-2530.

BAKER, H. G., OPLER, P. A., BAKER, I. A comparison of the amino acid complements of floral and extrafloral nectars. **International Journal of Plant Sciences**, v. 139, 1978

BACCARO, F. B.; FEITOSA, R. M.; FERNÁNDEZ, F.; FERNANDES, I. O.; IZZO, T. J.; SOUZA, J. LP.; SOLAR, R. **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**. Manaus: Editora INPA, p. 388, 2015.

BEATTIE, A. J. **The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms.** Cambridge, University Press, 1985. ISBN 0521252814.

BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. Ecology. Individuals, populations and communities. **Journal of Ecology**, UK, p. 1145-1159, 1986.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: from individuals to ecosystems**, 4. ed. UK: Fourth edition, 2006. ISBN 1405111178.

BOLTON, B. **An online catalog of the ants of the world**. 2019. Disponível em: <<http://www.antcat.org/>>. Acesso em: 2 mar. 2019.

BOVENDORP, R. S. Herbivoria foliar em *Hibiscus pernambucensis* (Malvaceae), uma planta com Nectários Extraflorais: Quanto vale um recruta zero. **Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica”**. São Paulo, Universidade de São Paulo, p. 1-3, 2009.

BRADY, S. G.; FISHER, B. L.; SCHULTZ, T. R.; WARD, P. S. The rise of army ants and their relatives: diversification of specialized predatory doryline ants. **BMC Evolutionary Biology**, v. 14, n. 1, p. 93, 2014. ISSN 1471-2148.

BRONSTEIN, J. Antagonismos e mutualismos: interações entre plantas e animais. K. Del-Claro, and HM Torezan-Silingardi, orgs. **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico evolutiva**. Technical Books Editora, Rio de Janeiro, p. 293-304, 2012.

BRONSTEIN, J. L.; ALARCÓN, R.; GEBER, M. The evolution of plant–insect mutualisms. **New Phytologist**, v. 172, n. 3, p. 412-428, 2006. ISSN 1469-8137.

BRÜHL, C. A.; GUNSALAM, G.; LINSÉNMAIR, K. E. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. **Journal of Tropical Ecology**, v. 14, p. 285-297, 1998. ISSN 0266-4674.

CHOUDHURY, S.; DATTA, S.; TALUKDAR, A. D.; CHOUDHURY, M. D. Phytochemistry of the Family Bignoniaceae, A review. **Biological and Environmental Sciences**, 145-150, 2011.

COLEY, P. D.; BARONE, J. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, p. 305-335, 1996. ISBN 0066-4162.

COSTA, A. N.; VASCONCELOS, H. L.; VIEIRA-NETO, E. HM.; BRUNA, E. M. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. **Journal of Vegetation Science**, v.19, n. 6, p. 849-854, 2008.

CRAWLEY, M. J. Insect herbivores and plant population dynamics. **Annual Review of Entomology**, v. 34, n. 1, p. 531-562, 1989. ISSN 0066-4170.

CREPET, W. L. Timing in the evolution of derived floral characters: Upper Cretaceous (Turonian) taxa with tricolpate and tricolpate-derived pollen. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 90, n. 3-4, p. 339-359, 1996. ISSN 0034-6667.

DANGL, J. L.; JONES, J. D. Plant pathogens and integrated defence responses to infection. **Nature**, v. 411, n. 6839, p. 826, 2001. ISSN 1476-4687.

DAVIDSON, D. W. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 61, n. 2, p. 153-181, 1997. ISSN 0024-4066.

DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R.; CHUA, T. H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, v. 300, n. 5621, p. 969-972, 2003. ISSN 0036-8075.

DEL-CLARO, K. Origens e importância das relações plantas-animais para a ecologia e conservação. In: Del-Claro, K, Torezan-Silingardi, H, 1. de (ed). **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. Technical Books, Rio de Janeiro, p. 37-50, 2012.

DEL-CLARO, K.; BERTO, V.; REU, W. Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, p. 887-892, 1996.

DEL-CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S. Ant-Homoptera Interactions in a Neotropical Savanna: The Honeydew-Producing Treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its Associated Ant Fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). **Biotropica**, v. 31, n. 1, p. 135-144, 1999. ISSN 0006-3606.

DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical savannas. **Neotropical Entomology**, v. 38, n. 2, p. 159-164, 2009. ISSN 1519-566X.

ENDRESS, P. K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**, Cambridge University Press, 1996.

FERNANDES, A. P.; RIBEIRO, G. E.; RUFINO, L. R. A.; SILVA, L. M.; BORIOLLO, M. F. G.; OLIVEIRA, N. M. S.; FIORINI, J. E. Efeito do extrato hidroalcoólico de *Pyrostegia venusta* na mutagênese “*in vivo*”, e avaliação antimicrobiana, e interferência no crescimento e diferenciação celular “*in vitro*”. **Revista Médica de Minas Gerais**, 264-274, 2011.

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **Principles of pollination ecology**. Third Revised Edition, Elsevier, Oxford, 1979. ISBN 1483293033.

FRITZ, R. S.; MORSE, D. H. Nectar parasitism of *Asclepias syriaca* by ants: effect on nectar levels, pollinia insertion, pollinaria removal and pod production. **Oecologia**, v. 50, n. 3, p. 316-319, 1981. ISSN 0029-8549.

GOBATTO-RODRIGUES, A.; STORT, M. Biologia floral e reprodução de *Pyrostegia venusta* (Ker-Gawl) Miers (Bignoniaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 15, n. 1, p. 37-41, 1992.

GONÇALVES, T. S. Interações ecológicas e evolutivas entre: Plantas, herbívoros e seus inimigos naturais. **Agropecuária Científica no Semiárido**, v. 11, n. 3, p. 1-9, 2016. ISSN 1808-6845.

GONZALEZ, A. M. Domacios y nectarios extraflorales en Bignoniáceas: componentes vegetales de una interacción mutualística. **Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica**, v. 46, n. 3-4, p. 271-288, 2011. ISSN 1851-2372.

GONZÁLEZ-TEUBER, M.; HEIL, M. Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n. 9, p. 809-813, 2009. ISSN 1559-2324.

GRIMALDI, D. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 373-406, 1999. ISSN 0026-6493.

HANNA, C.; NAUGHTON, I.; BOSER, C.; ALARCÓN, R.; HUNG, K. J.; HOLWAY, D. Floral visitation by the Argentine ant reduces bee visitation and plant seed set. **Ecology**, v. 96, n. 1, p. 222-230, 2015. ISSN 1939-9170.

HEIL, M. Nectar: generation, regulation and ecological functions. **Trends in Plant Science**, v.16, n. 4, p. 191-200, 2011.

HEIL, M.; MCKEY, D. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 34, p. 425-453, 2003.

HOEKSEMA, J. D.; BRUNA, E. M. Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. **Oecologia**, v. 125, n. 3, p. 321-330, 2000. ISSN 0029-8549.

HOLLAND, J. N.; NESS, J. H.; BOYLE, AL.; BRONSTEIN, J. L. Mutualisms as consumer-resource interactions. In. Pedro Barbosa, Ignacio Castellanos, de (ed). **Ecology of predator-prey interactions**, Oxford, p. 17-33, 2005.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**, Harvard University Press, v. 22, n. 2, p. 213-214, 1990.

HOOPER, D. U.; VITOUSEK, P. M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. **Science**, v. 277, n. 5330, p. 1302-1305, 1997.

HORTENCI, L.; TEXEIRA, R. C.; ROGERI, P. K.; LOPES, X. M.; VALENTE-NETO, F.; KOROIVA, R.; SCATOLLINI, TLC. Biologia floral de *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) em uma área de Cerrado Stricto sensu. **II Simpósio de Ecologia, São Carlos**, p. 19-23, 2008.

HORVITZ, C.; SCHEMSKE, D. W. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. **Ecology**, v. 65, n. 5, p. 1369-1378, 1984. ISSN 1939-9170.

JANZEN, D. Seed and pollen dispersal by animals: convergence in the ecology of contamination and sloppy harvest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 20, n. 1, p. 103-113, 1983.

JANZEN, J. Getting it right. **Christianity e Literature**, v. 45, n.3-4, p. 318-318.

JANZEN, D. H. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. **American Naturalist**, v. 111, n. 980, p. 691-713, 1977.

KAMINSKI, L. A. SENDOYA, S. F.; FREITAS, A. VL.; OLIVEIRA, P. S. Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoros: interações entre formigas e lepidópteros. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, n. 1, p. 27-44, 2009. ISSN 1981-9366.

KEELER, K. H.; B. KAUL. Distribution of defense nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). **American Journal of Botany**, Nebraska, v.71, n. 10, p. 1364-1372, 1984.

KNOX, R. B.; KENRICK, J.; BERNHARDT, P.; MARGINSON, R.; BERESFORD, G.; BAKER, I.; BAKER, H. G. Extrafloral nectaries as adaptations for bird pollination in *Acacia terminalis*. **American Journal of Botany**, v. 72, n. 8, p. 1185-1196, 1985.

LACH, L., PARR, C. L., ABBOTT, K. L. Global Ant Diversity and Conservation. In: Wilson, E. O. de (ed). **Ant Ecology**, Oxford, 2010.

LIMA, J. S. P., O. R. O.; HONORATO, T. B.; MELO, J. G. M.; PINTO, C. M. Interações tritróficas nos agroecossistemas. **Revista Enciclopédia Biosfera**. v. 9, 2013.

LOHMANN, L. G. **REFLORA - Brazilian Plants: Historic Rescue and Virtual Herbarium for Knowledge and Conservation of the Brazilian Flora**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2015.

LORENZI, H. **Plantas para jardim no Brasil: herbáceas, arbustivas e trepadeiras**. 1 (ed). Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda, 2013. ISBN 8586714402.

LORENZI, H.; SOUZA, H. **Plantas ornamentais**. Instituto Plantarum, São Paulo, 2001.

MARAZZI, B.; BRONSTEIN, J. L.; KOPTUR, S. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. **Annals of Botany**, v. 111, n. 6, p. 1243-1250, 2013. ISSN 1095-8290.

MARINHO, C. R. **Estruturas secretoras florais em espécies de Leguminosae**. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, p. 222. 2013.

MARQUIS, R. J. Uma abordagem geral das defesas das plantas contra a ação dos herbívoros. In. Del-Claro, K, Torezan-Silingardi, H, 1. de (ed). **Ecologia das Interações Planta-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**, Rio de Janeiro, p. 53-66, 2012.

MARQUIS, R. J.; BRAKER, H. E. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. In. McDade, L. A, Bawa, K. S., Hespeneide, H. A., Hartshorn, G. S. de (ed). **La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**, Chicago, p. 261-281, 1994.

MARQUIS, R. J.; WHELAN, C. Plant morphology, and recruitment of the third trophic level: Subtle and little-recognized defenses? **Oikos**, v. 75, n. 2, p. 330-334, 1996.

MENDES, S. M. BRASIL, K. G. B.; WAQUIL, M. S.; MARUCCI, R. C.; WAQUIL, J. M. Biologia e comportamento do percevejo predador, *Orius insidiosus* (Say, 1832)(Hemiptera: anthocoridae) em milho Bt e não Bt. **Embrapa Milho e Sorgo-Artigo em periódico indexado (Repositório Alice)**, 2012.

MORAES, C. M.; LEWIS, W.; TUMLINSON, J. H. Examining plant-parasitoid interactions in tritrophic systems. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 29, n. 2, p. 189-203, 2000. ISSN 0301-8059.

NASCIMENTO, E. A.; DEL-CLARO, K. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. **Flora**, v. 205, n. 11, p. 754-756, 2010. ISSN 0367-2530.

NESS, J. H. A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. **Oikos**, v. 113, n. 3, p. 506-514, 2006. ISSN 0030-1299.

NEWSTROM, L. E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, p. 141-159, 1994. ISSN 0006-3606.

NIKLAS, K. J. **The evolutionary biology of plants**. University of Chicago Press, 1997. ISBN 0226580830.

NOGUEIRA, A.; GUIMARAES, E.; MACHADO, S. R.; LOHMANN, L. G. Do extrafloral nectaries present a defensive role against herbivores in two species of the family Bignoniaceae in a Neotropical savannas? **Plant Ecology**, p. 289-301, 2012.

NORMENT, C. J. The effect of nectar-thieving ants on the reproductive success of *Frasera speciosa* (Gentianaceae). **American Midland Naturalist**, p. 331-336, 1988. ISSN 0003-0031.

OLIVEIRA, P. S. The ecological function of extrafloral nectaries: Herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Functional Ecology**, v. 11, n. 3, p. 323-330, 1997.

OLIVEIRA, P. S.; FREITAS, A. V. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. **Naturwissenschaften**, v. 91, n. 12, p. 557-570, 2004. ISSN 0028-1042.

OLIVEIRA, P. S.; RICO-GRAY, V.; DIAZ-CASTELAZO, C.; CASTILLO-GUEVARA, C. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). **Functional Ecology**, v. 13, n. 5, p. 623-631, 1999.

OLIVEIRA, P.; SENDOYA, S.; DEL-CLARO, K. Defesas bióticas contra herbívoros em plantas de cerrado: interações entre formigas, nectários extraflorais e insetos trofobiontes. In: Del-Claro, K, Torezan-Silingardi, H, 1. de (ed). **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. Technical Books, Rio de Janeiro, p. 155-165, 2012.

PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic forest of southeast Brazil. **Biotropica**, v. 32, n. 4B, p. 851-861, 2000. Disponível em: <<Go to ISI>://WOS:000168959700006>. Acesso em: 21 nov. 2018.

POLATTO, L. P.; DUTRA, J. C. S.; JUNIOR, V. V. A. Biologia reprodutiva de *Pyrostegia venusta* (Ker-Gawl) Miers (Bignoniaceae) e comportamento de

forrageamento dos visitantes florais predominantes. **Revista de Biologia Neotropical**, v. 4, n. 1, p. 12, 2007. ISSN 2178-0579.

POLIS, G. A.; STRONG, D. R. Food web complexity and community dynamics. **The American Naturalist**, v. 147, n. 5, p. 813-846, 1996. ISSN 0003-0147.

POOL, A. A review of the genus *Pyrostegia* (Bignoniaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 495-510, 2008.

RASNITSYN, A.; KRASSILOV, V. The first documented occurrence of phyllophagy in pre-Cretaceous insects: Leaf tissues in the gut of Upper Jurassic insects from southern Kazakhstan. **Paleontological Journal** v. 34, n. 3, p. 301-309, 2000. ISSN 0031-0301.

RECH, A. R. , KAYNA A., OLIVEIRA, P. E., MACHADO, I. C. eds. **Biologia da polinização**. Projecto Cultural, 2014

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**. Ed. Guanabara Koogan S.A. Rio de Janeiro, p. 305, 2003.

RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**. Chicago and London: University of Chicago Press, 2007. 331. ISBN 0226713474.

ROSSATTO, D. R.; KOLB, R. M. Germinação de *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae), viabilidade de sementes e desenvolvimento pós-seminal. **Brazilian Journal of Botany**, p. 51-60, 2010. ISSN 0100-8404.

SAMPAIO, E. S.; ALMEIDA, A. A. Morfologia floral e biologia reprodutiva de *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) na região urbana de Curitiba, Paraná. **Acta Biológica Paranaense**, v. 24, 1995. ISSN 2236-1472.

SANTOS, MÁRCIA DÉBORA DOS; BLATT, CECÍLIA TERUMI TERADAIRA. Teor de flavonóides e fenóis totais em folhas de *Pyrostegia venusta* Miers. de mata e de cerrado. **Brazilian Journal of Botany**, v. 21, n. 2, p. 135-140, 1998.

SCHLEUNING, M.; FRÜND, J.; GARCÍA, D. Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant-animal interactions. **Ecography**, v. 38, n. 4, p. 380-392, 2015. ISSN 0906-7590.

SCHMID, R. Reproductive versus extra-reproductive nectaries—historical perspective and terminological recommendations. **The Botanical Review**, v. 54, n. 2, p. 179-227, 1988. ISSN 0006-8101.

SEIBERT, R. J. The use of glands in a taxonomic consideration of the family Bignoniaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 35, n. 2, p. 123-137, 1948. ISSN 0026-6493.

SILVA, M. G.; HEFLER, S. M.; DE PAULA, M. C. Z.; ZIMMERMANN, M. L. Estudo das interações entre insetos e *Pyrostegia venusta* (Ker Gawl.) Miers (Bignoniaceae) em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, no campus da Pontifícia Universidade Católica do Paraná, Toledo, Brasil. **Estudos de Biologia**, v. 30, n. 70/72, 2008. ISSN 1982-590X.

SLANSKY, F.; RODRIGUEZ, J. G. **Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates**. Wiley, 1987. ISBN 047180617X.

STADLER, B.; DIXON, A. F. **Mutualism: ants and their insect partners**. Cambridge university press, Germany, 2008. ISBN 1139469835.

STRAUSS, S. Y.; IRWIN, R. E. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 35, p. 435-466, 2004. ISSN 1543-592X.

SUDD, J. H. Ants: foraging, nesting, brood behavior, and polyethism. In: Hermann, H. R. de (ed). Academic Press. **Social insects**, Georgia, v. 4, p. 107-155, 1982.

SUGUITURU, S. S.; MORINI, M. S. C.; FEITOSA, R. M.; SILVA, R. R. **Formigas do Alto Tietê**. Bauru: Canal, v. 6, p. 456, 2015.

TRIGO, J. R.; PAREJA, M.; MASSUDA, K. F. O papel das substâncias químicas nas interações entre plantas e insetos herbívoros. In: Del-Claro, K, Torezan-Silingardi, H, 1. de (ed). **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológica-evolutiva**. Rio de Janeiro, 2012.

THE PLANT LIST. **A working list of all plant species**. Disponível em: <<http://www.theplantlist.org/>>. Acesso em: 20 jan. 2019.

THOMPSON, J. N. **Interaction and coevolution**. New York: Wiley, 1982.

TOREZAN-SILINGARDI, H. Flores e animais: uma introdução à história natural da polinização. In: Del-Claro, K, Torezan-Silingardi, H, 1. de (ed). **Ecologia das Interações Plantas-Animais: uma Abordagem Evolutiva**, p. 111-140, 2012.

URBANI, C. B. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. **Ethology, Ecology & Evolution**, v. 1, n. 2, p. 137-168, 1989. ISSN 0394-9370.

WING, S. L.; BOUCHER, L. D. Ecological aspects of the Cretaceous flowering plant radiation. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 26, n. 1, p. 379-421, 1998. ISSN 0084-6597.

**VISITAÇÃO DE FORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) ÀS
FLORES DA TREPadeira *PYROSTEGIA VENUSTA*
(BIGNONIACEAE) E SEU PROVÁVEL PAPEL NA DEFESA DA
PLANTA**

Juliana Fernandes de Souza^{1}, Paulo Sávio Damásio da Silva² & Ana Gabriela*

Delgado Bieber²

¹Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, BR 415, Km 03, s/nº,
Itapetinga, BA, Brasil. CEP: 45700-000

²Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Departamento de Ciências Exatas e Naturais, BR 415, Km 03, s/nº, Itapetinga, BA,
Brasil. CEP: 45700-000

E-mails: julianafs.biologa@hotmail.com (*autor correspondente), paulosavio@uesb.edu.br, gabieber@gmail.com

Running Title: *Visitação de Formigas à Pyrostegia venusta e Defesa da Planta*

RESUMO

Formigas são um dos grupos de insetos mais atraídos a nectários extra-florais, o que normalmente resulta na defesa destas plantas contra seus herbívoros. A depender da morfologia floral, é provável que formigas que forrageiam em nectários florais também atuem como agentes anti-herbivoria, diminuindo a presença de herbívoros e assim a herbivoria sofrida pela planta visitada. Nesta pesquisa, analisou-se a relação de formigas visitantes de nectários florais de *Pyrostegia venusta* (Lamiales: Bignoniaceae) e a possível proteção fornecida contra herbívoros da planta. Para isso, os seguintes procedimentos foram realizados: (1) verificou-se se os discos nectaríferos das flores são mediadores da relação entre formiga-planta; (2) testes de defesa pelas formigas visitantes às folhas da trepadeira utilizando cupins vivos como herbívoro simulado; e, (3) investigou-se se os níveis de herbivoria nos folíolos aumentam com a distância para as inflorescências, onde há mais visitação de formigas. Formigas dos gêneros *Cephalotes* e *Camponotus* foram as mais abundantes e frequentes consumindo néctar floral. Apesar de estes gêneros serem comumente agressivos, no teste de defesa com herbívoro simulado, não houve mais ataques quando a planta estava em flor quando comparado a quando a planta estava em botão floral (sem atrativos). No entanto, verificou-se que a herbivoria foliar foi menor nos pares de folíolos mais próximos à inflorescência, indicando uma tendência à defesa pelas formigas destas regiões. Também houve maior abundância de formigas nas plantas em que as inflorescências eram mais numerosas. Os resultados indicam uma possível relação positiva entre formigas e nectários florais de *P. venusta*. No entanto, abordagens complementares são necessárias, como testes de exclusão de formigas, visando uma melhor compreensão do efeito para *P. venusta* da visitação de seus nectários florais pelas formigas.

Palavras-chave: Herbivoria; interação formiga-planta; mata-de-cipó; néctar floral; néctar extra-floral.

ABSTRACT

Ants are one of the groups of insects most attracted to extra-floral nectaries, which usually results in the defense of these plants against their herbivores. Depending on the floral morphology, it is probable that ants that forage in floral nectaries also act as anti-herbivory agents, reducing the presence of herbivores and thus the herbivory suffered by the visited plant. In this research, we analyzed the relation of visiting ants of floral nectar of *Pyrostegia venusta* (Lamiales: Bignoniaceae) and the possible protection provided against plant herbivores. For this, the following procedures were performed: (1) it was verified if the nectariferous disks of the flowers are mediators of the relation between ant-plant; (2) defense tests by the ant visiting the leaves of the vine using live termites as a simulated herbivore; and (3) it was investigated if the herbivory levels in the leaflets increase with the distance to the inflorescences, where there is more visitation of ants. Ants of the genera *Cephalotes* and *Camponotus* were the most abundant and frequent consuming floral nectar. Although these genera were commonly aggressive, in the simulated herbivore defense test, there were no more attacks when the plant was in bloom when compared to when the plant was in a flower bud (unattractive). However, leaf herbivory was found to be smaller in leaflet pairs closer to the inflorescence, indicating a tendency to defend by the ants of these regions. There was also greater abundance of ants in the plants in which the inflorescences were more numerous. The results indicate a possible positive relationship between ants and floral nectaries of *P. venusta*. However, complementary approaches are necessary, such as ant exclusion tests, aiming at a better understanding of the effect to *P. venusta* of the visitation of its floral nectaries by the ants.

Keywords: Ant-plant interactions; Extra-floral nectar; Floral nectar; Herbivory; “mata-de-cipó”.

INTRODUÇÃO

Formigas (Hymenoptera: Formicidae) são insetos abundantes na maioria dos ecossistemas terrestres, desempenhando diversos papéis ecológicos, em que se destacam particularmente as relações com plantas (Hölldobler & Wilson 1990, Rico-Gray & Oliveira 2007). São insetos que desempenham papel de defesa as plantas, mediada por mecanismos conhecidos como nectários extra-florais, hemípteros, corpúsculos alimentares (müllerianos e beltianos), domáceas e larvas de alguns lepidópteros (Beattie 1985, Del-Claro e Oliveira 1999, Kaminski *et al.* 2009, Rech *et al.* 2014). A presença de formigas em plantas da espécie *Caryocar brasiliense* (Cambees.) (Caryocaraceae), reduziram a os herbívoros e favoreceu a produção de frutos (Oliveira 1997). O mesmo ocorreu com *Epidendrum denticulatum* (Barb. Rodr.) (Orchidaceae), onde apresentou efeito positivo protegendo as estruturas reprodutivas da planta se seus herbívoros, como aumentando a probabilidade de chances de polinização (Almeida & Figueiredo 2003). No entanto, em alguns casos as formigas presentes em algumas espécies de plantas, nem sempre realizam a defesa contra herbívoros, como em *Anemopaegma álbum* (Mart. ex Meisn.) (Bignoniaceae) (Nogueira *et al.* 2012).

Por outro lado, a relação de formigas com nectários florais é menos estudada, e necessita de maiores esclarecimentos, visto que é comum a existência desses insetos forrageando sobre essas estruturas (Rico-Gray & Oliveira 2007, Polatto *et al.* 2007). E nem sempre essa interação é benéfica para a planta, já que as formigas não são polinizadoras eficientes (Rico-Gray & Oliveira 2007). Isso por que o seu forrageamento ocorre em escala pequena e também a superfície corporal das formigas é glandular e isso diminui a fertilidade do pólen (Hölldobler & Wilson 1990, Beattie 1985). Além disso, em alguns casos esses insetos repelem os polinizadores das flores onde estão presentes (Ness 2006, Hanna *et al.* 2015, Norment 1988). Mas em algumas espécies de plantas, como no caso de *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano (Eriocaulaceae) e *Cocos nucifera* L. (Arecaceae), foram observadas que existiam formigas com a presença de pólen aderido à superfície do corpo, o que sugere uma potencial aptidão a polinização (Galitzki *et al.* 2013, Conceição *et al.* 2004).

Em sua maioria, as flores evitam insetos indesejáveis que lhes trariam algum malefício, utilizando mecanismos como substâncias voláteis defensivas, repelindo assim esses animais, à exemplo as formigas, (Euler & Baldwin 1996). Também a dificuldade de acesso às flores (Janzen 1983). No entanto, alguns estudos relatam a presença de formigas são comuns em flores, embora sejam pouco mencionadas (Rico-Gray & Oliveira 2007, Haber *et al.* 1981). Como em *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae), onde foram comuns visitas de formigas a nectários florais (Polatto & Alves 2008). Também em *Aechmea constantinii* (Mez) L. B. Sm. (Bromeliaceae), observou-se formigas coletando néctar em flores (Rios 2010).

Existem alguns casos especiais onde os nectários extra-florais estarem localizados em regiões reprodutivas das flores, assumindo as vezes função de nectário floral (Knox *et al.* 1985, Rech *et al.* 2014). A disponibilidade de néctar atrai uma abundância de formigas, e essa presença pode ser benéfica para as plantas (Oliveira *et al.* 2012, Rico-Gray & Oliveira 2007). Em alguns casos como em *Passiflora quadriglandulosa* (Rodshied) DC. (Passifloraceae) a visitação de formiga a flores repeliu pilhadores e herbívoros (Rodrigues *et al.* 2004). Em outros estudos, foi observado que houve diminuição na taxa de herbivoria em plantas com a presença de formigas (Costa *et al.* 1992, Del-Claro *et al.* 1996). Essa defesa ocorre em consequência do comportamento agressivo das formigas que atendem a determinadas espécies de plantas, que fornecem abrigo ou alimento (Del-Claro *et al.* 1996). Essa proteção é comprovada quando na ausência dessas formigas, há um aumento da perda tecido vegetal devido aos ataques de herbívoros, ou diminuição do sucesso reprodutivo, (Passos & Ferreira 1996, Marquis 2012).

Os nectários podem estar presentes em quase todas as partes aéreas das plantas, como em estípulas, folhas, inflorescências, pedicelo e órgãos florais externos, e por isso apresentam formas bem diferentes (Machado *et al.* 2008). A espécie *Pyrostegia venusta* (Ker Gawl.) Miers. (Bignoniaceae) apresenta nectários extra-florais (NEFs) na região dos folíolos e nectários florais (NFs) em forma de disco ao redor da base dos seus ovários (Seibert 1948). É uma trepadeira, semilenhosa, vigorosa e com folhas decíduas no inverno (Lorenzi 2013). Além disso, em

observações próprias no local do estudo, apresentava suporte em altura baixa, abundância e notou-se que o nectário continuava funcional, se tornava mais exposto e evidente, após o rompimento do tubo floral. E que nas flores existia abundante presença de formigas. Também outros estudos relataram a frequência de visitas de formigas aos nectários florais da *P. venusta* (Sampaio & Almeida 1995). Relatos reportaram a presença da espécie *Cephalotes pusillus* (Klug.) e do gênero *Camponotus* spp. (Mayr), no interior das flores, a procura de néctar (Gobatto-Rodrigues & Stort 1992).

Embora já existam artigos que tratem da polinização de *P. venusta* e formigas que tenham sido citadas frequentes em suas inflorescências (Sampaio & Almeida 1995, Gobatto-Rodrigues & Stort 1992), o papel destes insetos não-polinizadores na biologia desta espécie de Bignoniaceae ainda não foi estudado a fundo. Sendo assim, este trabalho teve como principal objetivo investigar se as formigas visitantes dos nectários florais de *P. venusta* possuem papel na defesa anti-herbivoria desta planta. Especificamente: (1) verificamos se os discos nectaríferos das flores de *P. venusta* são mediadores da relação entre formiga-planta; (2) testamos se existe defesa contra potenciais herbívoros por parte das formigas visitantes das inflorescências e (3) investigamos se os níveis de herbivoria nos folíolos de *P. venusta* variam de acordo com a distância destes para as inflorescências, local onde as formigas visitantes se concentram. *A priori*, esperávamos que, se as formigas são atraídas pelo néctar floral, então estariam em menor número no período de botão floral, e com isso atacariam menos os possíveis herbívoros neste período, em relação ao período de floração. Além disso, esperávamos encontrar uma menor herbivoria nos folíolos mais próximos às inflorescências. Esse estudo foi desenvolvido em uma área degradada sobre processo de regeneração natural (AGD Bieber, comunicação pessoal) na Fazenda Santa Helena, no município de Ribeirão do Largo, BA, Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Pyrostegia venusta

Apresenta ciclo anual de floração que antecipa o da maioria das plantas, onde a sua floração ocorre normalmente entre junho e julho e por isso recebe o nome popular de flor-de-são-jão (Lorenzi 2013). O florescimento ocorre em conjunto durante semanas e a frutificação ocorre na primavera (Polatto *et al.* 2007). Apresenta inflorescências do tipo cacho axilar, com flores tubulares em cujo interior apresentam pêlos que servem como proteção contra pilhagem (Faegri & Van Der Pijl 1979). O cálice verde, gamossépalo, glabro, denteado e pouco frouxo envolve a corola, a corola é afunilada e estreita; os frutos têm a forma de vagem e secos (Faegri & Van Der Pijl 2013). Apresenta folhas composta, trifoliolada ou bifoliada e com tem gavinhas (Lohmann 2015). Flores são inodoras e de coloração chamativa, em geral de cor laranja, mas podem raramente serem amarelas (Faegri & Van Der Pijl 1979, Sampaio & Almeida 1995, Lorenzi 2013).

De acordo com Gentry (1974) atraem um grande número de visitantes florais, em especial os beija-flores. Ocorre desde altitudes de 70 a 1300 m de altitude, em sua maioria em regiões a menos de 1000 m (Pool 2008). É comum encontrá-la em beira de estradas e matas, cercas, campos e litoral (Sampaio & Almeida 1995). Quanto à presença de compostos secundários em suas folhas, com potencial de defesa anti-herbivoria, é reconhecida a presença de extrato etanólico (Fernandes *et al.* 2011), e um baixo teor de flavonóides e fenóis (Santos *et al.* 1998), assim seus extratos não apresentariam uma atividade antimicrobiana para muitos microorganismos (Fernandes *et al.* 2011). Os folíolos desta espécie apresentam baixo teor de flavonoides e fenóis (Santos *et al.* 1998), compostos que são em geral responsáveis pela defesa contra herbívoros (Trigo 2012). Nela também se encontra nectários florais na base dos discos nectaríferos das flores, e que o néctar que é produzido serve de recompensa para os visitantes (Sampaio & Almeida 1995). Mesmo em estudos que focaram na polinização, como o realizado por Polatto *et al.* (2007), observaram a presença de formigas em ramos e flores (também quando pilhadas), se alimentado do néctar diretamente do cálice já sem a corola. E Gobatto-Rodrigues

& Stort (1992), citam a presença de formigas no interior de flores, e que não havia pólen em seus corpos.

Área de estudo

Este estudo foi desenvolvido em uma área degradada sob processo de regeneração natural (P Bonomo, comunicação pessoal) na Fazenda Santa Helena, município de Ribeirão do Largo, sudoeste da Bahia (15°31'17,5'' S e 40°43'16,6'' O) (**Figura 1**), no período entre agosto e outubro de 2018. O tipo de vegetação da região é classificado como ‘mata-de-cipó’, uma fitofisionomia caracteristicamente decidual, pertencente à Mata Atlântica, mas que também apresenta vários elementos comuns ao Cerrado e Caatinga (Thomas 2003). A precipitação média anual é de 750 mm, com duas estações bem definidas, uma quente e chuvosa (cujo ápice é entre novembro a e fevereiro), e outra fria e seca (com pico entre junho e agosto) (Bahia 1994, Porto *et al.* 2011). O mês de agosto apresenta a menor precipitação média (ca 32mm) e novembro apresenta a maior precipitação média (157 mm) (Bahia 1994, Porto *et al.* 2011). Fevereiro apresenta as temperaturas mais altas do ano com média de 22.9 °C, e junho as temperaturas mais baixas, com média de 18,5°C (Bahia 1994).

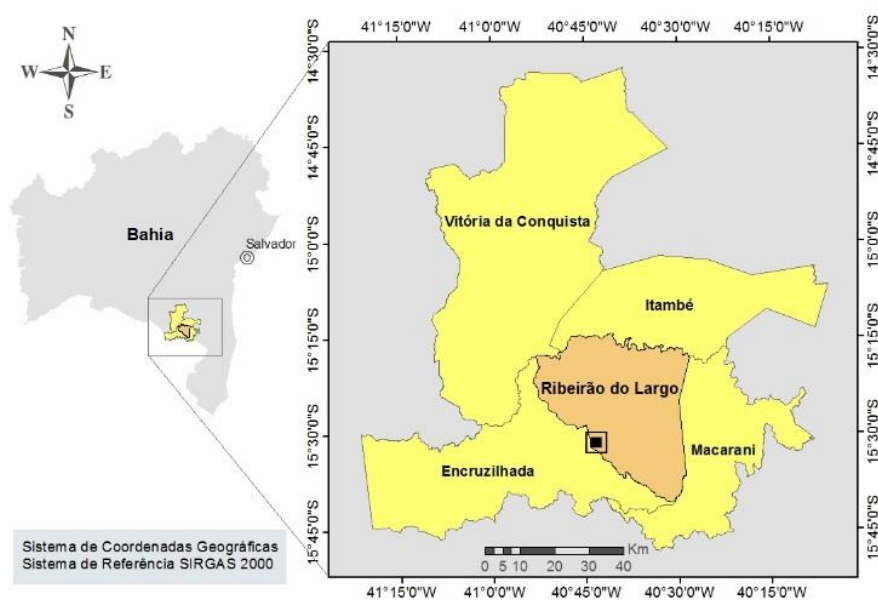


Figura 1: Mapa da Bahia, destacando o município de Ribeirão do Largo, BA, Brasil na localização da Fazenda Santa Helena (■), onde o estudo foi realizado. Fonte: Laís Oliveira Ferraz de Araújo

Figure 1: Map of Bahia, highlighting the municipality of Ribeirão do Largo, BA, Brazil in the location of Fazenda Santa Helena (■), where the study was carried out. Source: Laís Oliveira Ferraz de Araújo

A fazenda Santa Helena situa-se a cerca de 840 m de altitude e tem uma área de 120 hectares, dos quais 92 são utilizados para a plantação comercial de eucalipto, enquanto os 28 hectares restantes são de mata-de-cipó em diferentes estágios de regeneração (P. Bonomo, comunicação pessoal). No local da pesquisa (**Figura 2**), a planta *Pyrostegia venusta* é bastante comum (A.G.D. Bieber, observação pessoal). Por ser uma área em regeneração, esta trepadeira não costuma ultrapassar quatro metros de altura, o que contribuiu para a realização das observações.

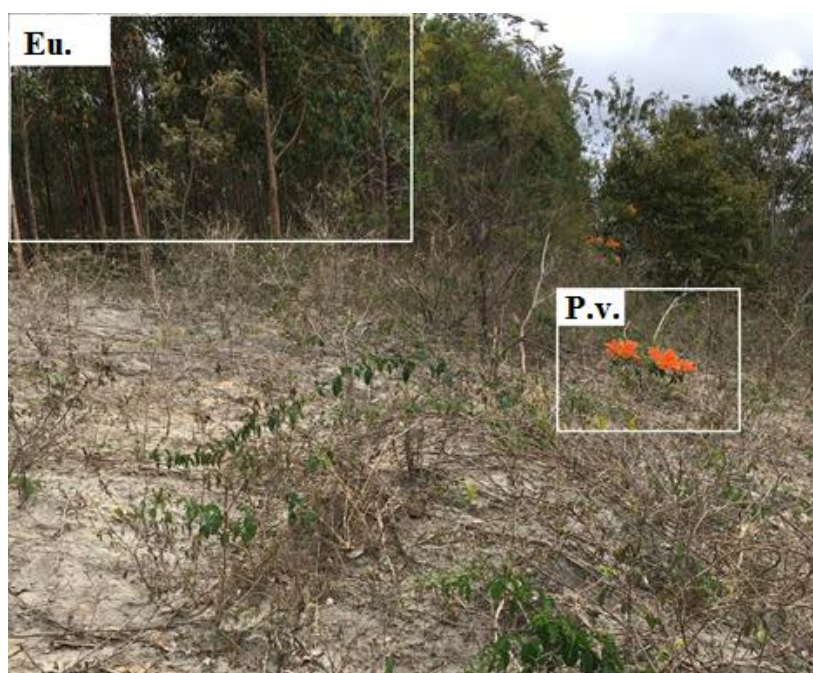


Figura 2: Aspecto do local da pesquisa na Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brasil. Foram destacados: a plantação de eucalipto vizinha ao local (Eu.) e um dos indivíduos de *Pyrostegia venusta* estudado (P.v.)

*Figure 2: Aspect of the research site at Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brazil. Eucalyptus plantation next to the site (Eu.) and one of the individuals of *Pyrostegia venusta* studied (P.v.)*

Metodologia

Na área de estudo, plantas de *P. venusta*, contendo ramos com botões florais, e respeitando uma distância no mínimo 1,5m entre plantas, foram identificadas e etiquetadas no mês de agosto de 2018. Em cada planta, foram selecionados um ou, em poucos casos, dois ramos distantes entre si, para os estudos subsequentes. Um total de 35 plantas e 39 ramos foram marcados, tendo como critério, além da presença de maior quantidade de botões florais verdes ou laranjas, o fato destas trepadeiras estarem crescendo sobre algum tipo de suporte, ou seja, não estarem rentes ao chão, pois difícil de realizar certas observações.

A maioria das plantas marcadas foram acompanhadas e analisadas nos três seguintes estágios fenológicos: (1) botão floral - inflorescências contendo apenas botões (início do mês de setembro); (2) floração - inflorescências contendo flores e alguns botões florais (final do mês de setembro); e (3) frutificação - inflorescências contendo apenas frutos, sem flores ou botões (mês de outubro).

Para comparar a resposta das formigas entre os dois estágios fenológicos (botão floral e flor) em relação ao experimento com o herbívoro simulado (cupim), foi utilizado o teste não-paramétrico de sinais para os seguintes casos: (1) presença de formigas nos ramos experimentais; (2) encontro dos cupins pelas formigas e (3) ataque das formigas aos cupins.

*Formigas e demais artrópodes visitantes de *Pyrostegia venusta**

Para testar a hipótese de que a presença das formigas em *P. venusta* varia de acordo com o estágio fenológico da planta e que seria devida à presença de atrativos nesta (no caso, o nectário floral presente na base do tubo da flor), a abundância de formigas nas plantas foi quantificada em três momentos: botão floral, floração e frutificação. Foram feitas observações nos 39 ramos, entre os períodos das 09:00 às 11:00 h e 13:30 às 16:00 h, cronometrando 5 minutos em cada planta/ramo. Os seguintes aspectos referentes à presença de formigas foram analisados: abundância, comportamento e identidade. Após os 5 minutos de observação, analisou-se também a presença e o comportamento de outros artrópodes visitantes. Depois

disso, formigas e demais invertebrados presentes foram coletados, fixados em álcool 70% e levados para o Laboratório de Biossistemática da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, campus de Itapetinga-BA. As formigas foram identificadas ao nível de gênero, a partir da chave de Baccaro (2015) e Bolton (1994), e depois separadas em morfoespécies. Os outros invertebrados coletados, foram identificados a nível de ordem.

Ao final do período de frutificação, realizou-se a contagem do número de frutos formados por ramo e o número de sementes por fruto. Também mediu-se a altura das inflorescências em relação ao solo.

*Defesa de *Pyrostegia venusta* por formigas*

A potencial defesa oferecida por formigas às plantas de *P. venusta* contra seus herbívoros naturais foi testada verificando se formigas presentes nos ramos da planta realizavam algum comportamento antagonístico contra herbívoros simulados, no caso, cupins vivos. Esta metodologia foi comumente utilizada em estudos similares (ver, por exemplo, Leal *et al.* 2006). Entre os períodos de 09:00 às 11:00 h e 13:30 às 16:00 h, um cupim vivo foi colado dorsalmente em folíolo próximo à inflorescência, a cerca de 10 cm de distância, com cola branca, e seu destino foi acompanhado por 15 minutos, registrando-se se: havia formigas patrulhando a planta no período, se o cupim foi descoberto por formigas, e se houve ataque das formigas ao mesmo. Além disso, identificou-se os gêneros de formigas presentes nas plantas e as suas respectivas abundâncias. Os comportamentos observados foram categorizados para posterior análise. Foi considerado ataque quando ocorreu a remoção do cupim pelas formigas do local em que havia sido colado, ou quando uma ou mais formigas demonstravam comportamentos agressivos em relação ao cupim, como antenar, mandibular, ferroar ou liberar ácido fórmico. Quando oportuno, imagens foram registradas e em vídeos e fotografias. Ao todo foram utilizados 26 ramos amostrais, e o experimento foi realizado durante o período fenológico de botão floral e posteriormente repetido em floração, momentos em que esperava-se encontrar diferença na visitação das formigas às inflorescências, devido à diferença na disponibilidade de néctar floral.

Análise da herbivoria foliar

Foi realizada a quantificação da intensidade de herbivoria foliar no período de floração e frutificação, seguindo a metodologia de Dominguez e Dirzo (1995), em que a área foliar de cada folha/folículo consumida (AFC) por herbívoros foi classificada em seis categorias, são elas: 0 (0% de AFC), 1 (0,1-6%), 2 (6,1-12%), 3 (12,1-25%), 4 (25,1-50%) e 5 (50,1-100%). Essa metodologia permite quantificar os dados de maneira prática e eficiente no campo, tornando possível a comparação entre dois períodos temporais (ver em Dirzo 2009). Esta análise foi realizada apenas nos dez primeiros pares de folíolos, contando a partir da inflorescência, em todas as plantas do estudo. Antes de estimada a herbivoria, foi realizada a classificação dos pares de folíolos em novos ou velhos. Folíolos novos estavam localizados mais próximos a inflorescência da planta, e possivelmente surgiram na mesma estação, assim a diferença temporal entre esses era pequena. Já os folíolos velhos, se localizavam mais distantes da inflorescência e apresentavam coloração mais escura e dureza no limbo, além disso, estavam mais herbivorados. Isso foi considerado para garantir que os folíolos tivessem mais ou menos a mesma idade, uma vez que nos folíolos mais velhos, espera-se que acumulem maior herbivoria.

Análises estatísticas

Foram realizadas ANOVAs para testar se houve diferenças entre os três períodos fenológicos estudados em relação a: (1) o número total de formigas presentes por planta; e (2) o número de gêneros de formigas por planta. Para testar o efeito do número de inflorescências e da altura média das inflorescências sobre a abundância de formigas foi feita uma regressão múltipla.

O índice de herbivoria foliar médio (*sensu* Dominguez e Dirzo 1995) foi comparado entre os dois períodos fenológicos (floração e frutificação também utilizando ANOVA, sendo as 10 categorias de distância para a inflorescência usadas como um fator. No entanto, verificamos graficamente que estas distâncias poderiam ser melhor agrupadas em apenas dois grupos (grupo

próximo, do 1° ao 5° par de folíolos, e distante, do 6° ao 10° par), sendo então possível realizar um teste T pareado.

Além disso, analisou-se o número e a altura média das inflorescências afetaram a abundância de formigas presentes na planta.

RESULTADOS

No total, o número de frutos contabilizados foi 74 ($4,1 \pm 1,12$; média \pm erro padrão). Desses apenas 51 vingaram e contabilizaram 962 sementes ($24,0 \pm 1,63$; média \pm erro), os outros apodreceram. Já nos ramos onde haviam menor número de formigas, formaram-se frutos em seis plantas, com 17 frutos e a média de 2,8 por planta. Nos ramos onde não havia a presença de formigas, formou fruto em apenas uma planta, e essa continha três frutos. No período de botão floral, dos 39 ramos amostrais, em 24 havia a presença de formigas, já durante a floração elas estavam presentes em 28 amostras. Na época de frutificação, verificamos que apenas 17 plantas formaram frutos, e dos 39 ramos acompanhados, houve presença de formigas apenas em 10 ramos.

*Formigas e demais artrópodes visitantes de *Pyrostegia venusta**

Das 35 plantas de *Pyrostegia venusta* observadas, nos três estágios fenológicos (botão floral, floração e frutificação), ao todo foram coletados 20 indivíduos de formigas e 11 de outros artrópodes. Foram registradas visitas em *P. venusta* de 20 morfo-espécies de formigas, pertencentes a sete gêneros: *Cephalotes*, *Camponotus*, *Pseudomyrmex*, *Pheidole*, *Ectatomma*, *Dorimyrmex* e *Solenopsis* (Tabela 1). Em frequência de morfo-espécies por plantas, se destacaram os gêneros *Cephalotes*, *Camponotus* e *Pseudomyrmex*, com 15 no período de botão floral, 17 em floração e 5 em frutificação, ver os outros gêneros na tabela 1. Houve diferença significativa quanto ao número de formigas presentes por planta entre os três estágios fenológicos ($F= 10,02$; g.l.= 114 e 2; $p < 0,001$), sendo que o número de formigas presentes

quando as flores estavam abertas ($3,9 \pm 0,72$; média \pm erro padrão) foi significativamente mais alto do que quando em fruto ($0,7 \pm 0,27$; $p < 0,001$). As outras comparações entre estágios fenológicos (flor vs. botão e botão vs. fruto) foram apenas marginalmente significativas. Após a queda do tubo floral (corola), o disco nectarífero ao redor do ovário ficava totalmente exposto e ainda havia produção de néctar (região permanecia úmida), seu acesso se tornava então bastante fácil para as formigas, que eram frequentemente vistas visitando estas ‘painelas de néctar’ (**Figura 3A**). Durante as visitas dos polinizadores, foi notado que a presença de formigas não os afugentavam, e em nenhum momento, foram observadas formigas tendo contato com as partes reprodutivas da planta. Assim, formigas não atuam como polinizadores da *P. venusta*.

Quanto à frequência de gêneros de formigas por planta nos três estágios fenológicos da planta, houve novamente diferença significativa ($F = 12,35$; g.l = 114 e 2; $p < 0,014$), sendo que em média, houve mais gêneros por planta nos períodos de floração ($1,15 \pm 0,13$) e de botão ($0,9 \pm 0,14$), do que no período de frutificação ($0,3 \pm 0,07$). De 343 artrópodes observados, 270 eram formigas.

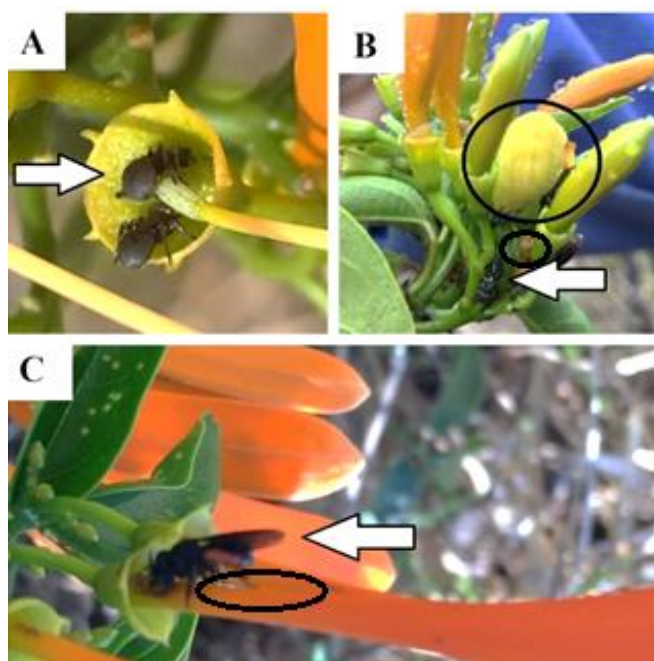


Figura 3: Registros de Artrópodes em plantas da espécie *Pyrostegia venusta* na Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brasil: (a) Formigas *Cephalotes* sp. visitando os NFs; (b) Larva de Lepidoptera e formiga do gênero *Cephalotes*; (c) Botão floral pilhado

*Figure 3: Arthropod records on plants of the species *Pyrostegia venusta* At Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brazil: (a) Ant of the genus *Cephalotes* visiting NFs; (b) *Lepidoptera* caterpillar and ant of the genus *Cephalotes*; (c) Bee of the genus *Trigona* in plucked floral bud*

No momento da análise de abundância, um total de 343 artrópodes visitantes foram observados, em todas as plantas do estudo e nos três estágios fenológicos, distribuídos da seguinte forma: 123 em botão floral, 178 floração e 42 em frutificação. Desse total observado, exceto formigas, 73 eram artrópodes (64 herbívoros e oito predadores). As ordens de outros artrópodes observados em campo em *P. venusta* foram: Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Aracnideo, Orthoptera, Hymenoptera (Vespidae) e Hymenoptera (Apidae). Bem como, nos estágios fenológicos de botão floral foram vistos moluscos gastrópode da subordem Stylommatophora, e a presença de polinizadores, como abelhas dos gêneros *Apis* e *Trigona* (Figura 5C), e beija-flores. Em floração houve presença desses polinizadores, com destaque para as abelhas, no entanto, em frutificação apenas três indivíduos de *Trigona* e nenhuma abelha do gênero *Apis*. As abelhas foram vistas em botões florais e flores, principalmente quando pilhados a procura de alimento e na maioria das vezes apresentavam o corpo coberto por pólen (Figura 3C). Logo após, vistas realizando a fecundação quando passavam pelos estigmas.

Também foi observado que em uma determinada planta no período de botão floral apresentou abundância de 12 indivíduos de *Trigona* e apenas uma formiga do gênero *Cephalotes*, e em floração o número de formigas aumentou para 18 *Cephalotes* e três *Pseudomyrmex* e apenas quatro *Trigona* foram vistas, e em frutificação foi observado apenas dois indivíduos do gênero *Cephalotes*. Outros casos, como a presença de uma larva mirmecófila de Lepidoptera e três *Cephalotes* em planta sem suporte (não fazia parte das amostras do estudo), onde foi registrada a proteção das formigas em relação à lagarta. Estas também foram vistas se alimentando das excretas da lagarta e apresentaram comportamento agressivo (Figura 3B).

Observou-se uma relação significativa quando se avaliou o efeito do número de inflorescências por planta e a altura média das mesmas sobre a abundância de formigas ($R^2 =$

0,14; $F = 4,014$; G.L. = 2 e $P = 0,03$; **Figura 4AB**). Em detalhes, uma correlação positiva foi observada entre a abundância de formigas e o número de inflorescências por planta ($F = 6,98$ e $P = 0,012$; **Figura 4A**). Entretanto, nenhum efeito da altura média das inflorescências sobre a abundância de formigas por planta foi observado ($F = 1,24$ e $P = 0,27$; **Figura 4B**). Ou seja, a variação no número de inflorescências por planta explicou 14% da variação da abundância de formigas.

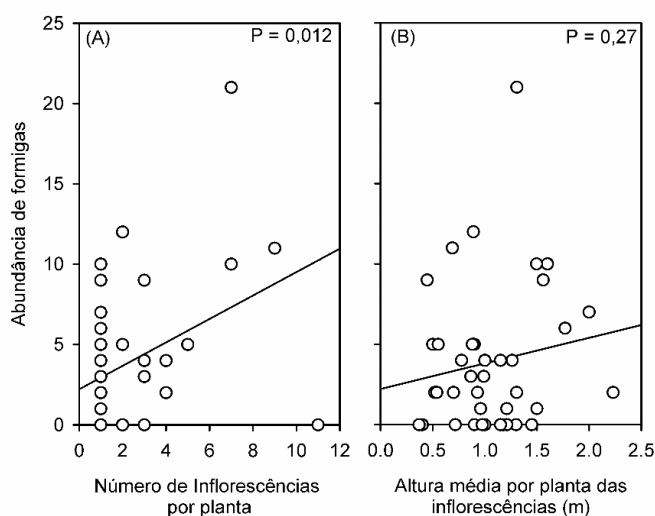


Figura 4: Efeito do número de inflorescências por planta (A) e altura média das mesmas (B) sobre a abundância de formigas na trepadeira *Pyrostegia venusta*, durante estudo em Ribeirão do Largo, BA, Brasil

*Figure 4: Effect of the number of inflorescences per plant (A) and average height (B) on the abundance of ants on the *Pyrostegia venusta* Creeper during a study in Ribeirão do Largo, Brazil*

Análise da herbivoria foliar

No total foram 742 folíolos novos, 375 folíolos velhos e 45 espaços sem folíolos, e isso quer dizer que nem todos os ramos tinham os dez pares de folíolos e que a maioria dos pares de folíolos eram novos. As gavinhas ($n=105$) que nesta espécie são folíolos modificados, que não puderam ser categorizadas quanto à herbivoria.

Em todos os dez primeiros pares de folíolos analisados (**Figura 5C**), tanto novos como velhos, em 776 deles não houve herbivoria, ou seja, o índice de área foliar consumida (AFC) foi de 0%. Nas categorias de 1 a 6% foram 119 folíolos, de 6,1-12% foram 110, de 12,1-25% foram

63, de 25,1-50% foram 13 e em 50,1-100% foram 36 folíolos. Considerando as categorias de distância dos pares de folíolos para a inflorescência, não foi observada uma variação significativa nas médias ($F = 1,49$; g.l. = 9 e $P = 0,15$; **Figura 5CD**). Entretanto, a partir da análise visual da **Figura 5C**, foi detectada uma tendência, com base nas médias, de formação de dois grupos: (a) grupo ‘próximo’, que inclui até o quinto par de folíolos mais próximo dos botões ou flores, e (b) grupo ‘distante’, que inclui os cinco pares posteriores, do sexto ao décimo par (**Figura 5AB**). Desta forma, observou-se de fato uma diferença significativa das médias entre as duas categorias de distância ($T = -3,68$, g.l. = 22 e $P = 0,001$), sendo a o índice médio de herbivoria (\pm erro padrão) menor na categoria de distância ‘próximo’ ($0,2 \pm 0,07$) do que na categoria ‘distante’ ($0,4 \pm 0,1$; **Figura 5D**).

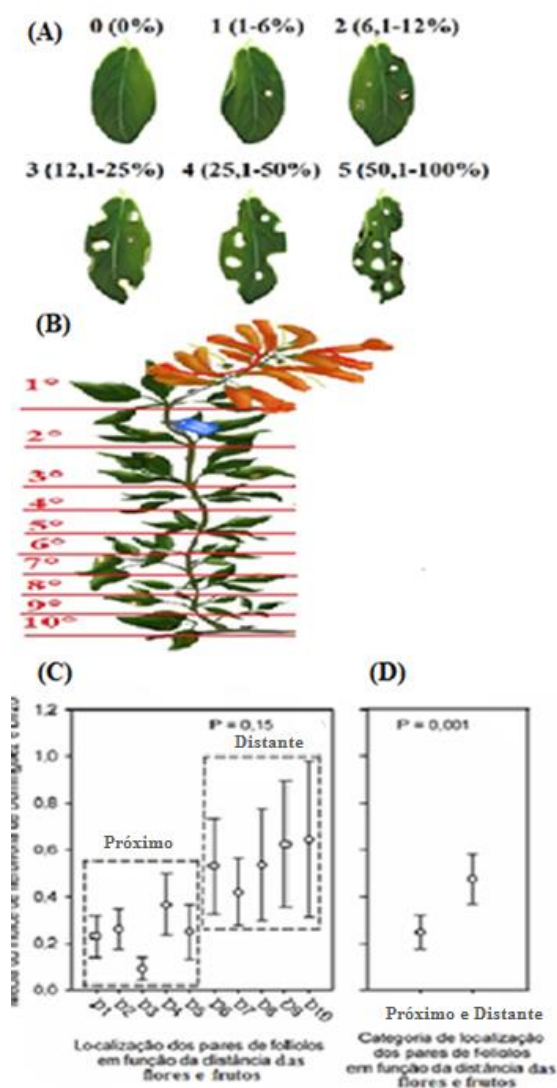


Figura 5: A- Quantificação da intensidade da herbivoria foliar em *Pyrostegia venusta*, seguindo a metodologia de Dominguez e Dirzo (1995). Arte de L. G. Santos. B- Dez primeiros pares de folíolos em ramos de *Pyrostegia venusta*. C- Média do índice de herbivoria de Dominguez e Dirzo (1995) com relação à (A) localização dos pares de folíolos e (B) categoria de localização dos pares de folíolos, em função da distância para as inflorescências de *Pyrostegia venusta*, durante estudo em Ribeirão do Largo, BA.

*Figure 5: A- Quantification of intensity of foliar herbivory in *Pyrostegia venusta*, following Dominguez and Dirzo (1995) methodology. Art by L. G. Santos. B- Ten first pairs of leaflets in branches of *Pyrostegia venusta*. C- Mean of the herbivory index of Dominguez and Dirzo (1995) with respect to (A) location of leaflet pairs and (B) location category of leaflet pairs, as a function of distance to the inflorescences of *Pyrostegia venusta*, during study in Ribeirão do Largo, BA.*

*Teste de defesa de *Pyrostegia venusta* por formigas*

Quanto ao experimento de encontro e ataque por formigas ao herbívoro simulado (cupim), 26 plantas de *P. venusta* foram observadas em dois momentos fenológicos (botão e flor). Plantas em frutificação não foram utilizadas também, visto que a frequência e abundância de formigas nestas foram muito baixas, com total geral de apenas 30 indivíduos, ou seja, a maioria das plantas não tinha a presença de nenhuma formiga. Quanto à presença de formigas nos ramos experimentais não houve diferença significativa entre botão floral e flor ($Z = 0,91$ e $P = 0,36$). Os gêneros mais frequentes sobre os ramos durante a fase de botão floral foram *Cephalotes* (15 plantas) e *Pseudomyrmex* (10 plantas), já em flores foram os gêneros *Cephalotes* (15 plantas) e *Camponotus* (sete plantas). Das plantas utilizadas, em dez delas não havia a presença de formigas no momento do experimento, sendo seis em botão floral e quatro em floração. No restante das plantas (botão floral/ flor), as formigas presentes patrulhavam nos folíolos à procura do invasor, no entanto, não o encontraram.

Novamente, o número de casos em que as formigas encontraram o cupim não diferiu entre os dois estágios fenológicos ($Z = 1,014$ e $P = 0,31$). Por fim, também, não houve diferença significativa quanto aos ataques entre esses dois estágios fenológicos ($Z = 0,4$ e $P = 0,69$).

Foram registrados apenas sete ataques, três em botão floral e quatro em flores. Os três ataques ocorridos no primeiro período fenológico foram realizados por formigas do gênero *Cephalotes* (dois ataques) e *Pheidole* (um), e em floração os quatro ataques foram realizados por formigas do gênero *Camponotus* (3 ataques) e *Crematogaster* e *Cephalotes* (ambas atacaram um mesmo

cupim, a princípio a *Crematogaster* e minutos seguintes a *Cephalotes*). Desses gêneros, apenas as *Camponotus* conseguiram remover o cupim do local onde estava colado durante o ataque. Em um dos ataques, *Crematogaster* expeliu ácido fórmico e se mostrou agitada e em outro antenou e atacou o cupim. *Cephalotes* durante os ataques apresentavam maior agressividade (antendendo, agitando e mandibulando). As *Pheidole* apenas antenaram o cupim e se agitaram. Nenhuma formiga foi observada ferroando o cupim. *Camponotus* spp. eram mais rápidas ao caminhar que as *Cephalotes* spp., no entanto, demoravam mais tempo para encontrar o herbívoro simulado, entre um a três minutos, além disso não foram vistas realizando recrutamento. Já as *Cephalotes* eram mais hábeis para recrutar outros indivíduos e neste caso demoravam no máximo de um a dois minutos, e foram observadas recrutando. Em momentos de observações livres, notou-se que quando as *Cephalotes* eram tocadas, ficavam paradas por alguns segundos e logo após, isso saiam do local, normalmente retornavam em número maior. Esse gênero em muitas vezes, ficavam agrupadas nos botões florais e nas flores e nos folíolos, foi comum encontrar até três indivíduos patrulhando.

DISCUSSÃO

Os resultados apresentados, observou-se, que os NFs de *Pyrostegia venusta* atraíram um abundante número de formigas, como em outros trabalhos (Gobatto-Rodrigues & Stort 1992, Silva *et al.* 2008). A abundância de formigas foi maior no período fenológico de floração do que em botão floral e frutos, pois é o momento com maior produção de néctar. Esses resultados corroboram com Oliveira e Freitas (2004) e Silva *et al.* (2007). De 39 ramos amostrais, foram observadas 270 formigas, e mesmo em outros trabalhos cujo objetivo principal não foi investigar a presença de formigas em *P. venusta*, faz-se menção à alta visitação das mesmas às flores desta trepadeira, ver por exemplo, Polatto *et al.* (2007) e Gobatto-Rodrigues & Stort (1992).

Neste estudo, os gêneros mais abundantes foram *Cephalotes* e *Camponotus* como em, onde também foram comuns em outros trabalhos, ver em Gobatto-Rodrigues & Stort (1992) e

Polatto *et al.* (2007). Não sendo apenas um padrão do local de estudo, e que realmente as formigas apresentam um provável papel de influência nessa espécie. Em um estudo realizado com *Arrabidaea conjugata* (Vell.) da família (Bignoniaceae), não foi relatada a presença de *Pseudomyrmex*, possivelmente porque nessa espécie de planta não existia atrativo para esse gênero de formiga; pela presença de formigas predadoras e dominantes, ou pelo fato de que o momento da observação tenha sido insuficiente para ser detectada. *Cephalotes* e *Camponotus* foram os gêneros mais agressivos em *P. venusta*, entretanto, Nogueira *et al.* (2012) relataram padrões de defesa de outra Bignoniácea contra herbívoros apenas para *Camponotus*, e que as *Cephalotes* eram provavelmente parasitas ou comensais. Segundo Oliveira & Leitao-Filho (1987), formigas do gênero *Camponotus* apresentam comportamento agressivo na presença de herbívoros.

A presença de muitas formigas nas folhagens do Cerrado é derivada da ampla ocorrência de recursos líquidos na forma de NEFs e secreções de insetos (Ribas *et al.* 2010, Freitas & Oliveira 2004). Um dos gêneros de formigas mais comuns nesse Bioma são *Camponotus*, ver em Rico-Gray e Oliveira (2007). As quais fornecem defesa contra herbívoros (Oliveira *et al.* 1987). Alguns trabalhos relataram que a presença de formigas em plantas com NEFs, nem sempre é benéfica a ela. Por exemplo, Nogueira *et al.* (2012) mostraram que no caso da planta *Anemopaegma album* (Bignoniaceae), as formigas não defenderam as plantas e houve redução na produção de flores. Por outro lado, Oliveira (1997) apontou que a presença de formigas em *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae), planta comum no Cerrado, um dos principais gêneros de planta do Cerrado, reduziram as visitas por herbívoros e contribuíram com o aumento da produção de flores e frutos. As ordens dos artrópodes visitantes (exceto as formigas) observados foram: Hymenoptera (polinizadores e predadores) com 84,92% sendo a ordem mais predominante, as outras foram Lepidoptera (herbívoros) (Polatto *et al.* 2007), Coleoptera (herbívoros) e Diptera (onívoro) (Sampaio & Almeida 1995) Hemiptera (herbívoros) e Orthoptera (herbívoros) (Silva 2008). O predador da subclasse aracnídeo foi a segunda maior ordem com 10,95%, sendo ausente nesses estudos citados a cima, mas que Araujo-Camargo

(2014) diz que sua abundância se deve a buscarem abrigo nas plantas e pela facilidade para captura de presas.

A presença de herbívoros presentes nos folíolos da *P. venusta* deve ser atribuído possivelmente a três fatores: (1) se tratar de uma planta de cipó e assim facilitar o acesso de invertebrados a ela (Coimbra & Castro 2014), (2) NFs presentes nesta espécie (Seibert, 1948, Sampaio & Almeida 1995) e (3) presença de folhas jovens (i.e., elevado teor de celulose; Coley & Barone 1996).

Em muitos trabalhos com *P. venusta*, também foi comum a presença de abelhas do gênero *Trigona*, não sendo algo específico desse presente estudo. A presença dessas abelhas, provavelmente se deva por se tratar de insetos com hábitos generalistas e oportunistas (Parani & Cortopassi-Laurino 1993; Polatto *et al.* 2007). Em algumas plantas os botões e flores se encontravam pilhados, principalmente onde havia a presença em abundância de *Trigona*, ver em estudos anteriores (Polatto *et al.* 2007, Rech *et al.* 2014). Essa planta apresenta na morfologia do cálice largo com objetivo de diminuir a pilhagem (Gentry 1974), o que não pareceu evitar que ocorresse (Rech *et al.* 2014).

Abelhas dos gêneros *Apis* e *Trigona*, foram vistas realizando polinização, apesar de não serem o polinizador primário e sim os beija-flores (Gobatto-Rodrigues & Stort 1992), estes últimos foram vistos poucas vezes em campo neste estudo. Foi comum encontrar formigas na presença de *Trigona*. Dessa forma, concluímos que a presença de formigas não impede a visitação de possíveis polinizadores e, assim, a formação de frutos em *P. venusta*, pois constatamos a produção de frutos nas plantas cujas inflorescências foram visitadas por formigas, isso ocorreu em Oliveira (1997) em NEFs. Por outro lado, durante todas as observações de campo, não foram observadas formigas em contato com as partes reprodutivas da planta (estigma e anteras). Assim, pode-se considerar que não haveria qualquer influência, positiva ou negativa, destes insetos na polinização de *P. venusta*.

De acordo com a análise de herbivoria foliar, notou-se a existência de um maior grau de herbivoria para o grupo de folíolos mais distantes das inflorescências de *P. venusta*. Dessa

forma, entende-se que as formigas ao forragearem e patrulharem sobre folíolos mais próximos das inflorescências (grupo próximo), atraídas pelos nectários florais, possivelmente inibiriam a presença de herbívoros nesses locais (Bixenmann *et al.* 2011). De fato, os herbívoros preferem folhas mais novas devido a facilidade digestiva (Coley & Barone 1996, Ricklefs 2003). Para evitar este erro de amostragem, analisamos apenas os folíolos novos, que emergiram no mesmo período e estavam mais próximos ao cacho, também não tínhamos uma falsa ideia da herbivoria nestes por estarem expostos por longo prazo. Os gêneros *Camponotus* e *Cephalotes* foram os mais frequentes nesta planta. Esses também foram observados por Oliveira *et al.* (1987), Del-Claro *et al.* (1996), Polatto *et al.* (2007). As *Camponotus* apresentam anatomia especializada para alimentação líquida, e embora as *Cephalotes* não apresentaram a mesma morfologia, adaptaram-se para isso (Davidson 1997). Ambos os gêneros demonstraram comportamento agressivo, e acredita-se que isso contribuiu com a diminuição do padrão de herbivoria. Nos estudos de Costa *et al.* (1992) e Del-Claro *et al.* (1996), também foi observada uma diminuição da taxa de herbivoria foliar, já em Nogueira *et al.* (2012) isso não ocorreu.

Nas plantas com maior número de inflorescências houve uma tendência ao aumento na abundância de formigas, isso pode ser justificado pela maior disponibilidade de recursos presentes em botões florais e nas flores, pois esses são atrativos para os insetos, observados conforme Araujo-Camargo (2014). Araujo-Camargo (2014) também afirma que as formigas defendem as inflorescências dos herbívoros, e que não houve diferença de defesa das formigas quanto à estrutura da planta. No presente estudo, também não observamos efeitos com relação à abundância de formigas e altura da inflorescência, possivelmente por que as formigas tinham o ninho próximo à planta, e porque a disponibilidade de recursos não tem relação com a altura das inflorescências, já que se trata de uma vegetação aberta ou porque houve um controle da altura. Notamos que a presença de formigas não impediu a produção de frutos, mas em outra bignoniácea (*Anemopaegma scabriusculum*), houve decréscimo da produção de frutos com a presença de formigas nas folhas (Nogueira *et al.* 2012).

No teste de defesa pela formiga, observamos que não houve diferença significativa de ataques em botão floral e em flor. No entanto, dos ataques ocorridos o gênero *Camponotus* se destacou. Já em estudos da mesma natureza, esse gênero não apresentou defesa alguma (Nogueira *et al.* 2012). Levava mais tempo para encontrar o cupim, apesar de serem ágeis, também em Byk & Del-Claro (2010), possivelmente por que não recrutavam. No entanto em Almeida & Figueiredo (2003), esse gênero agia rapidamente na remoção de herbívoros na planta. As *Cephalotes*, outro gênero que também realizou ataque, eram mais lentas, no entanto, recrutavam e por isso encontravam o cupim com mais facilidade, pois apresentavam maior esforço amostral. Byk & Del-Claro (2010) sugerem que espécies desse gênero apresentem hábitos noturno, por isso de dia seriam menos agressivas. Formigas do gênero *Crematogaster* foram vistas expelindo ácido fórmico, segundo (Hölldobler & Wilson 2005) isso ocorre quando essas se sentem intimidadas.

Poucos são os estudos realizados com *P. venusta* em particular para a identificação de seus compostos orgânicos. No entanto, Fernandes *et al.* (2011), relataram a presença de extrato etanólico nas folhas, e que este não apresenta atividade antimicrobiana para muitos microorganismos. Os folíolos desta espécie apresentam baixo teor de flavonoides e fenóis (Santos *et al.*, 1998). A insuficiência dessas substâncias para a defesa, supõe que a proteção tenha sido realizada pela atividade do patrulhamento das formigas.

Segundo Rico-Gray & Oliveira (2007), as formigas nem sempre protegerão as plantas contra-ataques de herbívoros, e muitos estudos têm comprovado essa ideia, como Byk & Del-Claro (2010) e Nogueira *et al.* (2012). De fato, existem vários fatores que podem contribuir para uma não-observação de defesa contra herbívoros por parte das formigas, como verificado neste estudo, por exemplo: (1) algumas das formigas presentes poderiam ser nectarívoras e por isso em alguns encontros ignoravam o herbívoro simulado (Sendoya *et al.* 2009), semelhante a estudo com larvas de Lepidoptera (Kaminski *et al.* 2009); (2) o esforço amostral de algumas espécies de formigas talvez tenha sido insuficiente para encontrarem e reagirem ao herbívoro (Ribas *et al.* 2010); (3) em algumas plantas não havia a presença de formigas no momento do

experimento; (4) algumas formigas patrulharam nos folíolos porém não foram capazes de encontrar o invasor (Corte 2008); (5) resultados de defesa pode ser diferentes de acordo com as variações bióticas e abióticas do ambiente (Byk & Del-Claro 2010); e (6) plantas que recebem visitas de múltiplas espécies que apresentam variedade de habilidade de defesa, podem diminuir as chances de uma associação verdadeiramente mutualista (Miller 2007).

Os resultados desse estudo trazem importantes indícios que justificam a possível relação de proteção pelas formigas a *P. venusta*, apesar do resultado do teste de defesa utilizando herbívoro simulado não ter apresentado significativo. Em especial, de acordo com a análise da herbivoria foliar, notamos uma tendência à menor herbivoria dos folíolos mais próximos às inflorescências a *P. venusta*, talvez resultado de um maior patrulhamento das formigas. Além disso, os resultados da abundância de formigas em inflorescências mais numerosas e a quantidade de frutos produzidos em plantas com a presença de formigas, dão embasamento a possibilidade de os nectários florais serem mediadores dessa relação.

Finalmente, este é o primeiro estudo que analisa a interação de formigas atraídas por nectários florais de *Pyrostegia venusta* e a possível relação de proteção, exercida por esses insetos nesta planta. Essa pesquisa reforça os resultados de outros trabalhos, nos quais as relações entre formigas-plantas-herbívoros apresentam resultados bastante variáveis.

Propomos que mais estudos sejam feitos para se obter um maior conhecimento relacionado ao sistema de estudo, *P. venusta* e formigas visitantes de seus NFs, a todos os possíveis fatores que influenciem a relação de proteção entre formigas visitantes a NFs de *P. venusta* são necessários. Pesquisas que consigam: (1) análises em escalas maiores de espaço e tempo, das interações entre *P. venusta* e formigas visitantes de NFs; (2) realizar levantamento faunístico das espécies de herbívoros e formigas visitantes e dessa forma examinar todas as guildas existentes nessa planta; (3) estudos quanto a estratégias utilizadas pelas presas para evitar o ataque dos predadores; (4) relacionar a taxa de recrutamento com o nível de herbivoria foliar e com o tamanho da planta hospedeira; (5) estudo sobre o contexto geográfico e

filogenético das interações entre *P. venusta* e formigas visitantes; (6) realizar teste de exclusão e adição de espécies de formigas para analisar os possíveis benefícios a planta.

Em conjunto, os resultados desse estudo podem ser considerados pouco conclusivos em relação à visitação frequente das formigas às inflorescências da trepadeira *P. venusta* e sua provável atividade na defesa desta planta contra herbívoros. Por um lado, as formigas são de fato mais frequentes/abundantes quando a planta encontra-se com botões florais e principalmente com flores abertas, comprovando o interesse das formigas pelo néctar produzido pelo disco nectarífero das flores. Além disso, foi verificada uma relação positiva entre o número de inflorescências do ramo e o número de formigas sobre o mesmo. Também foi verificado que folíolos mais próximos dos locais onde as formigas patrulham com mais frequência (i.e., as inflorescências) apresentam menor herbivoria do que os folíolos mais distantes, sugerindo que estas formigas visitantes de fato defenderiam a planta contra seus herbívoros. No entanto, o teste de ataque ao herbívoro simulado mostrou uma frequência de ataque bastante baixa e que este ataque não diferiu entre as fenofases de botão floral e flor. Quanto à polinização das flores de *P. venusta*, embora este não tenha sido nosso foco, podemos inferir que formigas não devem afetar negativamente a polinização, uma vez que: (1) verificamos formação de frutos em plantas bastante visitadas por formigas, e (2) não observamos em campo ataque/inibição de potenciais polinizadores (abelhas).

Este trabalho se destaca por ser o primeiro a tentar elucidar o papel das formigas nas flores de *Pyrostegia venusta*, relação que já vinha sendo observada como muito abundante em vários locais de ocorrência desta trepadeira (Gobatto-Rodrigues & Stort 1992 – São Paulo, Polatto *et al.* 2007- Mato Grosso, Coimbra & Castro 2014 – Minas Gerais). No entanto, no intuito da elucidação completa deste sistema de estudo (*P. venusta* e formigas visitantes de seus NFs), as seguintes lacunas precisam ser preenchidas: (1) análises em escalas maiores de tempo e espaço das interações entre *P. venusta* e formigas visitantes de NFs; (2) verificar se defesa por parte das formigas visitantes seria mais frequente à noite; (3) realizar levantamento das espécies de herbívoros da planta, bem como de demais invertebrados visitantes que possam

influenciar/ser influenciados pelas formigas; e (4) realizar teste de exclusão das formigas a para analisar possíveis efeitos a longo prazo sobre a herbivoria/polinização de *P. venusta*.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao casal Paulo e Renata Bonomo pela autorização para realização do estudo em sua propriedade. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pela concessão da bolsa de estudo, e ao programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (PPGCA-UESB) pelo apoio a logística para o desenvolvimento da pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, A M & Figueiredo, R A 2003. Ants visit nectaries of *Epidendrum denticulatum* (Orchidaceae) in a Brazilian rainforest: effects on herbivory and pollination, Brazilian Journal of Biology, p. 551-558.
- Araújo-Camargo 2014. Formigas subordinadas se arriscam mais quando o recurso é mais valioso, Ecologia da Floresta Amazônica 2014, p. 291.
- Baccaro, F B, Feitosa, R M, Fernández, F, Fernandes, I O, Izzo, T J, Souza, J LP & Solar, R 2015. Guia para os gêneros de formigas do Brasil, Manaus: Editora INPA, p. 388.
- Bahia 1994. Informações básicas dos municípios baianos: Secretaria de Planejamento, Ciência e Tecnologia/Governo do Estado da Bahia.
- Beattie, A J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms, Cambridge University Press.
- Bertuol, T J, Galbiati, C, Pereira, M J B & Amaral, A. M 2008. Avaliação de Mutualismo entre *Acacia mangium* Willd (Mimosaceae) e Formigas (Hymenoptera: Formicidae), Revista Brasileira de Agroecologia, 3(1).

- Bolton, B 1994. Identification guide to the ant genera of the world, Cambridge, USA: Harvard University Press.
- Bronstein, J L 1994. Conditional Outcomes in Mutualistic Interactions, Trends in Ecology & Evolution, 9 (6): p. 214-217.
- Coimbra, M C & Castro, A H F 2014. Distribution and structural nectaries aspects of extrafloral in leaves of *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae), Acta Scientiarum. Biological Sciences, 36 (311): p. 321-326. DOI: 10.4025/actascibiolsci.v36i3.23450
- Coley, P D & Barone, J A 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. Annual Review of Ecology and Systematics, 27: p. 305-335.
- Conceição, E S, Delabie, J H C & Neto, A O C 2004. A Entomofilia do Coqueiro em Questão: Avaliação do Transporte de Pólen por Formigas e Abelhas nas Inflorescências, Neotropical Entomology 33(6): p. 679-683.
- Costa, F M C B, 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, Ecological Entomology, 17 (4): p. 363-365.
- Correia, M C R, Pinheiro, M C B & Lima, H A 2005. Biologia floral e polinização de *Arrabidaea conjugata* (Vell.) Mart.(Bignoniaceae), Acta Botanica Brasilica, 19 (3): p. 501-510.
- Corte 2008. Proteção contra herbivoria e respostas bióticas induzidas em *Cecropia pachystachya* (Urticaceae), Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica”.
- Crawley, M J 1989. Insect herbivores and plant population dynamics, Annual review of entomology, 34 (1): p. 531-562. DOI: org/10.1146/annurev.en.34.010189.002531
- Davidson, D W 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants, Biological Journal of the Linnean Society, 61(2): p. 153-181.DOI: .org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01785.x

- Del-Claro, K & Oliveira, P S 1999. Ant-Homoptera Interactions in a Neotropical Savanna: The Honeydew-Producing Treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its Associated Ant Fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae), *Biotropica*, 31(1): p. 135-144.
- Del-Claro, K, Berto, V & Réu, W 1996. Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae), *Journal of Tropical Ecology*, 12(6): p. 887-892.
- Dirzo, R 2009. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests, *Seasonally dry tropical forests*, p: 304-325.
- Domínguez, C A & Dirzo, R 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: Variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*, *Evolutionary Ecology*, 9 (2): p. 204-216.
- Dutra, J C S & Machado, V L L 2001. Entomofauna visitante de *Stenolobium stans* (Juss.) Seem (Bignoniaceae), durante período de floração, *Neotropical Entomology*, 30: p. 43-53.
- Endress, P K 1996. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*, Cambridge University Press.
- Euler, M & Baldwin, I T 1996. The chemistry of defense and apparency in the corollas of *Nicotiana attenuata*, *Oecologia*, 107: p. 102-112.
- Faegri, K, Van der PIJL L 2013. *Principles of pollination ecology*, Elsevier.
- Galitzki, E L, Cereto, C E, Scherer, K Z, Lopes, B C & Cartellani, T T 2013. Formigas visitantes de inflorescências de *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano (Eriocaulaceae), *Biotemas*, 26(4): p. 75-83.
- Gentry, A 1974. Coevolutionary patterns in central American Bignoniaceae, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61 (3): p. 728-759. DOI: 10.2307/2395026
- Gobatto-Rodrigues A & Stort, M 1992. Biologia floral e reprodução de *Pyrostegia venusta* (Ker-Gawl) Miers (Bignoniaceae), *Revista Brasileira de Botânica* 15(1): p. 37-41.

- Gonzalez, A M 2011. Domacios y nectarios extraflorales en Bignoniáceas: componentes vegetales de una interacción mutualística, *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 46(3-4):p. 271-288.
- Haber, W A & Frankie Q W 1981. Ants Like Flower Nectar, *Biotropica*, 13: p. 211-214.
- Hanna, C, Naughton, I, Boser, C, Alarcón, R, Hung, K J & Holway, D 2015. Floral visitation by the Argentine ant reduces bee visitation and plant seed set, *Ecology*, 96(1): p. 222-230.
- Heil, M & Mckey, D 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research, *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34:p. 425-453. DOI: [org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132410](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132410)
- Hickman, J C 1974. Pollination by ants: a low-energy system, *Science*, 184 (4143):p. 1290-1292.
- Holldobler, B & Wilson, E O 1990. *The ants*, Harvard University Press.
- Holldobler, B & Wilson, E O 1990. Host Tree Selection by the Neotropical Ant *Paraponera Clavata* (Hymenoptera, Formicidae), *Biotropica*, 22 (2):p. 213-214. DOI: [10.2307/2388416](https://doi.org/10.2307/2388416)
- Janzen, D H 1983. Seed and pollen dispersal by animals: convergence in the ecology of contamination and sloppy harvest, *Biological Journal of the Linnean Society*, 20(1): p. 103-113.
- Kaminski, L A, Sendoya, S F, Freitas, A V L & Oliveira, P S 2009. Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoro: interações entre formigas e lepidópteros, *Oecologia Brasiliensis*, 13(1): p. 27-44.
- Knox, R B, Kenrick, J, Bernhardt, P, Marginson, R, Beresford, G, Baker, I & Baker, H G, 1985. Extrafloral nectaries as adaptations for bird pollination in *Acacia terminalis*, *American Journal of Botany*, 72(8): p. 1185-1196.

- Leal, Oliveira & P 2000, I. Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil, *Insectes Sociaux*, 47(4):p. 376-382.
- Lohmann, L. G. 2006. Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignoniaceae), *American Journal of Botany* 93(2):p. 304-318.
- Lorenzi, H 2013. Plantas para jardim no Brasil: herbáceas, arbustivas e trepadeiras. 1 ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda.
- Machado, S, Morellato, L P C, Sajo, M G & Oliveira, P S 2008. Morphological patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian cerrado, *Plant Biology*, 10 (5):p. 660-673. DOI: [.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00068.x](https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00068.x)
- Marazz, I B, Bronstein, J L & Koptur, S 2013. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges, *Annals of Botany*, 111 (6):p. 1243-1250. DOI: [.org/10.1093/aob/mct109](https://doi.org/10.1093/aob/mct109)
- Marquis, R J 2012. Uma abordagem geral das defesas das plantas contra a ação dos herbívoros, *Ecologia das Interações Planta-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva*, p. 53-66, 2012.
- Miller 2007. Does having multiple partners weaken the benefits of facultative mutualism? A test with cacti and cactus-tending ants, *Oikos*, p. 500-512.
- Nascimento, E A & Del-Claro, K 2010. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna, *Flora*, 205 (11):p. 754-756. DOI: [.org/10.1016/j.flora.2009.12.040](https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.12.040)
- Newstrom, L E, Frankie, G W & Baker, H G 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, p. 141-159. DOI: [10.2307/2388804](https://doi.org/10.2307/2388804)

- Ness, J H 2006. A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators, *Oikos*, 113(3): p. 506-514.
- Nogueira, A, Guimaraes, E, Machado, S R & Lohmann, L R 2012. Do extrafloral nectaries present a defensive role against herbivores in two species of the family Bignoniaceae in a Neotropical savannas?, *Plant Ecology*, 213(2): p. 289-301.
- Norment, C J 1988. The effect of nectar-thieving ants on the reproductive success of *Frasera speciosa* (Gentianaceae), *American Midland Naturalist*: p. 331-336.
- Oliveira, P S & Oliveira-Filho, A 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in Western Brazil. In: P. W. Price; T. M. Lewinsohn; G. W. Fernandes & W. W. Benson (Edit.), *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*, New York, Jhon Wiley e Sons, p. 163-175.
- Oliveira, P S & Freitas, A V 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna, *Naturwissenschaften*, 91(12):p. 557-570.
- Oliveira, 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: Herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae), *Functional Ecology*, 11(3): p. 323-330.
- Paiva, E A S 2011. Petaline nectaries in *Swietenia macrophylla* (Meliaceae): Distribution and structural aspects. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206 (5):p. 484-490. DOI: .org/10.1016/j.flora.2010.09.009
- Parani, J R & Cortopassi-Laurino, M 1993. Flores e abelhas em São Paulo, Edusp,p. 204.
- Passos, L & Ferreira, S O 1996. Ant dispersal of *Croton priscus* (Euphorbiceae) seeds in an tropical semideciduous forest in southeastern Brazil, *Biotropica*,p. 697-700.
- Polatto, L P, Dutra, J C S & Junior, V V A 2007. Biologia reprodutiva de *Pyrostegia venusta* (Ker-Gawl) Miers (Bignoniaceae) e comportamento de forrageamento dos visitantes florais

- predominantes, *Revista de Biologia Neotropical*, 4 (1):p. 12.DOI:
.org/10.5216/rbn.v4i1.4656
- Polatto, L P & Alves Jr, V V 2008. The use of floral resources by Visitors on *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum.(Bignoniaceae), *Neotropical entomology*, 37(4): p. 389-398.
- Pool, A A 2008. Review of the genus *Pyrostegia* (Bignoniaceae), *Annals of the Missouri Botanical Garden*,p. 495-510.
- Porto, A P F, Vasconcelos, R C, Viana, A E S & Almeida, M R S 2011. Variedades de milho a diferentes espaçamentos no Planalto de Vitória da Conquista-BA, *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*.
- Rech, A R, Agostini, K, Oliveira, P E & Machado, I C 2014. *Biologia da polinização, Projecto Cultural*.
- Rios, P A F, Silva, J B & Moura, F B P 2010. Visitantes fl orais de *Aechmea constantinii* (Mez) L. B. Sm. (Bromeliaceae) em um remanescente da Mata Atlântica do Nordeste Oriental, *Biotemas*, 23(4): p. 29-36.
- Rico-Gray, V & Oliveira, P S 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*, Chicago and London, University of Chicago Press.
- Rodrigues, L F, Leitão, R P, Rojas, S S V, Santos, B A & Colpas, F T 2004. Efeito da presença de formigas na herbivoria de *passiflora quadriglandulolsa* (passifloraceae), *Unititled*.
- Rossatto, D R & Kolb, R M 2010. Germinação de *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae), viabilidade de sementes e desenvolvimento pós-seminal, *Brazilian Journal of Botany*,p. 51-60.
- Sampaio, E S & Almeida, A A 1995. Morfologia floral e biologia reprodutiva de *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) na região urbana de Curitiba, Paraná, *Acta Biológica Paranaense*.DOI: org/10.5380/abpr.v24i0.701

- Seibert, R J 1948. The Use of Glands in a Taxonomic Consideration of the Family Bignoniaceae, Journal Article, 15:p. 123-137.
- Silva, M G, Hefler, S M, Paula, M C Z & Zimmermann, M L 2008. Estudo das interações entre insetos e *Pyrostegia venusta* (Ker Gawl.) Miers (Bignoniaceae) em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, no campus da pontifícia Universidade Católica do Paraná, Toledo, Brasil. Estudos de Biologia, 30:p. 70-72.
- Spangler, R E & Richard, G 1999. On the cpdna gene sequences rbl, and ndhf. Ann. Missouri Bot, Gard, 86:p. 33-46.
- Teixeira, S & Fernandes, A 2012. Manejo de plantas invasoras em pastagem, Cadernos de Pós-Graduação da FAZU 2.
- Thomas, W W 2003. Natural vegetation types in southern Bahia. Corredor de Biodiversidade da Mata Atlântica do Sul da Bahia. Publicação em CD-ROM, Ilhéus, IESB/CI/CABS/UFMG/UNICAMP,p. 1-4.

Apêndice

Tabela 1: Número de morfo-espécies de formigas identificadas (por gênero), bem como a frequência e abundância nos três estágios fenológicos estudados (botão floral, floração, frutificação) em *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brasil.

Visitante	Morfo-espécies	Botão floral	Floração	Frutificação
<i>Cephalotes</i>	sp 1(n=3)	15 (31)	17 (90)	5 (18)
	sp 2(n=1)			
<i>Camponotus</i>	sp 1(n=1)	8 (21)	8 (21)	1 (1)
	sp 2(n=1)			
	sp 3(n=1)			
<i>Pseudomyrmex</i>	sp 1(n=5)	8 (20)	11 (15)	7 (11)
	sp 2(n=2)			
	sp 3(n=1)			
<i>Pheidole</i>	sp 1(n=2)	3 (4)	3 (12)	0
<i>Ectatomma</i>	sp 1(n=1)	1 (4)	0	0
<i>Solenopsis</i>	sp 1(n=1)	1 (1)	0	0
<i>Dorimyrmex</i>	sp 1(n=1)	0	2 (5)	0
<i>CreMATogaster</i>	0	1 (7)	4 (8)	1 (1)

Tabela 2: Observações comportamentais das morfo-espécies de formigas visitantes em *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brasil.

Visitante	Observações
<i>Cephalotes</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li data-bbox="687 568 1337 831">• Andando nos botões florais, em discos nectaríferos ou estacionadas em folíolos. No momento em que a flores caiam, era comum encontrá-las nos cálices das flores. <li data-bbox="687 869 1337 1413">• Moviam-se lentamente. Na maioria do tempo patrulhavam em grupos pelos ramos e o fluxo desta aumentava sempre que existiam vibrações nestes locais, a exemplo no Teste de defesa. Normalmente quando havia a presença desta formiga nos ramos, dificilmente outra espécie de porte menor ocorria no mesmo local. <li data-bbox="687 1451 1050 1496">• Houve ataque ao cupim.
<i>Camponotus</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li data-bbox="687 1532 1337 1720">• Normalmente andando sobre ramos e botões (por vezes dentro) principalmente quando pilhados. <li data-bbox="687 1758 1337 1868">• Moviam-se rapidamente, sem recrutamento. Algumas vezes na presença de <i>Cephalotes</i>, no

entanto, ambas pareciam não se importarem com a presença da outra.

- Houve ataque ao cupim.

Pseudomyrmex

- Vistas em menor número, andando nos ramos, e poucas nos discos nectaríferos. Não pareciam se interessar por botões pilhados.
- Moviam-se rapidamente e não recrutavam. Quando notava a presença de *Cephalotes*, saía e se direcionava para longe desta. Isso não ocorreu na presença de outros gêneros.
- Não houve ataque ao cupim.

Pheidole

- Vistas nos folíolos e ramos sempre em plantas cujos suportes eram mais baixos.
- Moviam-se rapidamente e recrutavam quando em contato com herbívoros demonstravam agitação.
- Houve ataque ao cupim.

Ectatomma

- Nos folíolos e ramos
- Moviam-se rapidamente e não recrutavam. Não foi vista tendo contato com herbívoros.
- Não houve ataque ao cupim.

Solenopsis

- Em ramo da planta.
 - Movia-se lentamente e não recrutou.
-

-
- Não houve ataque ao cupim.

Dorimyrmex

- Em ramos.
- Moviam-se rapidamente e não recrutavam. Na presença de outros gêneros de formigas, não apresentou agressividade.
- Não houve ataque ao cupim.

Crematogaster

- Presentes em folíolos e agrupadas. Nunca vistas em flores.
 - Indivíduos que se moviam lentamente.
 - Houve ataque ao cupim.
-

Tabela 3: Comportamento de artrópodes (exceto formigas) visitantes em *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) Fazenda Santa Helena, Ribeirão do Largo, BA, Brasil.

Visitante	Categoria	Botão floral	Floração	Frutificação	Observações
Hymenopte- ra Apoidea- <i>Apis</i>	Polinizad or	1 (3)	1 (11)	0	Voando ao redor dos botões ou flores da planta, nem sempre pilhados, a procura de alimento
Hymenopte- ra Apoidea <i>Trigona</i>	Pilhador primário Polinizad or	3 (16)	2 (24)	1 (3)	Pousada ou voando ao redor dos botões ou flores, principalmente quando pilhados, a procura de alimento
Hymenopte- ra- Vespidae	Predador	0	1 (1)	0	Pousado em botão.
Hemiptera	Herbívoro	1 (6)	0	1 (1)	Em ramos ou folíolos
Aracnideo- Aranha diversas	Predador	5 (5)	2 (2)	1 (1)	Comum em suas teias nos folíolos

Lepidópter a- Borboleta	Herbívoro	0	3 (4)	1 (1)	Pousada sobre flor e folíolo
Coleoptera- besouros e joaninhas	Herbívoro	2 (2)	2 (2)	1 (1)	Sempre em folíolos mais distantes das inflorescências
Diptera- moscas	Onívoro	5 (5)	0	0	Voando por pouco tempo ou pousadas sobre topo dos botões florais
Orthoptera -grilo	Herbívoro	0	2 (2)	1 (2)	Sobre folíolos parados, não foi observado se alimentando da planta