UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

“A perda de área foliar e sua relação com o gênero *Ectatomma* (Formicidae: Ectatomminae) em
uma comunidade de cerrado”

Graziella Diogenes Vieira Marques Erdogmus

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a
obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: Entomologia

RIBEIRÃO PRETO - SP

2010

GRAZIELLA DIOGENES VIEIRA MARQUES ERDOGMUS

“A perda de área foliar e sua relação com o gênero *Ectatomma*
(Formicidae: Ectatomminae) em uma comunidade de cerrado”

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
Universidade de São Paulo para obtenção do
título de Doutor em Ciências

Área de Concentração: Entomologia

Orientador: Prof. Dr. Kleber Del Claro

Ribeirão Preto

2010

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Catálogo da Publicação
Serviço de Documentação Entomológica
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo

FICHA CATALOGRÁFICA

Erdogmus, Graziella Diogenes Vieira Marques

A perda de área foliar e sua relação com o gênero *Ectatomma* (Formicidae: Ectatomminae) em uma comunidade de cerrado. Ribeirão Preto, 2010.

187 p. : il. ; 30cm

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Entomologia.

Orientador: Del Claro, Kleber.

1. *Ectatomma*. 2. Cerrado. 3. Herbivoria. 4. Fenologia. 5. Folha.

ERDOGMUS, G. D. V. M. **A perda de área foliar e sua relação com o gênero *Ectatomma* (Formicidae: Ectatomminae) em uma comunidade de cerrado.** Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

DEDICATÓRIA

Aos meus pais **Juarez Vieira Marques** e **Mônica Diogenes Marques** e minha madrinha **Lindaurea Vieira Marques**, com amor, admiração e gratidão por sua compreensão, carinho, presença e incansável apoio ao longo do período de elaboração deste trabalho.

AGRADECIMENTOS

À Deus por tudo que sou e tenho, por sentir sua presença a cada segundo da minha vida.

À Ana Paula, Daniela e Maria José, minhas irmãs, que sempre estiveram ao meu lado nos momentos que mais precisei. E minha afilhada Júlia, que sempre vou amar como se fosse minha filha.

À Oğuzhan Erdoğan, meu esposo, por seu amor incondicional, que me transformou em uma pessoa ainda mais apaixonada pela vida.

À Wilton e Marina, meus amigos, que tanto me apoiaram e ajudaram na coleta dos dados de campo.

A todos os demais familiares e amigos que estiveram presentes na minha vida me incentivando e contribuindo para que meu trabalho pudesse melhorar a cada dia.

Ao Prof. Dr. Kleber Del Claro, que nos anos de convivência, muito me ensinou, contribuindo para meu crescimento científico e intelectual e pela atenção e apoio durante o processo de definição e orientação.

À Universidade de São Paulo, pela oportunidade de realização do curso de doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pela concessão da bolsa de doutorado e pelo apoio financeiro para a realização desta pesquisa.

Ao Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, por colocar à disposição o transporte para área experimental e o laboratório.

"Há homens que lutam um dia e são bons.

Há outros que lutam um ano e são melhores.

Há os que lutam muitos anos e são muito bons.

Porém, há os que lutam toda a vida.

Esses são os imprescindíveis."

Bertolt Brecht

RESUMO

Graziella, D. V. M. Erdogmus. **A perda de área foliar e sua relação com o gênero *Ectatomma* (Formicidae: Ectatomminae) em uma comunidade de cerrado.** 2010. 187 f. Tese (Doutorado) - Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2010.

A perda de área foliar, em sua maior parte resultante da ação de herbívoros, é um dos fatores que regulam o sucesso reprodutivo de uma planta e indiretamente de todos os consumidores relacionados na comunidade. A maior parte dos estudos feitos com perda foliar e herbivoria são pontuais, ou seja, referem-se a uma ou poucas espécies vegetais. Para os cerrados, a savana tropical brasileira, a maior savana em extensão e diversidade no mundo, não há nenhum estudo que investigue a dinâmica de perda de área foliar ao longo do tempo na comunidade, considerando os fatores climáticos e fenológicos que podem influenciar este processo, além da presença dos principais predadores de herbívoros artrópodes na vegetação de cerrado, as formigas, sendo este o principal objetivo do presente estudo. O estudo foi desenvolvido em uma área de reserva de Cerrado de 628 ha, situada em Uberlândia, MG (18°59'S, 48°18'O), tendo os dados sido coletados de janeiro a dezembro de 2007 (bimestralmente) e de 2008 (mensalmente). Foram estabelecidos aleatoriamente na área de cerrado *sensu stricto* da reserva, 15 quadrantes de 10m x 10m onde todos os indivíduos com diâmetro à altura do peito igual ou superior a três centímetros foram marcados e incluídos na amostra. Em cada quadrante observou-se (sem remoção), seis folhas (escolhidas aleatoriamente duas da parte alta, duas da parte mediana e duas de ramos mais baixos), por planta de cada espécie, sendo registrada a porcentagem de área foliar perdida. Foram amostrados um total de 1006 indivíduos distribuídos em 82 espécies e 34 famílias. A espécie *Ouratea spectabilis* (137 indivíduos) foi a mais abundante na área de estudo, seguida de *Banisteriopsis malifolia* (122), *Machaerium acutifolium* (59) e *Tabebuia ochracea* (41). A perda de área foliar variou significativamente ao longo do tempo (meses) e entre as famílias e espécies de plantas. Os meses mais secos do ano apresentaram a maior perda de área foliar tanto em 2007 (abril, junho e agosto) quanto em 2008 (de maio a agosto). Os fatores climáticos influenciaram significativamente a perda de área foliar, pois ela variou ao longo do tempo. Portanto, os resultados do presente estudo indicaram que a perda de área foliar da comunidade de plantas de cerrado varia sazonalmente e ocorre com maior intensidade na estação seca. Fatores abióticos como temperatura e precipitação influenciam a fenologia das espécies de plantas, que buscam o melhor momento para maximizar seu desenvolvimento e evitar que inimigos naturais causem perdas significativas para sua sobrevivência e sucesso reprodutivo. As características de cada espécie promovem diferenças na perda de área foliar, devido às defesas e/ou associações mutualísticas que possuem. A presença de nectários extraflorais associados às formigas desempenha um papel significativo para as plantas. Dentre os fatores bióticos, a presença de ninhos de formigas *Ectatomma* teve um impacto positivo para as plantas reduzindo a perda de área foliar.

Palavras-chaves: folha, formiga, diversidade, herbivoria, fenologia.

ABSTRACT

Graziella, D. V. M. Erdogmus. **A perda de área foliar e sua relação com o gênero *Ectatomma* (Formicidae: Ectatomminae) em uma comunidade de cerrado.** 2010. 187 f. Tese (Doutorado) - Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2010.

The loss of leaf area, mostly resulting from the action of herbivores is one of the factors that regulate the reproductive success of a plant and indirectly to all consumers connected to the community. Most studies of herbivory and leaf loss are punctual, i.e., refer to one or a few plant species. In the cerrado, a tropical savanna in Brazil, the largest savanna in scope and diversity in the world, there are no studies to investigate the dynamics of loss of leaf area over time in the community, considering the climatic factors, phenology and carnivorous ants that can influence this process, which is the main objective of this study. The study was conducted in a closed area of 628 ha of Cerrado, located in Uberlândia, Brazil (18 ° 59'S, 48 18'W) and the data were collected from January to December 2007 (bimonthly) and 2008 (monthly). Were established randomly in the area of cerrado of the reserve, 15 quarters of 10m x 10m where all trees with diameter at breast height greater than or equal to three centimeters were marked with numbered label and sampled. In each quadrant was observed (without removal), six leaves (randomly chosen two of high part, two of the middle, and two of the lower branches), in plant species, and recorded the percentage of leaf area lost. We sampled a total of 1006 individuals belonging to 82 species and 34 families. The species *Ouratea spectabilis* (137 individuals) was the most abundant in the study area, followed by *Banisteriopsis malifolia* (122), *Machaerium acutifolium* (59) and *Tabebuia ochracea* (41). The loss of leaf area varied significantly over time (months) and between families and species of plants. The driest months of the year showed the greatest loss of leaf area in both 2007 (April, June and August) and in 2008 (May-August). Climatic factors also significantly influenced the loss of leaf area, as it varied over time, depending on the rainfall and temperature variation. Therefore, the results of this study indicated that the loss of leaf area community of cerrado plants varies seasonally and occurs mostly in the dry season. Abiotic factors like temperature and rainfall influence the phenology of species of plants, seeking the best time to maximize their development and prevent natural enemies result in significant losses for their survival and reproductive success. The characteristics of each species promote differences in leaf area loss due to defenses and / or mutualistic associations they have. The presence of extrafloral nectaries associated with ants play a significant role for plants. For this reason, among the biotic factors, the presence of *Ectatomma* nests had a significant positive impact on reducing the loss of leaf area, since these ants are predators of herbivores.

Key-words: leaf, ant, diversity, herbivory, phenology.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - As 14 famílias com maior número de espécies amostradas no cerrado de Uberlândia-MG.....30
- Figura 2 – Curva de rarefação das espécies de plantas em área amostral de cerrado *sensu stricto* no CCPIU, Uberlândia-MG, mostrando o aumento do número de espécies com o aumento do número de quadrantes amostrados.....30
- Figura 3 - Índice de Shannon-Weaver e equitabilidade para a comunidade de plantas de uma área de cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia-MG.....32
- Figura 4 – Presença (média $\pm$ 0,95 intervalo de confiança) de botões (), flores () e frutos () das espécies de plantas amostradas em área de cerrado *sensu stricto*, nos anos de 2007 e 2008, no município de Uberlândia-MG.....33
- Figura 5 – Porcentagem de folhas jovens ($X \pm 1$ erro padrão) ao longo do tempo (meses) e sua relação com a perda de área foliar em plantas amostradas em área de cerrado no ano de 2007 (A) e 2008 (B).....34
- Figura 6 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) ao longo do tempo (A, B) e dados climáticos (C, D) de temperatura () e precipitação () durante os meses de 2007 (esquerda) e 2008 (direita) em uma reserva de cerrado. As barras indicam a média mensal ($X \pm 1$ erro padrão) do total de perda foliar observada para o somatório das 84 espécies de plantas analisadas.....36

Figura 7 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) em plantas arbóreas com alta abundância ($N \geq 19$) e presentes em mais de 50% dos quadrantes amostrados em área de cerrado.....	37
Figura 8 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) de acordo com o tipo de hábito (arbóreo ou arbustivo) de uma comunidade de plantas de cerrado <i>sensu stricto</i> em 2007 e 2008.....	38
Figura 9 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) de acordo com a área (15 quadrantes de 10 x 10 m) de uma comunidade de plantas de cerrado <i>sensu stricto</i> em 2007 e 2008.....	38
Figura 10 – Abundância de ninhos de formigas do gênero <i>Ectatomma</i> presentes nos quadrantes amostrados em área de cerrado.....	39
Figura 11 – Abundância de ninhos de formigas do gênero <i>Ectatomma</i> presentes nos quadrantes amostrados em área de cerrado nos anos de 2007 e 2008.....	39
Figura 12 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) em áreas com e sem formigas do gênero <i>Ectatomma</i> amostradas em cerrado nos anos de 2007 (A) e 2008 (B).....	40
Figura 13 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) em áreas com (A) e sem (B) a presença de ninhos de formigas do gênero <i>Ectatomma</i> em área de cerrado.....	40
Figura 14 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) em plantas com e sem a presença de nectários extraflorais (NEFs) nos quadrantes amostrados em área de cerrado.....	41

Figura 15 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) em plantas com e sem a presença de nectários extraflorais (NEFs) e com e sem formigas do gênero <i>Ectatomma</i> amostradas em área de cerrado nos anos de 2007 e 2008 respectivamente.....	41
---	----

LISTA DE FOTOS

- Foto 1 – *Ectatomma opaciventre* (A) e *Ectatomma tuberculatum* (B), formigas pertencentes ao gênero *Ectatomma* e geralmente presentes em cerrado *sensu stricto*.....20
- Foto 2 – Áreas de cerrado *sensu stricto* do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.....23
- Foto 3 - Ninhos de *Ectatomma opaciventre* (A e B) e *Ectatomma tuberculatum* (C e D) em área de cerrado *sensu stricto* do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.....24

LISTA DE MAPAS

Mapa 1 - Localização da reserva de cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.....	22
--	----

LISTA DE TABELAS

Tabela 1- Análise química do solo de cerrado <i>sensu stricto</i> do CCPIU em Uberlândia-MG.....	26
Tabela 2- Espécies arbóreas (Arv), arbustivas (Arb) e de hábito indeterminado (Ind), com mais de 3cm de DAP, observadas em área amostral de cerrado <i>sensu stricto</i> no CCPIU, Uberlândia-MG.....	28
Tabela 3- Análise da perda de área foliar (PAF) quanto aos meses (tempo), famílias, espécies e fatores climáticos (temperatura e precipitação).....	35

1 INTRODUÇÃO (Revisão Teórica)

As plantas são seres autotróficos e altamente abundantes no planeta (WING; BOUCHER, 1998). Por esta razão, são consideradas produtoras primárias dentro da cadeia trófica, pois representam a maior fonte de recursos para os animais, além de afetarem a produtividade primária do ecossistema (POWER, 1992; POLIS; STRONG, 1996; HOOPER; VITOUSEK, 1997). Ao longo do tempo, mudanças evolutivas foram surgindo e aprimorando o contato entre produtores e consumidores, para que ambos alcançassem o sucesso reprodutivo fundamental para a sobrevivência da vida na Terra. A partir do Cambriano (500 milhões de anos atrás) e mais especificadamente na Era Mesozóica (125-136 milhões de anos atrás) essas interações entre as plantas e os animais foram realçadas quando se deu a radiação das angiospermas (WING; BOUCHER, 1998; PRICE, 2002; SOLTIS et al., 2008, DEL-CLARO et al., 2009). O surgimento das flores e estruturas associadas em angiospermas possibilitou vantagens adaptativas para esse grupo, visto que a polinização por animais que voam permitiu às plantas, por exemplo, a reprodução cruzada e entre indivíduos distantes entre si e o espalhamento das sementes em locais distantes da planta mãe (POLIS; WINEMILLER, 1996; WING; BOUCHER, 1998; RAVEN et al., 2007).

1.1 As folhas e sua origem como um recurso

Do ponto de vista do consumidor, as flores representam um recurso novo, tanto para alimentação, quanto para nidificação, armadilha para captura de outros animais, refúgio, etc. (WING; BOUCHER, 1998). Além disso, para se ter uma idéia da importância das plantas para os animais, aproximadamente 90% da energia fixada nos sistemas terrestre são realizados por elas (o restante seria por algas e bactérias) e toda a fauna terrestre depende desta produção de alguma forma (STRONG et al., 1984; PRICE, 2002). Atualmente, estima-se que o número de espécies registradas varie entre 1.4-1.8 milhões (estimativa total varia entre 3 – 30 milhões de espécies), desse total aproximadamente 18% são compostos por plantas e 48% por insetos, que vivem basicamente dos produtos vegetais e de seus consumidores primários (e.g. MAY, 2002). Além das flores os insetos são importantes consumidores de outras partes das plantas, principalmente das folhas.

A folha é uma estrutura plana composta basicamente de duas lâminas de tecido epidérmico, preenchido por tecido parenquimático e feixes vasculares (RAVEN et al., 2007). Existe uma grande diversidade de formas e arranjos e por conta disso, serve como um dos critérios para identificação das espécies vegetais (SINHA, 1999; RAVEN et al., 2007; SANDERS; WYATT, 2009). Esta estrutura, além de leve (na maioria das espécies), maximiza a razão superfície-volume e é sustentada por estruturas mecânicas estabilizadoras, usualmente as veias, de modo similar ao que acontece com asas de insetos, por exemplo (ROTH-NEBELSICK et al., 2001). O transporte de substâncias, tais como carboidratos e hormônios, produção de energia por meio da fotossíntese e transpiração são funções extremamente

importantes que a folha desempenha para a sobrevivência da planta (ROTH-NEBELSICK et al., 2001). Todavia, para usufruir destas funções, as plantas levaram certo tempo para conseguir evoluir o arranjo foliar.

Entre o surgimento das plantas vasculares e o surgimento das folhas houve uma lacuna de 40 a 50 milhões de anos (BEERLING et al., 2001; KENRICK, 2001). O porquê e como as folhas somente surgiram por volta do final do Devoniano (410 a 363 milhões de anos atrás) ainda permanece uma incógnita para a comunidade científica (BEERLING et al., 2001; KENRICK, 2001). Entretanto, algumas teorias tentam explicar como ocorreu esse surgimento e a importância das folhas para a planta. Apesar das teorias terem sido propostas, ainda não é possível determinar qual delas correspondeu à evolução das folhas nas plantas terrestres (e.g. HARRISON et al., 2007; TOMESCU, 2009). Acredita-se que o surgimento das folhas ocorreu independentemente mais de uma vez (FRIEDMAN et al., 2004; BEERLING, 2005; HARRISON et al., 2005; FLOYD; BOWMAN, 2006). O registro fóssil é insuficiente para se determinar com clareza o histórico dessas linhagens, entretanto assume-se que houve uma linhagem evolutiva para os microfilos das licófitas (Lycopodiaceae (club mosses), Selaginellales (spike mosses), Isoetales (quillworts) e pelo menos quatro para os megafilos das eufilófitas (samambaias, gimnospermas e angiospermas) (HARRISON et al., 2005).

A teoria da enação (WILSON, 1953; KAPLAN, 2001; FRIEDMAN et al., 2004; FLOYD; BOWMAN, 2006; STEIN; BOYER, 2006; HARRISON et al., 2007), proposta por BOWER (1908), foi uma das primeiras a serem postuladas. De acordo com ela, as folhas pequenas (microfilos) originaram-se pela protuberância ou enação de regiões do tecido superficial do caule para formá-los; a origem dos apêndices seguiria o crescimento continuado do eixo apical, como o faz no desenvolvimento dos brotos atualmente. O eixo preexistiria em declínio, como atualmente faz o desenvolvimento do broto. A origem desses apêndices pode ter ocorrido independentemente ao longo de várias linhas de descendentes (BOWER, 1908). Alternativamente a esta hipótese, KENRICK e CRANE (1997a) propuseram que os microfilos teriam surgido por meio da esterilização dos esporângios, uma estrutura reprodutiva que consiste de uma massa de esporos incluída em uma fina cápsula. Esta hipótese ficou conhecida como teoria da esterilização (KENRICK; CRANE, 1997b; FRIEDMAN et al., 2004; PIAZZA et al., 2005; FLOYD; BOWMAN, 2006; STEIN; BOYER, 2006; HARRISON et al., 2007; TOMESCU, 2009).

As análises filogenéticas apontam que microfilos e macrofilos tiveram uma evolução independente (PIAZZA et al., 2005). Dessa forma, para explicar o surgimento dos macrofilos, outra teoria foi proposta por Zimmermann (1930, 1945a apud WILSON, 1953; KAPLAN, 2001), a teoria do teloma. Nela, três principais fases ocorreram na evolução das folhas: a) overtopping (sobrelevação), no qual dois ramos irmãos de uma bifurcação (mesomas ou telomas), iguais nas formas primitivas, tornam-se desiguais (o ramo mais forte se torna ereto e o outro puxado para o lado tornando-se sobrelevado); b) planation (planificação), nesta fase ocorre a ramificação em mais de um plano e substituição pela

dicotomia em forma de leque, trazendo todos os telomas e mesomas em um plano; c) webbing (preenchimento) ou fusão, que envolve a formação de tecido parenquimatoso entre os telomas e mesomas (preenchimento) ou o preenchimento é acompanhado pela fusão de tecidos vasculares.

Na revisão de ROTH-NEBELSICK et al. (2001) é discutida a evolução do padrão de venação como uma das teorias para o surgimento da estrutura foliar. No período Devoniano e Carbonífero inicial quase todas as plantas com folhas do tipo samambaia (samambaias, progimnospermas e gimnospermas) pareciam ter tido um padrão de venação aberto (formado por bifurcação de veias). É esta arquitetura primitiva que serve de ponto de início para os padrões reticulados modernos. O padrão reticulado evoluiu repetidamente da venação aberta em diferentes linhagens. Ainda segundo os autores, como a origem das angiospermas é ainda obscura, uma documentação clara do desenvolvimento evolucionário do padrão de venação das folhas das angiospermas iniciais ainda não é possível.

O atraso na origem dos macrofilos (folhas grandes) pode estar associado a uma queda nos níveis de CO₂ presentes na atmosfera entre o período final do Siluriano e início do Devoniano, ou seja, após a origem das plantas vasculares (BEERLING et al., 2001; BEERLING, 2005). BEERLING et al. (2001) simularam os custos e benefícios da evolução da folha comparando fotossíntese, temperatura foliar e taxa de transpiração em plantas com eixo ereto e com folhas planas no período Devoniano inicial e final. Eles acreditam que como a concentração de CO₂ caiu durante o final do Paleozóico, esperava-se que a lâmina foliar tivesse se tornado mais difundida nas plantas e progressivamente maiores e menos dissecadas. Depois de 40 milhões de anos, mudanças bióticas e abióticas permitiram uma grande interceptação de energia solar sem causar danos letais da temperatura para a folha, ou significativa limitação da alta temperatura para a fotossíntese.

1.2 Primórdios da herbivoria

Pouco tempo após o surgimento das plantas terrestres, o ataque às suas estruturas se iniciou (RASNITSYN; KRASSILOV, 2000; LABANDEIRA, 2007; IANNUZI E LABANDEIRA, 2008). Baseado em registros fósseis, duas fases nas quais ocorreu o início da herbivoria por artrópodos terrestres foram identificadas (LABANDEIRA, 2007). Na primeira, no final do Siluriano ao início do Devoniano (417 a 403 milhões de anos atrás), as principais estruturas consumidas eram esporângios e caules, representando de 0 a 20 milhões de anos de atraso entre o surgimento dessas plantas e seu consumo. Aproximadamente 75 milhões de anos após a primeira fase, houve surgimento e expansão variados de raízes, folhas, caules e sementes, cujas primeiras evidências de herbivoria ocorreram do meio ao final do período Mississippiano ao meio do período Pensilvaniano (327 a 309 milhões de anos atrás). O aparecimento deste segundo pulso de herbivoria foi acompanhado por atraso maior de 98 a 54 milhões de

anos atrás entre os tempos de aparecimento de cada um dos quatro órgãos e tipos de tecidos e sua subsequente herbivoria (LABANDEIRA et al., 1994; LABANDEIRA, 2007).

As plantas raramente interagem com uma única espécie mutualista ou antagonista, pois são seres sésseis e por conta disso, passíveis de interações integradas e simultâneas com outros seres vivos, resultando em variados impactos positivos e negativos (STRAUSS; IRWIN, 2004; BARAZA et al., 2006; NOVOTNY et al., 2006). Dentre os tipos de interações, os mais prejudiciais à planta e que vêm sendo estudados com maior frequência são causados por agentes patógenos e herbívoros (GARCÍA-GUZMÁN; DIRZO, 2001; BARAZA et al., 2006; DIRZO; DOMÍNGUES, 1995). Herbívoros são animais que se utilizam de diversas estratégias para se alimentar de qualquer parte da planta. Mastigadores, sugadores, formadores de galha e minadores causam diversos tipos de danos em brotos, caules, raízes, frutos e sementes (CRAWLEY, 1989; GULLAN; CRANSTON, 1994). Dessa forma, o surgimento de defesas contra a ação dos herbívoros por parte das plantas, sejam elas químicas, físicas, bióticas ou desenvolvimentais foram imprescindíveis para sua sobrevivência (LEVIN, 1973; LUCAS et al., 2000; DEL-CLARO, 2004; BEGON et al., 2006; CORREA et al., 2008). Entretanto, tais barreiras não conseguem afastar completamente os inimigos naturais, visto que a maioria das espécies de plantas é atacada de alguma forma. Os efeitos negativos dos herbívoros se traduzem, por exemplo, em atraso no início da floração (e.g. POVEDA et al., 2003), redução da produção de sementes e do peso individual dessas sementes (e.g. THALMANN et al., 2003; MUELLER et al., 2005), redução das taxas de brotação e crescimento de raízes (e.g. HUNT-JOSHI et al., 2004), aumento da susceptibilidade da planta a doenças e redução da capacidade competitiva frente a seus vizinhos não atacados (CRAWLEY, 1989; RODRÍGUEZ; BROWN, 1998; LAU; STRAUSS, 2005). Grande parte desses efeitos negativos sobre as plantas vem da abundância e diversidade de insetos com diferentes estilos e histórias de vida (BASSET, 1999; TEWARI; KAUSHAL, 2007). Cerca de metade de todas as espécies de insetos viventes são herbívoras e mastigadoras exclusivas de folhas (GULLAN; CRANSTON, 1994). Sete ordens de insetos são primariamente fitófagas: Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Orthoptera, Phasmatodea, Psocoptera e Thysanoptera (GULLAN; CRANSTON, 1994; RINKER; LOWMAN, 2004; HEIMPEL; JERVIS, 2005). Além de se defenderem contra os herbívoros, as plantas estão expostas a outros tipos de estresse provocados por diversos agentes biológicos tais como fungos, vírus, bactérias, nematóides e insetos que são causadores ou vetores de doenças trazendo significativas taxas de perda foliar e dependendo do grau de infecção pode até levar a morte do indivíduo (DANGL; JONES, 2001; OLIVEIRA; DEL-CLARO, 2005; BEGON et al., 2006).

De acordo com BROWN e ALLEN (1989) o impacto da herbivoria muda de acordo com o nível de organização estudado (de indivíduos a paisagens). Em um nível mais baixo, no qual a herbivoria é avaliada sobre uma única espécie, os tipos de impacto resultantes podem ser, por exemplo, mudanças na morfologia da planta (SUÁREZ et al., 2009), nas taxas fotossintéticas e qualidade das sementes

(THALMANN et al., 2003) e mudanças no período de floração e na taxa de crescimento (POVEDA et al., 2003). Quando o impacto da herbivoria é analisado de forma mais ampla, outros tipos de resultados podem ser alcançados, tais como o efeito dos herbívoros sobre a diversidade de plantas (OLFF; RITCHIE, 1998), a proteção que plantas impalatáveis confere às suas vizinhas (CALLAWAY et al., 2005), as síndromes de defesa em plantas (AGRAWAL; FISHBEIN, 2006), o efeito da herbivoria na ontogenia da planta (BOEGE; MARQUIS, 2005) e a herbivoria no contexto da estrutura da paisagem em diferentes escalas espaciais (KRUESS, 2003; THIES et al., 2003; STONER; JOERN, 2004). Embora haja poucos estudos sobre comunidades, exemplos de estudos sobre herbivoria não faltam tanto em ambientes temperados (e.g. AIZEN; PATTERSON III, 1995; SHURE et al., 1998; UNSICKER et al., 2006; KARBAN, 2007), quanto em ambientes tropicais (e.g. LOWMAN, 1985; NASCIMENTO et al., 1990; DIRZO; DOMINGUES, 1995; CORNELISSEN et al., 2008). Portanto, a perda de qualquer parte, principalmente folhas, que são o principal órgão fotossintetizante da planta é um dos fatores que permeiam seu sucesso reprodutivo e também de outros componentes do ecossistema (FOX, 1981; HARPER, 1989; LOWMAN, 1995; COLEY; BARONE, 1996; BEGON et al., 2006). Além da herbivoria, outros fatores (relacionados à fenologia da planta e sazonalidade) como a deiscência foliar em espécies pinadas, atuam na perda de área foliar.

1.3 Importância da fenologia e sazonalidade

A fenologia pode ser descrita como o estudo dos ciclos de eventos biológicos durante o ano. Os ciclos de eventos fenológicos tais como floração, frutificação, migração de aves e reprodução animal são frequentemente utilizados para definir seqüências anuais sazonais (BRADLEY et al., 1999; STARK, 2002). Dessa forma, a disponibilidade de flores, frutos e folhas no ambiente depende de quais espécies de plantas estão presentes, bem como as características do habitat (WRIGHT, 1996; BATALHA; MARTINS, 2004). Apesar dos padrões de fenologia de árvores tropicais serem variadas e complexas, uma divisão fundamental pode ser reconhecida: espécies que expandem suas folhas continuamente (sempre verde) e aquelas que fazem isso periodicamente (decídua ou semidecídua; CORLETT, 1987). Em ambientes tropicais, o pico da queda de folhas ocorre nos meses secos, nos quais os índices pluviométricos são menores. WRIGHT e CORNEJO (1990) testaram se o estresse hídrico seria uma das prováveis pistas para a ocorrência desse fenômeno. Para a maioria das espécies de plantas investigadas, a manipulação do estresse hídrico não surtiu efeito, o que evidencia a importância de outros fatores ambientais, tais como as condições atmosféricas do local agindo em conjunto. Quatro tipos de formas de vida de plantas (árvores, arbustos, lianas e epífitas) foram investigados em uma floresta subtropical e mostraram relação entre os padrões fenológicos e o clima (comprimento do dia, temperatura e precipitação). O pico de queda de folhas ocorreu nos meses secos, enquanto a floração ocorreu nos meses

úmidos com a frutificação ao longo do ano (MARQUES et al., 2004). Entretanto, DO et al. (2005) estudando uma espécie semidecídua (*Acacia tortilis* ssp. *raddiana*) verificou que após seis estações chuvosas a disponibilidade de água no solo foi a principal variável controladora da fenologia da folha desta espécie. O tempo de vida da folha (folhas de vida longa ou curta) e o tempo gasto na expansão foliar podem representar uma estratégia para minimizar os efeitos negativos de inimigos naturais (COLEY, 1988, MOLES; WESTOBY, 2000), assim como regular os custos de manutenção de folhas maduras no indivíduo (KIKUZAWA, 1995; COLEY; BARONE, 1996) ou trocas gasosas (FIELD; MOONEY, 1983; KIKUZAWA 1995). Além disso, a capacidade fotossintética das plantas também está relacionada com a taxa de assimilação de CO₂ e esta, por sua vez, varia com as características da folha e da fenologia da planta (KIKUZAWA, 1995; EAMUS et al., 1999). Nas últimas décadas, os estudos fenológicos têm sido vistos como uma importante ferramenta para a compreensão do aquecimento global, visto que os ciclos de vida das plantas estão intimamente relacionados aos aspectos climáticos do ambiente (SPARKS; MENZEL, 2002).

A sazonalidade refere-se a mudanças regulares do ambiente e as respostas biológicas condicionadas por este ambiente (WOLDA, 1988; BATTEY, 2000). Em ambientes sazonais, muitas espécies de plantas produzem suas folhas novas na estação seca alcançando um pico de produção antes do começo das chuvas. Em geral, plantas que deixam para produzir suas folhas depois sofrem mais com o ataque de insetos herbívoros que emergem no início da estação chuvosa (AIDE, 1992; MURALI; SUKUMAR, 1993, COLEY; BARONE, 1996). De acordo com GIVINISH (1999), em regiões tropicais com alta precipitação e baixa sazonalidade, dois grupos de inimigos naturais das plantas são favorecidos – os insetos e fungos – que são diretamente responsáveis pela promoção de altas taxas de mortalidade dependente de densidade em plantas. Por outro lado, baixa precipitação, maior sazonalidade, solo pobre em nutrientes ou com condições desfavoráveis ao crescimento de raízes favorece uma maior alocação de defesas anti-herbívoros, assim levando a menores taxas de mortalidade e consequentemente menor diversidade de árvores, assim a diversidade de árvores tende a ser menor em ambientes sazonais. Um dos principais tipos de ambientes sazonais são as savanas (OLIVEIRA; MARQUIS, 2002; GOTTSBERGER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 2006).

1.4 A savanas neste contexto

As savanas são campos tropicais que variam de áreas sem árvores dominadas por gramíneas e outras herbáceas a densas florestas com sub-bosque dominado por gramíneas (DALY et al., 2000; BRIDGEWATER et al., 2004; SCARIOT et al., 2005). Três tipos básicos de savanas neotropicais foram definidos por SARMIENTO (1983). Savana sazonal é a mais amplamente distribuída e é mantida por uma severa estação seca sujeita a episódios freqüentes de fogo (ex: savana brasileira central e os llanos do

oeste da Venezuela e adjacente à Colômbia). O segundo tipo, a savana hipersazonal, é o produto de estiagem e fogo com inundações severas durante a estação chuvosa (ex: pantanal, llanos de Moxos da Bolívia, savanas Roraima-Rupununi e os llanos de Colômbia/Venezuela). O terceiro tipo de savana é a semi-sazonal, que ocorre como manchas disjuntas circundadas por florestas úmidas tropicais. Esta savana ocorre em um clima com uma ou duas estações curtas e poucos episódios frequentes de fogo (ex: algumas savanas da Amazônia e Guiana) (DALY et al., 2000).

Na América do Sul, as savanas cobrem uma área de aproximadamente dois milhões de quilômetros quadrados. Elas compreendem um extenso tipo vegetacional depois das florestas úmidas tropicais. A maior savana na América do Sul é o Cerrado, província fitogeográfica do Brasil central (24% do território brasileiro) e de áreas adjacentes no Paraguai e Bolívia (DALY et al., 2000, BRIDGEWATER et al., 2004; SCARIOT et al., 2005). A segunda maior região dominada por savana é o llanos do leste da Venezuela e Colômbia. Áreas menores de savana incluem os llanos de Moxos do norte da Bolívia, ilhas de savana circundadas por florestas úmidas na bacia amazônica, o Gran Sabana de Guayana venezuelana, as savanas de Roraima-Rupununi, as savanas da Guiana e áreas disjuntas de “campo ruspestre”. A região do pantanal e áreas contíguas da Bolívia também inclui áreas extensas de savana hipersazonal e vegetação de cerrado (DALY et al., 2000).

A alta diversidade encontrada nas savanas coloca algumas de suas áreas no rol dos “hotspot”, ou seja, nestes locais as espécies, muitas delas endêmicas, estão ameaçadas de extinção (MYERS, 1990; MYERS et al., 2000). O avanço da tecnologia nas últimas décadas tem sido o grande vilão nas savanas, visto que muitos estudos têm sido feitos para otimizar o uso do solo para agricultura e pecuária, principalmente no cerrado, a savana tropical brasileira (OLIVEIRA; MARQUIS, 2002; LILIENFEIN et al., 2003; SCARIOT et al., 2005). Estudos sobre a herbivoria no cerrado embora tenham aumentado nas últimas duas décadas, ainda são poucos quando comparados com a riqueza de possibilidades (FERNANDES, 1994; PRICE et al., 1995; CORNELISSEN; FERNANDES, 2001; MARQUIS et al., 2001; OLIVEIRA; FREITAS, 2004; MOREIRA; DEL-CLARO, 2005). Não há estudos, de longo prazo, que tratem de forma ampla a dinâmica de perda de área foliar (variação sazonal) causada por patógenos e herbívoros em comunidade de plantas do cerrado. Nos cerrados, os principais herbívoros são os insetos, com enorme diversidade e abundância (PRICE et al., 1995; MARQUIS et al., 2001).

Muitos estudos têm apontado para a importância de se investigar sistemas de interações mais complexos, a fim de se entender como a diversidade do habitat é construída ao longo do tempo e como as características físicas, químicas e comportamentais são peças-chaves na estruturação da comunidade (e.g. DICKE; LOON, 2000; DEL-CLARO, 2004; DEL-CLARO; SILINGARDI, 2009). Um dos primeiros estudos a chamar a atenção para essa rede de interações foi o de PRICE et al. (1980), que investigaram a influência das plantas nas interações entre insetos herbívoros e inimigos naturais (sistema planta-herbívoro-inimigos naturais). Além disso, atualmente, entende-se que os componentes acima e abaixo do

solo não podem ser visto como algo isolado, ao contrário, as interações acontecem e influenciam os processos ecológicos do ambiente (VAN DER PUTTEN et al., 2001; WARDLE et al., 2004). Há diversos tipos de sistemas de interações descritos na literatura (e.g. DEL-CLARO; SILINGARDI, 2009). Em uma comparação de dois sistemas planta-herbívoros-parasitóide, mostrou-se que a distribuição similar em manchas de espécies de plantas hospedeiras pode promover uma dinâmica diferente dos herbívoros dependendo do tipo de planta, preferência de hábitat e a dinâmica das manchas de plantas (EBER, 2001). No sistema planta-patógeno-herbívoros a disponibilidade de refúgio é um importante fator para estabilizar essa interação. A infecção da planta hospedeira por seu fungo especialista altera dramaticamente o espaço livre para o herbívoro (um predador de sementes especialista), causando uma redução na emergência de adultos desse inimigo natural (BIERE et al., 2002). Plantas mirmecófitas podem limitar o tamanho da colônia de sua formiga simbiote através da variação da disponibilidade de nutriente, consequentemente isto influenciaria na interação planta-formiga-herbívoros (HEIL et al., 2001). Outro tipo de sistema de interações envolve planta A-herbívoros-predador-planta B. Nesta interação a planta A que sofre o ataque de um herbívoro emite um sinal químico que atrai o inimigo deste herbívoro, que pode beneficiar a planta B, na medida em que esta capta o sinal disperso pelo ar e passa a produzir suas próprias defesas (DICKE et al., 2003). No sistema formigas-plantas-outros artrópodes, os nectários extraflorais (NEFs) exercem um papel muito importante, visto que as plantas portadoras dessas estruturas associadas às formigas têm um desenvolvimento superior em relação às não portadoras dessa associação (DI GIUSTO et al., 2001; OLIVEIRA; FREITAS, 2004; OLIVEIRA; DEL-CLARO, 2005). Dessa forma, as interações multitróficas podem ser vistas como fundamentais na regulação e evolução de processos dentro do ecossistema.

1.5 As formigas do gênero *Ectatomma*

Os insetos sociais (formigas, abelhas, vespas e cupins) são extremamente bem sucedidos dentre os artrópodes e na maioria dos ecossistemas terrestres, devido principalmente à habilidade de seus indivíduos trabalharem juntos e cooperarem quando realizam uma tarefa (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; ANDERSON et al., 2001). Dentre os insetos sociais, as formigas se destacam e são amplamente estudadas, por apresentarem diversidade local extraordinária, excedendo a de outros insetos sociais e em muitos casos saturando uma ampla variedade de nichos de alimentação no solo e na vegetação (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; FOLGARAIT, 1998).

Alguns dos fatores que podem estar relacionados com a alta diversidade encontrada em vários habitats têm sido investigados, tais como: complexidade estrutural (MARINHO et al., 2002; SOARES et al., 1998), qualidade e quantidade de recursos disponíveis (KASPARI; YANOVIK, 2001; RIBAS et al., 2003), gradientes ambientais (BESTELMEYER, 2000; KASPARI et al., 2003; VASCONCELOS et al.,

2003), interações com diversos tipos de organismos (OLIVEIRA et al., 2002; OLIVEIRA; FREITAS, 2004; OLIVEIRA; DEL-CLARO, 2005), mosaico de espécies de formigas dominantes que podem influenciar a distribuição de herbívoros e não herbívoros, além de outras espécies de formigas (LESTON, 1978; MAJER, 1993; ALBRETCHT; GOTELLI, 2001; PHILPOTT et al., 2005).

No Brasil, a presença de diversos tipos de biomas contribui para a alta diversidade de formigas encontradas nos vários levantamentos faunísticos (FOWLER; PESQUERO, 1996; SILVESTRE; SILVA, 2001; CARVALHO; VASCONCELOS, 2002; MARINHO et al., 2002). No cerrado o grande sucesso da mirmecofauna pode ser explicado por vários fatores (OLIVEIRA; BRANDÃO, 1991). Na vegetação três características se destacam: a) as cavidades e galerias diversamente formadas usadas como locais de nidificação (OLIVEIRA et al., 2002, OLIVEIRA; FREITAS, 2004), b) a abundância de plantas com nectários extraflorais (OLIVEIRA; BRANDÃO, 1991; OLIVEIRA et al., 2002; OLIVEIRA; FREITAS, 2004; OLIVEIRA; DEL-CLARO, 2005) e c) a presença de insetos herbívoros que produzem secreções que servem de alimento (OLIVEIRA et al., 2002; OLIVEIRA; FREITAS, 2004; OLIVEIRA; DEL-CLARO, 2005); estes fatores somados desempenham uma função chave na atração que as plantas exercem sobre as formigas no cerrado. O consumo de exsudatos de plantas e insetos afeta significativamente a atividade de herbívoros associados a espécies de plantas das savanas tropicais, com impacto nos resultados reprodutivos das espécies vegetais (OLIVEIRA; FREITAS, 2004). No solo, a presença de formigas no cerrado está principalmente ligada à complexidade estrutural do hábitat, reflexo da disponibilidade de água e nutrientes (SOARES et al., 1998; MARINHO et al., 2002). Esta complexidade estrutural pode determinar quantas e quão especializadas serão as formigas ou mesmo quais as espécies dominantes num dado local, pois a quantidade e a qualidade de recursos influenciam nas interações inter e intraespecíficas (ALBRECHT; GOTELLI, 2001; SOARES et al., 2001).

A subfamília Ectatomminae (BOLTON, 2003; ASTRUC et al., 2004; BOLTON et al., 2007) inclui os gêneros: *Ectatomma* Fr. Smith 1858 (foto 1), *Gnamptogenys* Roger 1863, *Rhytidoponera* Mayr 1862, todos os três colocados na tribo Ectatommini, e o gênero *Typhlomyrmex* Mayr 1862, único gênero da tribo Typhlomyrmecini. O gênero *Ectatomma* é endêmico à Região Neotropical (LATTKE, 1994, 2003) e constitui-se de 14 espécies (KUGLER; BROWN, 1982; DELABIE et al., 2007). Dentre as espécies do gênero, 10 estão presentes no Brasil: *E. brunneum*, *E. edentatum*, *E. lugens*, *E. muticum*, *E. opaciventre*, *E. permagnum*, *E. planidens*, *E. ruidum*, *E. suzanae*, *E. tuberculatum* (KLUGER; BROWN 1982; OLIVEIRA; BRANDÃO, 1991; SANTOS et al., 1999; SILVESTRE; SILVA, 2001; FRANZ; WCISLO, 2003; MARINHO et al., 2002; CORRÊA et al., 2006; MARQUES; DEL-CLARO, 2006; DELABIE et al., 2007; VIEIRA et al., 2007; SCOTT-SANTOS et al., 2008).

No cerrado, o que se tem de registro são estudos que abordam as interações com plantas que possuem nectários extraflorais (e.g. OLIVEIRA; BRANDÃO, 1991; OLIVEIRA; FREITAS, 2004; OLIVEIRA; DEL-CLARO, 2005) e em levantamentos faunísticos (e.g. MARINHO et al., 2002;

MARQUES; DEL-CLARO, 2006). Apesar disso, alguns estudos se destacam por trazer algumas informações de ecologia e história natural, como é o caso dos estudos de SILVESTRE e SILVA (2001), o de PIE (2004).

Foto 1 – *Ectatomma opaciventre* (A) e *Ectatomma tuberculatum* (B), formigas pertencentes ao gênero *Ectatomma* e geralmente presentes em cerrado *sensu stricto*. Fotos: DEL-CLARO, Kleber.

SILVESTRE e SILVA (2001) encontram as seguintes espécies de *Ectatomma*: *E. edentatum*, *E. opaciventre*, *E. permagnum*, *E. planidens* e *E. tuberculatum*, as quais foram agrupadas na guilda predadoras grandes. Esta guilda é caracterizada, segundo eles, por espécies predadoras, necrófagas, de colônias pequenas, ágeis e agressivas, são na maioria patrulheiras solitárias com ninhos subterrâneos, com algumas exceções que podem nidificar na vegetação como *E. tuberculatum*. A espécie *E. opaciventre* pode ser encontrada, além do norte da Argentina e sudeste da Venezuela, na região central do Brasil em áreas de cerrado e caatinga (KLUGER; BROWN, 1982). Esta espécie, segundo PIE (2004), tem um padrão de forrageamento exclusivamente diurno, incluindo predação e necrofagia, sendo os principais itens alimentares cupins e formigas cortadeiras; ao contrário de outras *Ectatomma*, nenhum alimento líquido tais como “honeydew” (exsudato de Hemiptera) ou néctar foi observado. Ainda segundo PIE (2004), os indivíduos forrageadores mostraram claramente fidelidade à área de forrageamento e empregaram estratégias individuais típicas, ou seja, não houve cooperação entre os forrageadores na procura ou transporte de comida.

1.6 Conclusões

Vários autores têm mostrado a importância da escala temporal e espacial em estudos ecológicos (TURNER et al., 1989; FAHRIG, 1992; REED et al., 1993; REES et al., 2001). As condições climáticas (e.g. WHITE et al., 1997; MENZEL, 2002), a disponibilidade de recursos (e.g. THOMPSON et al., 2001), competição (e.g. BRIONES et al., 1998; HOOPER, 1998; LOBO et al., 2003), entre outros (e.g. WRIGHT; SCHAIK, 1994; MORELLATO et al., 2000; KAGATA; OHGUSHI, 2001; HOFFMANN et al., 2005) são fatores que mudam ao longo do tempo e do espaço e interferem nas interações entre os organismos. Além disso, as variações das características entre as espécies mantêm a diversidade e tem implicações importantes para os processos dos ecossistemas. Assim, uma maior compreensão de como é o funcionamento da dinâmica da vegetação provavelmente necessita da integração de diversas áreas com idéias de ecologia evolutiva, populações e comunidades (REES et al., 2001). Deste modo, os estudos que possuem escalas temporal e espacial apropriadas aos objetivos propostos contribuem na busca da compreensão dos processos envolvidos nas comunidades (TURNER et al., 1989).

Assim sendo, o presente estudo teve como objetivos principais investigar a dinâmica da perda de área foliar ao longo do tempo em uma comunidade de plantas do cerrado e os aspectos fenológicos que podem estar influenciando-a. As hipóteses para este estudo foram: a) Há variação na perda de área foliar nas diferentes espécies de plantas de cerrado; b) esta variação é sazonal e dependente de fatores abióticos, principalmente temperatura e umidade, mas também bióticos, principalmente o desenvolvimento fenológico das plantas e a abundância de inimigos naturais; c) Não há variação sazonal dependendo do estrato ao qual a planta pertence: arbustivo ou arbóreo; d) Formigas *Ectatomma*, por serem predadoras de herbívoros, têm um impacto significativo sobre a perda de área foliar em plantas de cerrado.

Os estudos de longo prazo requerem um maior esforço amostral e a medida desse esforço para a dinâmica de perda de área foliar tem sido investigada de várias formas, tais como marcação e acompanhamento de folhas (e.g. LOWMAN, 1992; DAMASCOS et al., 2005), método de fração de abertura do dossel (e.g. KALÁCSKA et al., 2005) e sensoriamento remoto (e.g. ZHANG et al., 2003, RATANA et al., 2005; LIESENBERG et al., 2007). Dessa forma, o presente estudo investigou também se a variação entre o tempo amostral (bimestral ou mensal) pode resultar em alguma distorção na avaliação dessa área foliar perdida. Além disso, essa análise mais ampla sobre área foliar perdida não só pela ação de herbívoros, mas também por patógenos e por características fenológicas e fisiológicas das plantas pode ser uma importante ferramenta para caracterizar paisagens e apontar direções para futuros estudos de fatores específicos atuando sobre os componentes do ecossistema, bem como analisar os efeitos do aquecimento global (AYRES, 1993; GASTON, 2000; BALE et al., 2002; SPARKS; MENZEL, 2002).

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O trabalho de campo foi desenvolvido na área da reserva de Cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG -CCPIU (18°59'S, 48°18'O, mapa 1). O CCPIU possui uma área de 640 hectares e está a oeste do perímetro urbano, sendo considerado, a partir de 1992, Reserva Particular do Patrimônio Natural. O clima da região segundo a classificação de Köppen é do tipo Aw, caracterizado por estações seca e chuvosa bem definidas (GOODLAND; FERRI, 1979). Apresenta área de vegetação de cerrado (sentido restrito), campo sujo e vereda incluindo pequenas manchas de mata mesófila (foto 2). Quanto à densidade do estrato arbustivo e até mesmo quanto a composição florística, o cerrado do CCPIU pode ser considerado um cerrado típico (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 2002).

Fonte: BNDES

Fonte: Google Maps

Mapa 1 - Localização da reserva de cerrado do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.

2.2 Metodologia e análise estatística

Sobre um mapa da área de cerrado da reserva, foram sorteados 15 quadrantes de 10m² (10 x 10) onde todos os indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a três centímetros foram marcados com lacre numerado. Três espécies de plantas com DAP inferior a três centímetros também

foram incluídas na amostra, duas Malpighiaceae *Banisteriopsis malifolia* e *Peixotoa tomentosa*, uma Fabaceae, *Camptosema coriaceum*. Incluíram-se estas espécies por serem os arbustos mais abundantes na área de estudo. A identificação das espécies foi feita por comparação com exsicatas do Herbarium Uberlandensis (HUFU) da Universidade Federal de Uberlândia e confirmada por especialistas desta mesma instituição. Estas plantas foram utilizadas para a avaliação da perda de área foliar que ocorreu durante 2007 (bimestralmente) e durante o ano de 2008 (mensalmente).

Foto 2 – Áreas de cerrado sensu stricto do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. Fotos: MARQUES, Graziella D. V.

A estimativa da perda de área foliar foi padronizada para cada espécie vegetal utilizando-se 20 folhas com diferentes porcentagens de perda de área foliar, colhidas em área não experimental e analisadas em laboratório (relação área total versus área perdida). Estas folhas foram montadas em uma planilha, seguindo-se um crescente no percentual de área foliar perdida (0 a 99%) e usadas como modelo para a estimativa de perda de área foliar observada em cada planta do estudo. Dessa forma, em cada quadrante observou-se (sem remoção), seis folhas por planta de cada espécie, sendo registrada a porcentagem de área foliar perdida sempre em três níveis: a) as duas folhas mais apicais do ramo apical marcado, b) as duas folhas mais apicais do ramo mediano marcado e c) as duas folhas mais apicais do ramo basal (COSTA et al., 1992; DEL-CLARO et al., 1996; OLIVEIRA; DEL-CLARO, 2005). Quando a planta não possuía folhas ou se somente o pecíolo estivesse presente, considerou-se perda de 100% de área foliar. Além disso, foi observada e registrada a presença de botões, flores, frutos e folhas jovens.

Como os dados de perda de área foliar seguiram distribuição normal segundo o teste Kolmogorov-Smirnov, utilizou-se o teste paramétrico ANOVA (para medidas repetidas) para a comparação da variação ao longo do tempo. Os dados foram organizados e posteriormente analisados com o auxílio do programa Statistica 6.0 (STATSOFT, 2001). O esforço amostral foi calculado pelo programa EstimateS (COLLWELL, 2005) e a diversidade e equitabilidade pelo programa DivEs (RODRIGUES, 2005).

Quanto aos indivíduos mortos, utilizou-se a taxa anual de mortalidade (SHEIL, 1995; SHEIL; MAY, 1996) que foi calculada da seguinte forma: $m = 1 - (N_t / N_0)^{1/t}$, onde N_i = população inicial, N_0 = população final e t = intervalo de tempo entre as medidas.

Os ninhos de formiga do gênero *Ectatomma* foram amostrados por meio de iscas atrativas de presunto (para solo) ou solução concentrada de água com açúcar (para folhagens e ramos) em 2007 e 2008 (foto 3). Percorreu-se a área de estudo e ao avistar um indivíduo de *Ectatomma tuberculatum* ou *E. quadridens* nas folhagens ou em ramos, uma gota, do tamanho da cabeça da formiga, era colocada em sua proximidade com o auxílio de uma seringa de forma que fosse percebida. Após a detecção da gota e da formiga sugar essa solução completamente, ela iniciava uma jornada e era seguida de perto pelo observador até a entrada do ninho, que era marcado com uma bandeirinha.

Foto 3 - Ninhos de *Ectatomma opaciventre* (A e B) e *Ectatomma tuberculatum* (C e D) em área de cerrado *sensu stricto* do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. Fotos: MARQUES, Graziella D. V.

Os ninhos de *E. opaciventre* foram amostrados com o uso de presunto colocado perto dos indivíduos que eram encontrados no solo e posteriormente ao encontro e captura da isca eram seguidos até a entrada do ninho e marcados com bandeirinhas.

Para caracterizar a composição química do solo foram retiradas aleatoriamente três amostras em cada quadrante compostas de solo (0 a 10 cm de profundidade), em locais planos cobertos por vegetação herbácea e lenhosa. As análises foram feitas no Laboratório de Análise de Solos e Calcários da Universidade Federal de Uberlândia (UFU), quanto ao pH e às concentrações de P, K, Ca, Mg, Al e matéria orgânica, de acordo com a metodologia preconizada pela EMBRAPA (2004).

Os dados climáticos de 2007 foram disponibilizados pelo Laboratório de Climatologia e Recursos Hídricos da Universidade Federal de Uberlândia.

3 RESULTADOS

3.1 Caracterização da área

As amostras de solo feitas na área de estudo a definiram como uma típica área de cerrado, pois se caracterizaram por baixos valores de nutrientes e baixa capacidade de retenção de cátions quando comparados com níveis ideais, embora apresente altos níveis de alumínio (tabela 1). Além disso, os dados climáticos mostraram que há uma divisão entre a estação seca e a estação chuvosa (figura 6). Nos meses de setembro a março a temperatura e a precipitação tiveram índices mais elevados, enquanto que nos meses de abril a agosto a temperatura se manteve alta com uma ligeira queda entre maio e julho e a precipitação apresentou quedas mais acentuadas no mesmo período (figura 6).

Tabela 1 – Análise química do solo de cerrado *sensu stricto* do CCPIU em Uberlândia-MG.

*Segundo o Boletim de recomendação CFSEMG (1999). t = capacidade de troca de cálcio (CTC efetiva); V = saturação por bases; m = saturação por Al; MO = matéria orgânica.

Análise Química	Níveis ideais*	Níveis amostrados
pH	5,5-6,5	5,1
P (mg/dm ³)	> 4,1	0,5
K (mg/dm ³)	> 80	14,0
Ca (cmol./dm ³)	2,4 - 4,0	0,1
Mg (cmol./dm ³)	0,9 - 1,5	0,1
Al (cmol./dm ³)	≤ 0,2	0,4
t (cmol./dm ³)	4,6 - 8,0	0,60
V (%)	60 - 80	7
m (%)	<20	63
MO (dag/kg)	2,1 - 4,5	1,5

3.2 A diversidade de plantas

Foram amostrados 1006 indivíduos de 82 espécies e 34 famílias distintas de plantas (tabela 2). As famílias com maior número de espécies foram Leguminosae, Myrtaceae e Malpighiaceae (figura 1). A espécie *Ouratea spectabilis* (137 indivíduos) foi a mais abundante na área de estudo, seguida por *Banisteriopsis malifolia* (122), *Machaerium acutifolium* (59) e *Tabebuia ochracea* (41). Houve um crescimento do número de espécies com o aumento do número de amostras, sendo que a curva se

aproxima de uma estabilização mostrando que os quadrantes amostrados cobriram a maior parte das espécies arbóreas da área (figura 2). A diversidade de espécies de plantas entre os quadrantes variou entre 2,67 e 3,66 (figura 3). A taxa anual de mortalidade no período do estudo foi de 4% ano⁻¹, sendo que no primeiro ano a porcentagem de indivíduos mortos foi de 2,38% e no segundo ano 1,42%.

3.3 Fenologia

A presença de botões, flores e frutos variou ao longo do tempo e entre as diferentes espécies de plantas (ANOVA para medidas repetidas, $F = 16,35$, 11df, $p < 0,0001$, figura 4, Apêndice A). Em geral, a presença de botões (ANOVA one way, $F = 41,55$, 11df, $p < 0,0001$) na comunidade plantas foi crescendo a partir do final da estação úmida, alcançando um pico em maio, seguido de uma queda nos meses mais secos (junho-agosto), voltando a crescer no início da estação chuvosa (setembro) e logo voltando a cair nos meses mais úmidos (novembro-dezembro) (figura 4). As flores (ANOVA one way, $F = 17,34$, 11df, $p < 0,0001$) também seguiram um padrão similar, diferindo apenas na continuidade de sua presença durante a estação úmida (setembro-dezembro, figura 4). A presença de frutos (ANOVA one way, $F = 9,51$, 11df, $p < 0,0001$) teve seu pico na estação úmida (dezembro-fevereiro), com um declínio no início da estação seca (março-abril), voltando a crescer nos demais meses (figura 4).

A porcentagem de folhas jovens presentes nas plantas variou significativamente ao longo do tempo (meses) em 2007 (ANOVA para medidas repetidas, $F = 19,55$, 36g, $p < 0,0001$) e 2008 (ANOVA para medidas repetidas, $F = 29,64$, 27gl, $p < 0,0001$) (Apêndice A, figura 5). No primeiro ano, a maior porcentagem de folhas jovens ocorreu em dois picos, um na estação seca (agosto) e outro na estação chuvosa (outubro) (figura 5). Em 2008, o pico de folhas jovens ocorreu somente na estação chuvosa (setembro-outubro) (figura 5).

A perda de área foliar foi diferente entre as porcentagens de folhas jovens presentes nas plantas tanto em 2007 (ANOVA para medidas repetidas, $F = 2,72$, 36gl, $p < 0,0001$) quanto em 2008 (ANOVA para medidas repetidas, $F = 5,28$, 27gl, $p < 0,0001$) (tabela 3, figura 5). Houve uma maior perda de área foliar em relação à presença de folhas jovens em três categorias (0-10%, 50-60% e 100-110%) no ano de 2007 (figura 5 A). No segundo ano, somente duas categorias (0-10% e 50-60%) tiveram essa maior perda de área foliar (figura 5B).

Tabela 2 – Espécies arbóreas (Arv), arbustivas (Arb) e de hábito indeterminado (Ind), com mais de 3cm de DAP, observadas em área amostral de cerrado *sensu stricto* no CCPIU, Uberlândia-MG.

Família/ Espécie	Hábito	Família/ Espécie	Hábito
Apocynaceae		Malpighiaceae (cont.)	
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	Arv	<i>Heteropterys escalloniifolia</i> A. Juss	Arb
<i>Hancornia speciosa</i> Gomez	Arv	<i>Heteropterys pteropetala</i> A. Juss	Arb
Araliaceae		<i>Heteropterys</i> sp.	Arb
<i>Didymopanax macrocarpum</i> (Cham. & Schlecht.) Seem	Arv	<i>Peixotoa tomentosa</i> A. Juss.	Arb
Bignoniaceae		Melastomataceae	
<i>Memora</i> cf. <i>campicola</i> Pilg.	Arb	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	Arb
<i>Tabebuia aurea</i> (Manso) Benth. & Hook. f. ex. S. Moore	Arv	Meliaceae	
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standley	Arv	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Arb
Bombacaceae		Moraceae	
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns	Arv	<i>Brosimum gaudichaudii</i> Tréc.	Arb
Burseraceae		Myrsinaceae	
<i>Protium ovatum</i> Engl.	Arb	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Arv
Caryocaraceae		Myrtaceae	
<i>Caryocar brasiliense</i> Camb.	Arv	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (H.B.K.) O. Berg	Arv
Celastraceae		<i>Campomanesia</i> sp.	Arv
<i>Austroplenckia populnea</i> (Reiss.) Lundell	Arv	<i>Eugenia calycina</i> Cambess.	Arb
Chrysobalanaceae		<i>Eugenia puniceifolia</i> (H. B. & K.) DC.	Arv
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth. & Hook. f.	Arv	<i>Eugenia</i> sp.	Arb
<i>Licania humilis</i> Cham. ex Schlecht.	Arv	<i>Myrcia variabilis</i> Mart. ex DC.	Arb
Compositae (Asteraceae)		<i>Myrcia rostrata</i> DC	Arb
<i>Eupatorium cinereo-viride</i> Sch. Bip. Ex Baker	Arb	<i>Myrcia uberavensis</i> O. Berg.	Arb
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Bak.	Arv	<i>Psidium</i> sp	Arv
<i>Vernonia polyanthes</i> Less.	Arb	Não identificadas	Ind
Connaraceae		Não identificadas	
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	Arv	Nyctaginaceae	
<i>Rourea induta</i> Planch.	Arb	<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schmidt) Lundell	Arv
Ebenaceae		<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	Arv
<i>Diospyros burcheli</i> DC.	Arv	<i>Guapira</i> sp.	Arv
<i>Diospyros hispida</i> A. DC.	Arv	<i>Neea theifera</i> Oerst.	Arv
Erythroxylaceae		Ochnaceae	
<i>Erythroxylum deciduum</i> A. St.-Hil.	Arb	<i>Ouratea hexasperma</i> (A. St. Hil.) Baill.	Arb
<i>Erythroxylum suberosum</i> A. St.-Hil.	Arb	<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Endl.	Arv
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	Arb	Opiliaceae	
Leguminosae		<i>Agonandra brasiliensis</i> Benth. & Hook. f.	Arv
<i>Acosmium subelegans</i> (Mohl.) Yakovlev	Arv	Proteaceae	
<i>Bauhinia holophylla</i> (Bong.) Steud.	Arb	<i>Roupala montana</i> Aubl.	Arv
<i>Bowdichia virgiloides</i> H. B. & K.	Arv	Rubiaceae	
<i>Camptosema coriaceum</i> (Nees & Mart.) Benth.	Arb	<i>Alibertia sessilis</i> (Vell.) K.Schum.	Arb
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Arv	<i>Alibertia</i> sp.	Arb
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	Arv	Rutaceae	
<i>Dalbergia nigra</i> Fr. Allem.	Arv	<i>Hortia brasiliiana</i> Vand.	Arb
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	Arv	Sapindaceae	
<i>Machaerium acutifolium</i> Mart. ex Benth.	Arv	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	Arv
<i>Machaerium opacum</i> Vog.	Arv	Sapotaceae	
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	Arv	<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	Arb
<i>Sclerolobium paniculatum</i> Vog.	Arv	Solanaceae	
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	Arv	<i>Solanum lycocarpum</i> A. St.-Hil.	Arb
Flacourtiaceae		Styracaceae	
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Arb	<i>Styrax ferrugineus</i> Ness & Mart.	Arv
Loganiaceae		Verbenaceae	
<i>Strychnos pseudoquina</i> A.St.-Hil.	Arv	<i>Aegiphila lhotskiana</i> Cham.	Arv
Lythraceae		Vochysiaceae	
<i>Lafoensia pacari</i> St.Hil.	Arv	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Arv
Malpighiaceae		<i>Qualea multiflora</i> Mart.	Arv
<i>Banisteriopsis malifolia</i> (Nees & Mart) B. Gates	Arb	<i>Qualea parviflora</i> Mart.	Arv
<i>Banisteriopsis laevifolia</i> (A. Juss) B. Gates	Arb	<i>Vochysia cinnamomea</i> Pohl	Arv
<i>Byrsonima coccolobilifolia</i> H. B. & K.	Arv	<i>Vochysia rufa</i> Mart.	Arv
<i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss.	Arb	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Arv
<i>Heteropterys</i> cf. <i>byrsonimifolia</i> A. Juss	Arb	Total = 34 famílias / 82 espécies	

3.4 Perda de área foliar

A perda de área foliar variou significativamente entre os anos e entre os meses (tabela 3, figura 6). Os meses secos (de abril a agosto) apresentaram a maior perda de área foliar (figura 6). De forma geral, houve diferença significativa da perda de área foliar entre as espécies e também foi significativa a interação entre as espécies os meses (tabela 3, Apêndice B e Apêndice C). Quanto às famílias, a perda de área foliar também variou e dependeu da interação entre as famílias e meses (tabela 3, Apêndice D e Apêndice E). Os fatores climáticos (temperatura e precipitação) também influenciaram a perda de área foliar que variou significativamente e também dependeu da interação entre estes fatores e os meses (tabela 3, figura 6). Especificamente, a perda de área foliar variou significativamente tanto em 2007 quanto em 2008 para todas as variáveis amostradas (tempo, clima, espécies e famílias) e dependeu também das interações dessas variáveis com os meses (tabela 3, Apêndice B, Apêndice C, Apêndice D e Apêndice E).

Em cada mês dos anos de 2007 (Apêndice F) e 2008 (Apêndice G), a perda de área foliar foi diferente para cada família de plantas. No primeiro ano, as famílias com maior perda de área foliar foram Solanaceae e Verbanaceae (janeiro), Lithraceae e Solanaceae (abril), Celasteraceae e Solanaceae (junho), Bignoniaceae e Verbenaceae (agosto), Celasteraceae e Malphighiaceae (outubro) e Opiliaceae e Solanaceae (dezembro). Em 2008, as famílias com maior perda de área foliar foram Opiliaceae e Moraceae (janeiro), Lithraceae e Malphighiaceae (fevereiro), Lithraceae e Verbanaceae (março), Celasteraceae e Lithraceae (maio), Celasteraceae e Verbenaceae (junho), Bignoniaceae e Ebenaceae (julho), Celasteraceae e Verbenaceae (agosto), Malphighiaceae e Verbenaceae (setembro), Araliaceae e Malphighiaceae (outubro), Connaraceae e Malphighiaceae (novembro) e Melastomataceae e Verbenaceae (dezembro).

Houve variação de perda de área foliar entre as seis espécies de plantas com maior número de indivíduos e presentes em mais de 50 % dos quadrantes com e sem formiga (figura 7). *Aspidosperma tomentosum*, *Byrsonima intermedia* e *Dimorphandra mollis* apresentaram perda de área foliar marcadamente sazonal, com maior perda de área foliar na estação seca e início da estação chuvosa (figura 7). A perda de área foliar tanto para *Ouratea hexasperma* quanto para *O. spectabilis* foi menor em setembro e novembro e o pico de perda em julho e agosto (figura 7). Contrariamente as demais espécies, *Qualea multiflora* apresentou grande perda de área foliar no final da estação seca com pico no início da estação chuvosa (figura 7).

Figura 1 - As 14 famílias com maior número de espécies amostradas no cerrado de Uberlândia-MG. Legenda: 1 - Leguminosae, 2 - Myrtaceae, 3 - Malpighiaceae, 4 - Vochysiaceae, 5 - Compositae, 6 - Erythroxylaceae, 7 - Nictaginaceae, 8 - Bigoniaceae, 9 - Apocynaceae, 10 - Chrysobalanaceae, 11 - Connaraceae, 12 - Ebenaceae, 13 - Ochnaceae, 14 - Rubiaceae.

Figura 2 – Curva de rarefação das espécies de plantas em área amostral de cerrado *sensu stricto* no CCPIU, Uberlândia-MG, mostrando o aumento do número de espécies com o aumento do número de quadrantes amostrados.

A perda de área foliar foi significativamente diferente entre as plantas com hábito arbóreo e arbustivo, sendo que em 2007 a perda foi maior para hábito arbóreo (ANOVA para medidas repetidas, $F = 4,683$,

7gl, $p < 0,0001$) e em 2008 para o hábito arbustivo (ANOVA para medidas repetidas, $F=48,7898$, 7gl, $p < 0,0001$) (figura 8). A perda de área foliar foi significativamente diferente entre os quadrantes amostrados em 2007 (ANOVA para medidas repetidas, $F= 1,25$, 100gl, $p < 0,04$) e em 2008 (ANOVA para medidas repetidas, $F= 4,26$, 100gl, $p < 0,0001$) (figura 9). Em 2007 o quadrante 14 foi a área com maior perda de área foliar, enquanto os quadrantes oito e 12 apresentaram as menores porcentagens. Novamente, no ano seguinte, o quadrante 14 apresentou maior porcentagem de área foliar perdida juntamente com o quadrante 15 e as menores porcentagens foram amostradas nos quadrantes seis e nove (figura 9). Nessas áreas onde a porcentagem de perda de área foliar foi menor, havia maior quantidade de serrapilheira e sombreamento quando comparadas com as demais (figura 9).

3.5 As formigas do gênero *Ectatomma*

A presença de formigas do gênero *Ectatomma* foi diferente nos quadrantes amostrados (ANOVA para medidas repetidas, $F= 103,31$, 1gl, $p < 0,0001$), sendo o quadrante quatro com maior abundância e os quadrantes 12, 13 e 15 com nenhum ninho (figura 10). A presença dos ninhos nas áreas também diferiu entre os anos; em 2007 os quadrantes um e 10 foram os mais abundantes quanto a presença de ninhos (ANOVA para medidas repetidas, $F= 461,70$, 1gl, $p < 0,0001$) e em 2008 (ANOVA para medidas repetidas, $F= 77,75$, 1gl, $p < 0,0001$) foram os quadrantes quatro e oito (figura 11). Em áreas com a presença de *Ectatomma* a perda de área foliar foi menor (Mann-Whitney, $U=30699358$, $Z= -5,0328$, $p < 0,0001$) nos dois anos do estudo (figura 12). Nos quadrantes com formigas a perda de área foliar variou na maioria dos quadrantes entre 22-28%, enquanto nas áreas sem formigas variou entre 26-28% (figura 13). Em cada família e espécie houve variação quanto à presença de formigas e a perda de área foliar (Apêndice H e Apêndice I). As famílias, nas quais a perda de área foliar foi menor com a presença de formigas foram; Asteraceae, Bignoniaceae, Burseraceae, Ebenaceae, Erythroxylaceae, Maphighiaceae, Meliaceae, Myrtaceae, Nyctaginaceae, Ochnaceae, Proteaceae, Sapindaceae (Apêndice H). As espécies *Vernonia polyanthes*, *Tabebuia ochracea*, *Diospyros hispida*, *Erythroxylum suberosum*, *Acosmium subelegans*, *Dalbergia nigra*, *Machaerium acutifolium*, *Machaerium opacum*, *Banisteriopsis malifolia*, *Byrsonima intermedia*, *Heteropterys escalloniifolia*, *Cabrlea canjerana*, *Eugenia calycina*, *Myrcia variabilis*, *Guapira noxia*, *Ouratea hexasperma*, *Ouratea spectabilis*, *Protium ovatum*, *Roupala montana*, *Matayba guianensis*, *Qualea parviflora* e *Vochysia rufa* apresentaram níveis menores de perda de área foliar com a presença de formigas (Apêndice I).

3.6 Nectários extraflorais

Houve diferença significativa na perda de área foliar em plantas com e sem a presença de nectários extraflorais tanto em 2007 como em 2008 (Mann-Whitney, $U=31770285$, $Z= -5,23894$, $p< 0001$) (figura 14). Em plantas com NEFs e em áreas com presença de formigas do gênero *Ectatomma* a perda de área foliar foi menor (Mann-Whitney, $U=7933052$, $Z= 6,489592$, $p< 0001$) do que nas áreas sem presença de formigas (figura 15). Além disso, tem diferença entre ter ou não NEFs e ter a presença de formigas, pois a perda de área foliar variou quanto a essas variáveis ao longo do tempo tanto em 2007 (ANOVA para medidas repetidas, $F=1,62$, 100gl, $p < 0,0001$) quanto em 2008 (ANOVA para medidas repetidas, $F=1,60$, 101gl, $p< 0,0001$) (figura 15).

Figura 3 - Índice de Shannon-Weaver e equitabilidade para a comunidade de plantas de uma área de cerrado *sensu stricto* do CCPIU, Uberlândia-MG.

Figura 4 – Presença (média ± 0,95 intervalo de confiança) de botões (□), flores (●) e frutos (●) das espécies de plantas amostradas em área de cerrado *sensu stricto*, nos anos de 2007 e 2008, no município de Uberlândia-MG. *** indica diferença significativa ($p < 0,0001$) entre os meses (ANOVA para medidas repetidas).

Figura 5 – Porcentagem de folhas jovens ($X \pm 1$ erro padrão) ao longo do tempo (meses) e sua relação com a perda de área foliar em plantas amostradas em área de cerrado no ano de 2007 (A) e 2008 (B). *** indica diferença significativa ($p < 0.0001$) entre as porcentagens de folha jovem (ANOVA para medidas repetidas).

Tabela 3 – Análise da perda de área foliar (PAF) quanto aos meses (tempo), famílias, espécies e fatores climáticos (temperatura e precipitação). GL = graus de liberdade, F = ANOVA, $p < 0,05$ = diferença significativa.

Variável	Ano	Tipo	GL	F	p
PAF + Ano	2007/2008	One-way	1	187,09	< 0,0001
PAF + Mês	2007/2008	One-way	11	387,11	< 0,0001
PAF + Espécies	2007/2008	Medidas repetidas	11	240,42	< 0,0001
Interação Meses + Espécies	2007/2008	Medidas repetidas	11	172,21	< 0,0001
PAF + Famílias	2007/2008	Medidas repetidas	11	361,68	< 0,0001
Interação Meses + Famílias	2007/2008	Medidas repetidas	11	299,09	< 0,0001
PAF + Precipitação	2007/2008	Medidas repetidas	14	353,54	< 0,0001
Interação Meses + Precipitação	2007/2008	Medidas repetidas	14	363,40	< 0,0001
PAF + Temperatura	2007/2008	Medidas repetidas	4	389,97	< 0,0001
Interação Meses + Temperatura	2007/2008	Medidas repetidas	4	368,82	< 0,0001
PAF + Mês	2007	One-way	9	82,90	< 0,0001
PAF + Espécies	2007	Medidas repetidas	5	99,95	< 0,0001
Interação Meses + Espécies	2007	Medidas repetidas	5	74,13	< 0,0001
PAF + Famílias	2007	Medidas repetidas	5	143,70	< 0,0001
Interação Meses + Famílias	2007	Medidas repetidas	5	122,10	< 0,0001
PAF + Precipitação	2007	Medidas repetidas	5	35517,1	< 0,0001
Interação Meses + Precipitação	2007	Medidas repetidas	5	43303,3	< 0,0001
PAF + Temperatura	2007	Medidas repetidas	5	120,03	< 0,0001
Interação Meses + Temperatura	2007	Medidas repetidas	5	177,00	< 0,0001
PAF + Mês	2008	One-way	10	408,76	< 0,0001
PAF + Espécies	2008	Medidas repetidas	10	249,17	< 0,0001
Interação Meses + Espécies	2008	Medidas repetidas	10	178,39	< 0,0001
PAF + Famílias	2008	Medidas repetidas	10	401,96	< 0,0001
Interação Meses + Famílias	2008	Medidas repetidas	10	326,21	< 0,0001
PAF + Precipitação	2008	Medidas repetidas	9	457,66	< 0,0001
Interação Meses + Precipitação	2008	Medidas repetidas	9	490,90	< 0,0001
PAF + Temperatura	2008	Medidas repetidas	2	340,60	< 0,0001
Interação Meses + Temperatura	2008	Medidas repetidas	2	530,24	< 0,0001

Figura 6 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) ao longo do tempo (A, B) e dados climáticos (C, D) de temperatura (°C) e precipitação (mm) durante os meses de 2007 (esquerda) e 2008 (direita) em uma reserva de cerrado. As barras indicam a média mensal ($X \pm 1$ erro padrão) do total de perda foliar observada para o somatório das 84 espécies de plantas analisadas. *** indica diferença significativa ($p < 0.0001$) entre os meses (ANOVA para medidas repetidas). Os anos de 2007 e 2008 também diferem entre si ($p < 0.0001$; ANOVA one way).

Figura 7 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) em plantas arbóreas com alta abundância ($N \geq 19$) e presentes em mais de 50% dos quadrantes amostrados em área de cerrado. *** indica diferença significativa ($p < 0,0001$) entre os meses (ANOVA para medidas repetidas).

Figura 8 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) de acordo com o tipo de hábito (arbóreo ou arbustivo) de uma comunidade de plantas de cerrado *sensu stricto* em 2007 e 2008. *** indica diferença significativa ($p < 0.0001$) (ANOVA para medidas repetidas).

Figura 9 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) de acordo com a área (15 quadrantes de 10 x 10 m) de uma comunidade de plantas de cerrado *sensu stricto* em 2007 e 2008. *** indica diferença significativa ($p < 0.0001$) (ANOVA para medidas repetidas).

Figura 10 – Abundância de ninhos de formigas do gênero *Ectatomma* presentes nos quadrantes amostrados em área de cerrado. ***indica diferença significativa ($p < 0.0001$) entre as áreas (ANOVA para medidas repetidas).

Figura 11 – Abundância de ninhos de formigas do gênero *Ectatomma* presentes nos quadrantes amostrados em área de cerrado nos anos de 2007 e 2008. ***indica diferença significativa ($p < 0.0001$) entre as áreas (ANOVA para medidas repetidas).

Figura 12 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) em áreas com e sem formigas do gênero *Ectatomma* amostradas em cerrado nos anos de 2007 (A) e 2008 (B). *** indica diferença significativa ($p < 0.0001$) entre as áreas (Mann-Whitney U teste).

Figura 13 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) em áreas com (A) e sem (B) a presença de ninhos de formigas do gênero *Ectatomma* em área de cerrado. ***indica diferença significativa ($p < 0.0001$) (ANOVA para medidas repetidas).

Figura 14 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) em plantas com e sem a presença de nectários extraflorais (NEFs) nos quadrantes amostrados em área de cerrado. *** indica diferença significativa ($p < 0.0001$) entre as áreas (Mann-Whitney U teste).

Figura 15 – Perda de área foliar ($X \pm 1$ erro padrão) em plantas com e sem a presença de nectários extraflorais (NEFs) e com e sem formigas do gênero *Ectatomma* amostradas em área de cerrado nos anos de 2007 e 2008 respectivamente. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0.0001$) entre as áreas (Mann-Whitney U teste).

4 DISCUSSÃO

4.1 Caracterização da área

Assim como a diversidade de espécies de plantas caracteriza os diversos biomas, o solo é um dos fatores que determina a presença destas espécies nestes ambientes (HARIDASAN, 2000; MOTTA et al., 2002; HENRIQUES, 2005; REATTO; MARTINS, 2005). Os estudos feitos sobre solo de cerrado, bem como o apresentado neste estudo, em geral revelam baixos níveis de nutrientes e matéria orgânica, altos índices de alumínio, caracterizando-o como um solo pobre, ácido e bem drenado (e.g. FURLEY; RATTER, 1988; VILELA; HARISADAN, 1994; COSTA; ARAÚJO, 2001; RUGGIERO et al., 2002; LILIENFEIN et al., 2003). Assim, a principal fonte de nutrientes na comunidade de cerrado encontra-se principalmente nos troncos, gramíneas e partes subterrâneas das espécies de plantas (VILELA; HARISADAN, 1994; HARISADAN, 2000). Portanto, a comunidade de plantas do presente estudo, no que se refere à qualidade de solo, pode ser considerada uma amostra representativa de cerrado *sensu stricto*.

4.2 A diversidade de plantas

4.2.1 Diversidade e riqueza de famílias e espécies

Diversos levantamentos de espécies arbóreas e arbustivas vêm sendo feitos no cerrado com o intuito de determinar parâmetros fitossociológicos, comparar fitofisionomias e correlacionar fatores abióticos (COSTA; ARAÚJO, 2001; APPOLINÁRIO; SCHIAVINI, 2002; LILIENFEIN et al., 2003; BRIDGEWATTER et al., 2004; RESENDE et al., 2004). Quanto à riqueza de espécies, a comunidade de plantas amostrada no presente estudo mostra-se semelhante a estes estudos. Essa semelhança acontece porque algumas espécies dominam a paisagem do bioma cerrado, ou seja, elas possuem uma distribuição mais ampla e sempre aparecem nas listas das mais frequentes. Das 121 espécies que dominam o cerrado, de acordo com BRIDGEWATTER et al. (2004), aproximadamente 50 (de 82 espécies) estão presentes na área estudada. Essa dominância provavelmente pode ser o reflexo da especialização de hábitat por parte das espécies de plantas como um resultado da interação entre as características do solo e a pressão de herbívoros presentes no local (FINE et al., 2004). Assim sendo, também neste aspecto fica claro que a área estudada pode ser considerada uma amostra representativa de cerrado *sensu stricto*.

4.2.2 Mortalidade

No cerrado, a taxa de mortalidade de espécies é um indicador da dinâmica das comunidades de plantas frente a diversos fatores abióticos (tais como água, nutrientes, fogo) e bióticos (polinizadores, predadores e dispersores) (e.g. HENRIQUES; HAY, 2002). Diversos estudos têm investigado esse parâmetro ao longo do tempo. Para GOMES et al. (2003) a taxa de mortalidade de 1,67% ano⁻¹ para todas as árvores de uma floresta montana secundária com DAP ≥ 10 cm foi alta para ser atribuída somente a flutuações aleatórias. Dessa forma, eles discutem três hipóteses para essa mortalidade: a) uma recuperação da área anterior ao estabelecimento dos plots, b) poluição atmosférica causada por uma siderúrgica e c) mudanças climáticas ao longo do século. Em outro estudo sobre fragmentos de cerrado, foi observada uma taxa de mortalidade entre 2,33-4,88%, evidenciando uma comunidade altamente dinâmica (AQUINO et al., 2007). No estudo de HENRIQUE e HAY (2002) em uma reserva ecológica de cerrado, foi encontrada uma taxa anual de mortalidade de 1,34% ano⁻¹, o que em conjunto com outros fatores evidencia a característica dinâmica do cerrado *sensu stricto*. A alta taxa de mortalidade observada no presente estudo (4% ano⁻¹) foi comparável ao observado em alguns desses estudos, o que provavelmente pode ser devido a uma série de fatores, tais como a) uma resposta da comunidade às variações climáticas, b) interferência antrópica proveniente de locais vizinhos à reserva, c) perda de componentes do ecossistema (tais como grandes vertebrados), d) um desequilíbrio das interações multitróficas provocado por um conjunto desses fatores ou, e) até mesmo à característica dinâmica desta fitofisionomia. Diante de tais fatores, algumas plantas se tornam predispostas a morrer devido ao estresse que as impedem de adquirir ou alocar recursos suficientes para curar ferimentos ou sustentar a vida (WARING, 1987).

4.3 Fenologia

Nos ambientes tropicais as estações estão sujeitas às diferenças no regime de chuvas, radiação e temperatura, com os eventos da história de vida das espécies ocorrendo em resposta à disponibilidade de água, luz e nutrientes (WRIGTH, 1996; FENNER, 1998). Por conta dessa variação nas condições ambientais, a fenologia da comunidade de plantas pode ser estudada separadamente, pois cada fase (tais como floração, frutificação, dispersão de sementes) acontece em seu próprio calendário e, em cada nível, as restrições e forças seletivas que influenciam o momento de cada fase são diferentes (SARMIENTO et al., 1985; FENNER, 1998). Devido a essas variações ambientais, a perda de folhas em diversas espécies de plantas é uma forma de evitar a perda de água e minimizar os custos de manutenção dessas estruturas em períodos desfavoráveis (KARBAN, 2007). As pressões podem variar de restrições abióticas (ex: temperatura sazonal desfavorável ou chuvas esporádicas) à pressões bióticas tais como a presença de

predadores, polinizadores e dispersores (WRIGHT, 1996; FEENER, 1998). Os padrões fenológicos observados no presente estudo parecem sugerir que a comunidade de cerrado responde às estas pressões seletivas bióticas e abióticas de um ambiente marcadamente sazonal, como o cerrado.

4.3.1 Folhas jovens

A produção de folhas está ligada a algumas características climáticas, tais como precipitação, irradiação, temperatura e fotoperíodo (FENNER, 1998). Em ambientes onde a água não é um fator limitante, a irradiação desempenha um papel importante (FENNER, 1998). Plantas tropicais que produzem novos órgãos quando a irradiação é máxima conseguem maior assimilação antes que a herbivoria e a senescência reduzam a área foliar e consequentemente seu potencial fotossintético, além de poder transferir os assimilados diretamente para estes órgãos ao invés de armazená-los para transferir depois (WRIGHT, 1994). Em uma área de cerrado *sensu stricto*, a dinâmica de produção de folhas não foi restringida à disponibilidade de água, mas parece estar relacionada a fatores endógenos, como longevidade foliar e balanço hídrico interno; e exógenos, como demanda evaporativa e irradiação (LENZA; KLINK, 2006). Dentre os fatores bióticos, a herbivoria desempenha um papel importante na fenologia das folhas (VAN ASCH; VISSER, 2007). O enrijecimento da folha ocorre somente alguns dias após a total expansão da folha e até esse momento a folha está mais vulnerável ao ataque de inimigos naturais (MARQUIS et al., 2001; KURSAR; COLEY, 2003). Vários estudos têm demonstrado que as plantas tentam escapar do ataque massivo de herbívoros brotando em épocas de menor abundância de insetos (CATES, 1980; AIDE, 1992; MURALI; SUKUMAR, 1993; COLEY; BARONE, 1996). Assim, pela dinâmica de produção de folhas jovens observada sugere-se que a comunidade de plantas do presente estudo esteja sofrendo a influência de fatores climáticos para maximizar sua assimilação e produção de novos órgãos e minimizar o ataque de inimigos naturais.

4.4 Perda de área foliar

4.4.1 Clima

As condições climáticas desempenham um papel importante sobre a perda de área foliar, visto que influenciam as interações entre herbívoros e plantas (CRAWLEY, 1989; AYRES, 1993; FENNER, 1998; RIVERA et al., 2002; CLELAND et al., 2007). Não somente as plantas respondem às variações climáticas, também os insetos utilizam esses fatores abióticos como parâmetro para realizar diversas funções (tais como alimentação, reprodução e diapausa) dentro do ecossistema (TAUBER; TAUBER, 1976; WOLDA, 1978, 1988, 1992). Além disso, alguns insetos se especializam ou tentam sincronizar

suas atividades de acordo com a fenologia das plantas alvo (CRAWLEY, 1989; COLEY; BARONE, 1996; BASSET, 1999; NOVOTNY; BASSET, 2005; MOPPER, 2005; VAN ASCH; VISSER, 2007). Alguns estudos têm mostrado que a perda de área foliar ocorre principalmente nos meses mais secos quentes do ano até o início da estação chuvosa, devido a maior abundância de insetos neste período e investimento na produção de novas folhas (WRIGHT; CORNEJO, 1990; MURALI; SUKUMAR, 1993; MARQUIS et al., 2001; HOFFMANN et al., 2005; LENZA; KLINK, 2006). Os dados obtidos no presente estudo corroboram as expectativas nos padrões de perda de área foliar apontados pelos estudos anteriormente discutidos neste parágrafo, principalmente no que se refere aos efeitos do clima sobre a comunidade de plantas e herbívoros.

4.4.2 Famílias e espécies

De acordo com POLIS (1999), água, disponibilidade de nutrientes, fatores que detêm os herbívoros (tais como defesas das plantas e heterogeneidade ambiental) e o consumo pelos herbívoros parecem os principais determinantes universais da produção e distribuição da biomassa das plantas. Entretanto, a intensidade com que cada um desses fatores atua sobre as plantas varia conforme a presença de cada um nos mais diversos ambientes. Como exemplo, daremos destaque à perda de área foliar observada nas principais espécies do presente estudo de acordo com sua presença e abundância na área: *Aspidosperma tomentosum* (Apocynaceae), *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae), *Dimorphandra mollis* (Leguminosae), *Ouratea hexasperma* e *O. spectabilis* (Ochnaceae) e *Qualea multiflora* (Vochysiaceae).

As espécies da família Apocynaceae são decíduas (GOLDSTEIN et al., 2008), tipicamente laticíferas e produzem vários alcalóides e cardenólides (SENNBLAD; BREMER, 2002), além disso, acredita-se que os coléteres - estruturas secretoras usualmente encontradas em várias partes da planta - estejam envolvidos na proteção contra herbivoria (SIMÕES; KINOSHITA, 2002). As folhas jovens de *A. tomentosum* do cerrado, por exemplo, demoram 39 dias para sua total expansão, são menos rígidas, possuem mais taninos e porcentagem de água do que as folhas maduras; além disso, a espécie possui pubescência em ambas as faces da lâmina foliar e compostos secundários (alcalóides e latex) (MARQUIS et al., 2001). Provavelmente, a menor perda de área foliar, observada no presente estudo, no início da estação chuvosa (setembro-outubro) reflita a contribuição dessas características fenológicas, físicas e químicas das espécies dessa família.

A maioria das espécies da família Malpighiaceae ocorre em diversos tipos de ambientes tropicais e possui uma grande variedade de frutos, pólen e número de cromossomos (ANDERSON, 1979, 1990; DAVIS et al., 2001). Os elaióforos, glândulas secretoras de óleo que ficam na base das sépalas, juntamente com outras características florais atraem principalmente abelhas (ANDERSON, 1979, 1990;

TEIXEIRA; MACHADO, 2000). Entretanto, tais características atraem não somente as abelhas, mas inimigos naturais e seus predadores. No cerrado, uma grande diversidade de lagartas de lepidópteros tem sido observada se alimentando e/ou utilizando as folhas de *Byrsonima* como refúgio durante seu desenvolvimento (ANDRADE et al., 1999; MORAIS et al., 1999). Características da folha (como por exemplo, a pubescência) afetam a colonização desses herbívoros e consequentemente são responsáveis pelas diferenças na comunidade de lepidópteros associados à *Byrsonima* (ANDRADE et al., 1999). Além disso, a frequência de plantas com a presença de lagartas aumenta durante a estação seca (MARQUIS et al., 2001). Dessa forma, a maior perda de área foliar observada no presente estudo, durante a estação seca, em *Byrsonima intermedia*, provavelmente ocorre devido a uma combinação de fatores ligados a variações climáticas do cerrado, a presença de inimigos naturais (tais como lagartas) e sua fenologia.

Numerosas espécies (mais de 18 mil) distribuídas amplamente em diversos habitats tropicais e temperados compõe a família Leguminosae (WOJCIECHOWSKI, 2003). Ao longo do tempo, vários estudos têm sido propostos na tentativa de agrupar as espécies não somente de acordo com caracteres morfológicos, mas também em relação a dados moleculares e filogenéticos (DOYLE et al., 2000, WOJCIECHOWSKI, 2003). As formigas são importantes dispersores de sementes e defensores bióticos de espécies dessa família, visto que essa relação é favorecida, em muitos casos, por características atrativas das espécies, tais como nectários extraflorais e estruturas de nidificação (MACKEY, 1989). Além disso, defesas químicas podem ser utilizadas para evitar o ataque de inimigos naturais (BATISTA-PEREIRA et al., 2002). No cerrado, foi documentado que *Dimorphandra mollis* apresenta toxicidade para abelhas da espécie *Apis mellifera*, visto que houve uma redução na sobrevivência média das operárias (CINTRA et al., 2002). Provavelmente a maior perda de área foliar observada no presente estudo, durante a estação seca, em *Dimorphandra mollis*, ocorre devido a uma combinação de fatores ligados a variações climáticas do cerrado, interações multitróficas e sua fenologia.

A família Ochnaceae está amplamente distribuída nos trópicos e subtrópicos, sendo que o gênero *Ouratea* compreende aproximadamente 120 espécies (ITURRALDE, 2006; SALVADOR et al., 2006). Esse gênero é bem adaptado a ambientes sazonais e propensos ao fogo, como o cerrado, visto que *Ouratea hexasperma* e *O. spectabilis* sempre aparecem nos levantamentos fitossociológicos e geralmente possuem grande abundância (GOMES et al., 2003; BRIDGEWATTER et al., 2004; BUSTAMANTE et al., 2004; AMORIM E BATALHA, 2007). Neste gênero, a presença de nectários extraflorais atrai grande variedade de animais principalmente formigas que passam a defender a planta como recompensa por este recurso (OLIVEIRA; LEITÃO-FILHO, 1987; KOPTUR, 1992). Provavelmente a maior perda de área foliar observada no presente estudo, durante a estação seca, em *Ouratea hexasperma* e *O. spectabilis*, ocorre devido a uma combinação de fatores ligados a variações climáticas do cerrado, a fenologia dessas espécies e as interações multitróficas.

A família Vochysiaceae constitui-se de duas tribos separadas de acordo com a estrutura do ovário (trilocular superior ou unilocular inferior); além disso, possui em torno de oito gêneros e está praticamente – exceção a um pequeno gênero africano, *Erismadelphus* – restrita aos ambientes do Novo Mundo (LITT; STEVENSON, 2003). A estrutura característica das flores dessa família atrai diversos tipos de animais, em geral as abelhas, seus principais polinizadores (LITT; STEVENSON, 2003; RODRÍGUEZ; SANOJA, 2004). Outra característica positiva para as espécies é a presença de nectários (OLIVEIRA, 1997; MADUREIRA; SOBRINHO, 2002; DEL-CLARO, 2004). Um exemplo disso ocorre em vegetação de cerrado, onde a visita de formigas aos nectários extraflorais de *Qualea multiflora* resulta em maior proteção quando comparados às plantas sem essa associação (DEL-CLARO et al., 1996). A manipulação do fotoperíodo para um grupo de espécies tropicais, dentre elas *Qualea multiflora*, evidencia a importância das variações ambientais sobre as espécies de plantas, visto que elas alteraram seu padrão fenológico após este distúrbio (RIVERA et al., 2002). Provavelmente a maior perda de área foliar observada no presente estudo, durante a estação seca, em *Qualea multiflora*, ocorre devido a uma combinação de fatores ligados a variações climáticas do cerrado, as interações multitróficas e sua fenologia.

4.4.3 Porte

Os diferentes estratos de uma vegetação estão sujeitos à atuação de diferentes níveis de forças seletivas, ou seja, o porte do indivíduo é uma característica importante na vida da planta (DURIGAN et al., 2002; CORNELISSEN et al., 2008). Em uma floresta chuvosa, a abundância de artrópodes foi maior no estrato superior (dossel), entretanto o dano foliar foi maior no estrato inferior (sub-bosque) (BASSET et al., 1992). Na floresta amazônica, onde o solo é pobre em nutrientes, não houve diferença significativa no nível de herbivoria entre árvores do dossel e arvoretas do sub-bosque e também entre plantas de mata secundária e de mata primária (VASCONCELOS, 1999). Apesar do solo de cerrado também ser pobre em nutrientes, a diferença encontrada na perda de área foliar entre os arbustos e as árvores no presente estudo provavelmente seja devida ao ambiente dinâmico do cerrado que disponibiliza novos órgãos e/ou novos indivíduos com maior frequência do que em outros biomas. Este dinamismo é provocado principalmente por queimadas frequentes (MISTRY, 1998; HOFFMANN, 1999; FIEDLER et al., 2004) e clima marcadamente sazonal (HENRIQUES, 2005; LIMA; SILVA, 2005).

4.4.4 Área

No ecossistema, a perda de área foliar varia de planta para planta não somente por suas características intrínsecas, ou às suas associações multitróficas, mas também pelo rol de plantas vizinhas

presentes no local (ex: MARQUIS, 1984; HULMES, 1996). Características da planta vizinha como palatabilidade, defesas físicas e químicas, nectários, abundância entre outras, podem ser decisivas para a atração ou repelência de inimigos naturais (HUNTER; AARSSSEN, 1988; BRUIN et al., 1995; HEIL; BUENO, 2007). Em um experimento com marsupiais, a qualidade relativa, abundância e altura da vegetação vizinha influenciaram a pastagem sobre a planta focal (MILLER et al., 2007). Diferenças no comportamento de forrageamento de herbívoros foram evidenciadas em plântulas palatáveis (arbusto) e impalatáveis (arbusto espinhoso). Plântulas que cresceram sob arbustos impalatáveis sofreram menos com os herbívoros (BARAZA et al., 2006). Além disso, XIONG e NILSSON (1999) analisaram diversos estudos e constataram que, em geral, a presença de serrapilheira tem um efeito negativo sobre a vegetação variando em intensidade de acordo com algumas variáveis, tais como metodologia, latitude, habitat, tipo e quantidade de serrapilheira e as espécies alvo. Consequentemente, o estabelecimento de plântulas, diversidade de plantas, competição por recursos, enfim, a estrutura da comunidade de plantas pode ser afetada pela presença desse material no ambiente (ex: FACELLI J.; FACELLI E., 1993; FACELLI, 1994). Dessa forma, é provável que a área tenha exercido influência sobre os padrões de perda de área foliar entre as espécies do presente estudo, visto que as algumas espécies de plantas são mais vulneráveis do que outras ao ataque de inimigos naturais dependendo das características do ambiente em que se encontram.

4.5 As formigas do gênero *Ectatomma*

Os resultados do presente estudo são os primeiros a mostrar que um único gênero de formigas carnívoras e dominantes na vegetação pode ter um impacto significativo na redução da perda de área foliar de modo amplo e significativo. De um modo geral, a presença de formigas sobre a vegetação traz mais benefícios que malefícios às plantas, visto que muitas delas são predadoras ou mutualistas (AGRAWAL, 1998; DYER, 2002; MADUREIRA; SOBRINHO, 2002). Entretanto, alguns estudos documentam efeitos negativos das formigas sobre as plantas (e.g. RAO et al., 2001; OLIVEIRA et al., 2002). No cerrado, as formigas apresentam alta diversidade e são importantes agentes na defesa das plantas, principalmente naquelas que possuem nectários (MARQUES; DEL-CLARO, 2006; ANDRADE et al., 2007; FERNANDES et al., 2005). Não somente no cerrado, mas em outros biomas, várias guildas de formigas podem ser reconhecidas devido a alta riqueza de espécies e funções que elas desempenham no ambiente (SILVESTRE; SILVA, 2001). Particularmente, as formigas do gênero *Ectatomma* apresentam diversidade de comportamentos, tais como alimentação em nectários extraflorais (APPLE; FEENER, 2001; SANTOS; DEL-CLARO, 2001) e em homópteros (DEL-CLARO; OLIVEIRA, 1996), associações com outras formigas (WHEELER, 1986) e predação de artrópodes (SCHATZ; WCISLO, 1999, PIE, 2004). Esta diversidade de comportamentos provavelmente é o reflexo da habilidade cognitiva

destas formigas diante da complexidade de situações dos ambientes tropicais (JAFFÉ et al., 1990; SCHATZ et al., 1995; FRANZ; WCISLO, 2003). Alguns estudos mostram que as operárias de *Ectatomma tuberculatum* forrageiam durante a noite, sendo que sua atividade noturna se inicia com uma saída em massa ao anoitecer (MCCLUSKEY, 1987; WHEELER, 1986). As operárias do presente estudo apresentaram forrageamento e atividade durante o dia, além disso, ainda não se tem registro de atividade noturna dessa espécie na área estuda conforme o observado por aqueles estudos. Para o arbusto de sub-boque *Psychotria limonensis*, as espécies *E. ruidum* e *E. tuberculatum* tiveram um efeito positivo, pois o patrulhamento nas folhas, flores e frutos estimula o movimento do polinizador na planta, consequentemente favorecendo a transferência de pólen além de afugentar potenciais herbívoros durante a maturação do fruto (ALTSHULER, 1999). Algumas espécies chegam a enganar seus polinizadores não lhes oferecendo néctar floral, mas possuem nectários extraflorais para atrair formigas que as protegerão sem interferir na polinização; isto evidencia que a proteção que as formigas oferecem às plantas é significativa (ALMEIDA; FIGUEIREDO, 2003). Poucos estudos mostram que as formigas podem atuar como polinizadoras, mesmo que seja casualmente. Entretanto, foi observado que formigas do gênero *Ectatomma* têm esse potencial, visto que elas podem carregar pólen e eventualmente polinizar espécies de coco primariamente anemófila (CONCEIÇÃO et al., 2004). Formigas predadoras têm potencial para serem usadas no controle biológico, sendo que alguns estudos mostram que formigas do gênero *Ectatomma* fazem parte desse grupo (JAFFÉ et al., 1990; ROSSI; FOWLER, 2004). Dessa forma, sugere-se que o impacto positivo do gênero *Ectatomma* sobre a vegetação se deva à sua característica predadora e ao mesmo tempo a sua defesa por recursos-chave no ambiente (tais como NEFs). Além disso, reforça a importância da presença desse grupo para o cerrado, visto que as formigas do gênero *Ectatomma* desempenham um papel importante na dinâmica da cadeia trófica, devido a sua atuação direta na regulação populacional de herbívoros e favorecendo direta e indiretamente o sucesso reprodutivo da comunidade de plantas (POLIS; STRONG, 1996; DEL-CLARO, 2004; DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2009).

4.6 Nectários extraflorais

A presença de nectários extraflorais (NEFs) em 93 famílias de plantas (mesmo naquelas sem nectários florais) evidencia a importância dessa estrutura nas interações multitróficas dentro da comunidade (KOPTUR 1992). No cerrado 7-31% das espécies de plantas possuem nectários extraflorais sendo visitada por diversos tipos de animais, principalmente artrópodes (OLIVEIRA; LEITÃO-FILHO, 1987; OLIVEIRA; BRANDÃO, 1991; OLIVEIRA; OLIVEIRA-FILHO, 1991; KOPTUR, 1992). A competição por este recurso traz efeitos positivos e negativos para as plantas, dependendo de quais animais conseguem ter acesso a ele (e.g. ENGEL et al., 2001; RUDGERS; GARDENER, 2004;

PHILPOT, 2005). A presença de pilhadores de NEFs (tais como dípteros) em uma planta mirmecófila, podem causar custos ecológicos em termos de redução da presença de formigas que consomem o nectar dessas estruturas e defendem as plantas (HEIL et al., 2004). Apesar de as formigas serem importantes agentes na interação com plantas portadoras de nectários, a presença de outros artrópodes também exerce sua influência (KOPTUR, 1992). Em *Turnera ulmifolia*, um arbusto de duna, a presença de vespas e formigas visitando NEFs tiveram um efeito positivo diante da lagarta *Euptoieta hegesia*, seu principal herbívoro (CUAUTLE; RICO-GRAY, 2003). A presença de nectários extraflorais nas espécies do presente estudo também teve efeito positivo e negativo, devido a estas associações multitróficas que regulam as populações dentro da comunidade. Entretanto, é preciso ressaltar que os efeitos positivos dos nectários extraflorais nas espécies estudadas foram maiores na presença da associação com as formigas do gênero *Ectatomma*. Isto ocorre devido às características dessas formigas, que, atraídas por esse recurso, passam a protegê-lo ativamente aproveitando-se do seu grande porte em relação a outras espécies de formigas e seu hábito predador (SILVESTRE; SILVA, 2001). Portanto, a presença de formigas no ambiente (neste caso, do gênero *Ectatomma*) confere vantagem adicional e significativa para espécies portadoras de nectários extraflorais (DEL-CLARO et al., 1996; DEL-CLARO, 2004).

5 CONCLUSÃO

De maneira geral, a perda de área foliar da comunidade de plantas de cerrado varia sazonalmente e ocorre com maior intensidade na estação seca e é influenciada tanto pela presença de herbívoros quanto de seus inimigos naturais. Fatores abióticos como temperatura e precipitação influenciam a fenologia das espécies de plantas, que buscam o melhor momento para maximizar seu desenvolvimento e evitar que inimigos naturais acarretem perdas significativas para sua sobrevivência e sucesso reprodutivo. As características de cada espécie promovem diferenças na perda de área foliar, devido às defesas e/ou associações mutualísticas que possuem. A presença de nectários extraflorais associados às formigas desempenha um papel significativo para as plantas. Por conta disso, dentre os fatores bióticos, a presença de ninhos de formigas do gênero *Ectatomma*, gênero predominante de formigas nidificadoras de solo na área de estudo, tiveram um impacto positivo e significativo sobre a perda de área foliar, visto que estas formigas são predadoras de herbívoros. Este é o primeiro estudo a avaliar a perda de área foliar no cerrado ao longo do tempo na comunidade arbórea como um todo e o primeiro a avaliar os efeitos de um único e predominante gênero de formigas carnívoras sobre a perda foliar.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRAWAL, A. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a Neotropical ant-plant. **Ecology**, v. 79, p. 2100-2112, 1998.

AIDE, T. M. Dry Season leaf production: an escape from herbivory. **Biotropica**, v. 24, n.4, p. 532-537, 1992.

AIZEN, M. A.; PATTERSON, III W. A. Leaf phenology and herbivory along a temperature gradient: a spatial test of the Phenological Window Hypothesis. **Journal of Vegetation Science**, v. 6 n. 4, p. 543-550, 1995.

ALBRECHT, M.; GOTELLI N. J. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. **Oecologia**, v. 126, p. 134-141, 2001.

ALMEIDA, A. M.; FIGUEIREDO, R. A. Ants visit nectaries of *Epidendrum denticulatum* (Orchidaceae) in a Brazilian rainforest: effects on herbivory and pollination. **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, p. 551-558, 2003.

ALTSHULER, D. L. Novel interactions of non-pollinating ants with pollinators and fruit consumers in a tropical forest. **Oecologia**, v. 119 n. 4, p. 600-606, 1999.

AMORIM, P. K.; BATALHA, M. A. Soil characteristics of a hyperseasonal cerrado compared to a seasonal cerrado and floodplain grassland: implications for plant community structure. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66 n. 2B, p. 661-670, 2006.

ANDERSON, C.; FRANKS, N. R.; MCSHEA, D. W. The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies. **Animal Behaviour**, v. 62, p. 643-651, 2001.

ANDERSON, W. R. Floral conservation in Neotropical Malpighiaceae. **Biotropica**, v. 11, p. 219-223. 1979.

ANDERSON, W. R. The origin of the Malpighiaceae -the evidence from morphology. **Memoirs of the NewYork Botanical Garden**, v. 64, p. 210-224, 1990.

- ANDRADE, I. et al. Richness and abundance of caterpillars on *Byrsonima* (Malpighiaceae) species in an area of cerrado vegetation in Central Brazil. **Revista de Biología Tropical**, v. 47, p. 691–695, 1999.
- ANDRADE, T.; MARQUES, G. D. V.; DEL-CLARO, K. Diversity of ground dwelling ants in cerrado: an analysis of temporal variations and distinctive physiognomies of vegetation (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 50, n. 1, p. 121-134, 2007.
- APPLE, J. L.; FEENER, D. H. Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant–plant mutualisms. **Oecologia**, v. 127, p. 409–416, 2001.
- APPOLINARIO, V.; SCHIAVINI, I. Levantamento fitossociológico de espécies arbóreas de cerrado (*stricto sensu*) em Uberlândia – Minas Gerais. **Boletim do Herbarium Ezechias Paulo Heringer**, v. 10, p. 57-75, 2002.
- AQUINO, F. DE G.; WALTER, B. M.T.; RIBEIRO, J. F. Woody community dynamics in two fragments of "cerrado" *stricto sensu* over a seven-year period (1995-2002), MA, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 1, p. 113-121, 2007.
- ALTSHULER, D. L. Novel interactions of non-pollinating ants with pollinators and fruit consumers in a tropical forest. **Oecologia**, v. 119, n. 4, p. 600-606, 1999.
- ASTRUC, C. et al. Phylogeny of ants (Formicidae) based on morphology and DNA sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 31, p. 880–893, 2004.
- AYRES, M. P. Global change, plant defense, and herbivory. In: KAREIVA, P. M.; KINGSOLVER, J. G.; HUEY, R. B. (Ed.). **Biotic interactions and global change**. Sunderland (MA): Sinauer Associates, 1993, cap. 3, p. 75-94.
- BALE, J. S. et al. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. **Global Change Biology** n. 8, p.1-16, 2002.
- BARAZA, E.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J. A. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. **Oikos**, v. 113, p. 148-156, 2006.

BASSET, Y. Diversity and abundance of insect herbivores collected on *Castanopsis acuminatissima* (Fagaceae) in New Guinea: Relationships with leaf production and surrounding vegetation. **European Journal of Entomology**, v.96, p. 381-391, 1999.

BASSET, Y.; ABERLENC, H.-P.; DELVARE, G. Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. **Ecological Entomology**, v. 17, p. 310–318, 1992.

BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). **Australian Journal of Botany**, 52, p. 149-161, 2004.

BATISTA-PEREIRA, L. G. et al. Biological activity of astilbin from *Dimorphandra mollis* (Benth.) against *Anticarsia gemmatalis* Hübner and *Spodoptera frugiperda* (Smith). **Pest Management Science**, v. 58, n.5, p. 503-507, 2002.

BATTEY, N. H. Aspects of seasonality. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 352, p. 1769-1780, 2000.

BEERLING, D. J. Leaf Evolution: Gases, Genes and Geochemistry. **Annals of Botany**, v. 96, p. 345–352, 2005.

BEERLING, D. J.; OSBORNE, C. P.; CHALONER, W. G. Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric CO₂ decline in the Late Palaeozoic era. **Nature**, v. 410, p. 352-354, 2001.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology**: from individuals to ecosystems. 4th ed. Malden, MA (USA): Blackwell Publishing Ltd. 2006. 759p.

BESTELMEYER, B. T. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. **Journal of Animal Ecology**, v. 69, p. 998-1009, 2000.

BIERE A. et al. A plant pathogen reduces the enemy-free space of an insect herbivore on a shared host plant. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 269, p. 2197–2204, 2002.

BOEGE, K.; MARQUIS, R. J. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 8, p. 441-448, 2005.

- BOLTON, B. **Synopsis and classification of Formicidae of the Memoirs of the American Entomological Institute**. v. 71. Gainesville, FL: American Entomological Institute, 2003, 370p.
- BOLTON, B. et al. **Bolton's catalogue of ants of the world: 1758-2005**. Cambridge (MA): Harvard University Press, 2007. 1 CD-ROM.
- BOWER, F. O. **The origin of a land flora – a theory based upon the facts of alternation**. London: Macmillan and Company, 1908, 727p.
- BRADLEY, N. L. et al. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 96, p. 9701–9704, 1999.
- BRIDGEWATER, S.; RATTER, J.A.; RIBEIRO, J. F. Biogeographic patterns, β -diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 2295–2318, 2004.
- BRIONES, O.; MONTAÑA, C.; EZCURRA, E. Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. **Oecologia**, v. 116, p. 365-372, 1998.
- BROWN, B. J.; ALLEN, T. F. H. The importance of scale in evaluating herbivory impacts. **Oikos**, v. 54, n. 2, p. 189-194, 1989.
- BRUIN, J.; SABELIS, M. W.; DICKE, M. Do plants tap SOS signals from their infested neighbors. **Tree**, v. 10, p. 167-170, 1995.
- BUSTAMANTE, M. M. C. et al. ^{15}N natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (cerrado). **Ecological Applications**, v14, n. 4, p. S200-S213, 2004. Supplement.
- CALLAWAY, R. M. et al. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. **Ecology**, v. 86, n. 7, p. 1856–1862, 2005.
- CARVALHO, K. S.; VASCONCELOS, H. L. Comunidade de formigas que nidificam em pequenos galhos da serrapilheira em floresta da Amazônia Central, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 46, n. 2, p. 115-121, 2002.

- CATES, R. G. Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. **Oecologia**, v. 46, n.1, p. 22-31, 1980.
- CINTRA, P. et al. Toxicity of *Dimorphandra mollis* to workers of *Apis mellifera*. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, v. 13, p. 115-118, 2002.
- CLELAND, E. E. et al. Shifting phenology in response to global change. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, p. 357–365, 2007.
- COLEY, P. D. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. **Oecologia**, v. 74, p. 531-536, 1988.
- COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 305–35, 1996.
- COLWELL, R. K. **EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples**. versão 7.5, 2005. Disponível em: URL persistente <<http://purl.oclc.org/estimates>>. Acesso em: 23 jan. 2010.
- CONCEIÇÃO, E. S. DA; DELABIE, J. C.; COSTA NETO, A. DE O. A entomofilia do coqueiro em questão: avaliação do transporte de pólen por formigas e abelhas nas inflorescências. **Neotropical Entomology**, v. 33, n. 6, p. 679-683, 2004.
- CORLETT, R. Leaf phenology in tropical trees. **Biotropica**, v. 31, p. 133-138, 1987. Special publication.
- CORNELISSEN, T.; FERNANDES, G. W.; VASCONCELLOS-NETO, J. Size does matter: variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis. **Oikos**, v. 117, n.8, p. 1121-1130, 2008.
- CORNELISSEN, T. G.; FERNANDES, G. W. Induced defences in the Neotropical tree *Bauhinia brevipes* (Vog.) to herbivory: effects of damage-induced changes on leaf quality and insect attack. **Trees-Structure and Function**, v. 15, n.4, p. 236-241, 2001.

- CORRÊA, M. M.; FERNANDES, W. D.; LEAL, I. R. Diversidade de formigas epigéicas (Hymenoptera: Formicidae) em capões do Pantanal Sul Matogrossense: relações entre riqueza de espécies e complexidade estrutural da área. **Neotropical Entomology**, v. 35, n. 6, p. 724-730, 2006.
- CORREA, P.G. et al. Herbivoria e anatomia foliar em plantas tropicais brasileiras. **Ciência e Cultura**, v. 60, n. 3, p. 54-57, 2008.
- COSTA, A. A.; ARAÚJO, G. M. DE. Comparação da vegetação arbórea de cerrado e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. **Acta Botanica Brasílica**, v. 15, n. 1, p. 63-72, 2001.
- COSTA, F. M. C. B.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; OLIVEIRA, P. S. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. **Ecological Entomology**, v. 17, p. 363-365, 1992.
- CRAWLEY, M. J. Insect herbivores and plant population dynamics. **Annual Review of Entomology**, v. 34, p. 531-564, 1989.
- CUAUTLE, M.; RICO-GRAY, R. The effect of wasps and ants on the reproductive success of the extrafloral nectaried plant *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). **Functional Ecology**, v. 17, p. 417-423, 2003.
- DALY, D. C.; MITCHELL, J. D. Lowland vegetation of tropical South America: an overview. In: LENTZ D. (Ed.). **Imperfect Balance: Landscape Transformations in the pre-Columbian Americas**. New York: Columbia University Press, 2000. p. 391-454.
- DAMASCOS, M. A.; PRADO, C. H. B. A.; RONQUIM, C. C. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in Cerrado wood species. **Annals of Botany**, v. 96, p. 075-1084, 2005.
- DANGL, J. L.; JONES, J. D. G. Plant pathogens and integrated defence responses to infection. **Nature**, 411, p. 826-833, 2001.
- DAVIS, C. C.; ANDERSON, W. R.; DONOGHUE, M. J. Phylogeny of Malpighiaceae: evidence from chloroplast *ndhF* and *trnL-F* nucleotide sequences. **American Journal of Botany**, v. 88, p.1830-1846, 2001.

- DEL-CLARO, K. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. **Neotropical Entomology**, v. 33, p. 665-672, 2004.
- _____.; OLIVEIRA, P. S. Honeydew flicking by treehoppers provide cues to potential tending ants. **Animal Behaviour**, v. 51, p. 1071-1075, 1996.
- _____, K.; OLIVEIRA, P. S. Conditional outcomes in a Neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific effects. **Oecologia**, v. 124, p. 156-165, 2000.
- DEL-CLARO, K.; BERTO, V.; RÉU, 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.; 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.
- DEL-CLARO K. et al. Ecologia Comportamental: Uma Ferramenta para a Compreensão das Relações Animais-Plantas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, n. 1, p. 016-026, 2009.
- DELABIE, J. H. C. et al. Biogeografia das formigas predadoras do gênero *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae: Ectatomminae) no leste da Bahia e regiões vizinhas. **Agrotrópica**, v. 19, p. 13 – 20, 2007.
- DI GIUSTO, B. et al. Variation in the effectiveness of biotic defence: the case of an opportunistic ant-plant protection mutualism. **Oecologia**, v. 129, p. 367–375, 2001.
- DICKE, M.; VAN LOON, J. J. A. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 97, p. 237–249, 2000.
- DICKE, M.; AGRAWAL, A. A.; BRUIN, J. A. N. Plants talk, but are they deaf. **Trends in Plant Science**, v. 8, n. 9, p. 403-405, 2003.
- DIRZO, R.; DOMÍNGUEZ, C. A. Plant–herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. (Ed.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, p. 304–325, 1995.

- DO, F. C. et al. Environmental influence on canopy phenology in the dry tropics. **Forest Ecology and Management**, v. 215, p. 319-328, 2005.
- DOYLE, J. J. et al. Towards a comprehensive phylogeny of legumes: evidence from *rbcL* sequences and non-molecular data. In: HERENDEEN, P.; BRUNEAU, A. (Ed.). **Advances in Legume Systematics**. Part 9. Kew, UK: Royal Botanic Gardens, p. 1-20, 2000.
- DURIGAN, G. et al. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de serrado no município de Brotas, SP, Brasil. **Acta Botânica Brasileira**, v. 16, n. 3, p. 251-262, 2002.
- DYER, L. A. A quantification of predation rates, indirect positive effects on plants, and foraging variation of the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. **Journal of Insect Science**, v. 2, n. 18, p. 1-7, 2002.
- EAMUS D. et al. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. **Tree Physiology**, v. 19, p. 665–671, 1999.
- EBER, S. Multitrophic interactions: the population dynamics of spatially structured plant-herbivore-parasitoid systems. **Basic and Applied Ecology**, v. 2, p. 27–33, 2001.
- VELOSO, C. A.; BOTELHO, S. M.; OLIVEIRA, R. F. DE. **Amostragem de Solo para Análise Química**. Belém, PA: EMBRAPA, 2004. 3p. Comunicado Técnico, n. 131.
- ENGEL, V. et al. Interactions between extrafloral nectaries, aphids and ants: are there competition effects between plant and homopteran sugar sources. **Oecologia**, v. 129, p. 577–584, 2001.
- FACELLI, J. M. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. **Ecology**, v. 75, p. 1727–1735, 1994.
- _____, FACELLI, E. Interactions after death: plant litter controls priority effects in a successional plant community. **Oecologia**, v. 95, p. 277–282, 1993.
- FAHRIG, L. Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. **Theoretical Population Biology**, v. 41, n. 3, p. 300-314. 1992.
- FENNER, M. The phenology of growth and reproduction in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 1, n. 1, p. 78-91, 1998.

- FERNANDES, G.W. Plant mechanical defenses against insect herbivory. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 38, n.2, p. 421-433, 1994.
- FERNANDES, G. W. et al. Ants and their effects on an insect herbivore community associated with the inflorescences of *Byrsonima crassifolia* (Linnaeus) H.B.K. (Malpighiaceae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 49, p. 264-269, 2005.
- FIELD, C.; MOONEY, H. A. Leaf age and seasonal effects of light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. **Oecologia**, v. 56, p. 348-355, 1983.
- FIEDLER, N. C. et al. Efeito de incêndios florestais na estrutura e composição florística de uma área de cerrado *sensu stricto* na Fazenda Água Limpa-DF. **Revista Árvore**, v. 28, n.1, p. 129-138, 2004.
- FINE, P. V. A.; MESONES, I.; COLEY, P. D. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. **Science**, v. 305, p. 663–665, 2004.
- FLOYD, S. K.; BOWMAN, J. L. Distinct developmental mechanisms reflect the independent origins of leaves in vascular plants. **Current Biology**, v. 16, p. 1911–1917, 2006.
- FOLGARAIT, P. J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 1221-1244, 1998.
- FOX, L. R. Defense and dynamics in plant-herbivore systems. **American Zoologist**, v. 21, n.4, p. 853-864, 1981.
- FOWLER, H. G.; PESQUERO, M. A. Ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) of the Ilha do Cardoso State Park and their relation with vegetation types. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 56, n. 2, p. 427-433, 1996.
- FRANZ, N. M.; WCISLO, W. T. Foraging behavior in two species of *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae): individual learning of orientation and timing. **Journal of Insect Behavior**, v. 16, n. 3, 382-410, 2003.
- FRIEDMAN, W. E.; MOORE, R. C.; PURUGGANAN, M. D. The evolution of plant development. **American Journal of Botany**, v. 91, n. 10, p. 1726–1741. 2004.

- FURLEY, P. A.; RATTER, J. A. Soil resource and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. **Journal of Biogeography**, v. 15, p. 97-108, 1988.
- GARCÍA-GUZMÁN, G.; DIRZO, R. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a Mexican rain forest: incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. **American Journal of Botany**, v. 88, n. 4, p. 634–645, 2001.
- GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v. 405, p. 220-227, 2000.
- GIVNISH, T. J. On the causes of gradients in tropical tree diversity. **Journal of Ecology**, v. 87, p. 193-210, 1999.
- GOLDSTEIN, G. et al. Water economy of Neotropical savanna: six paradigms revisited. **Tree Physiology**, 28, p. 395-404, 2008.
- GOMES, E.P.C.; MANTOVANI, W.; KAGEYAMA, P. Y. Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, n.1, 47-60, 2003.
- GOODLAND, R.; FERRI, M. G. **Ecologia do Cerrado**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 1979. 196p. (Reconquista do Brasil).
- GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. **Life in the cerrado. A South American tropical seasonal ecosystem**. Ulm: Reta Verlag. 2006. vol. 1: Origin, structure, dynamics and plant use. 277p. vol. 2: Pollination and seed dispersal.384p.
- GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. **The Insects**: an outline of entomology. London: Champman & Hall, 1994. 491p.
- HARIDASAN, M. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 12 n. 1, p. 54-64, 2000.
- HARPER, J. L. The value of a leaf. **Oecologia**, v. 80, p. 53-58, 1989.

- HARRISON, C. J.; REZVANI, M.; LANGDALE, J. A. Growth from two transient apical initials in the meristem of *Selaginella kraussiana*. **Development**, v. 134, p. 881-889, 2007.
- HARRISON, C. J. et al. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution. **Nature**, v. 434, p. 509-514, 2005.
- HEIL, M.; MCKEY, D. Protective ant-plant interactions and model systems in ecological and evolutionary research. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 425-53, 2003.
- HEIL, M.; SILVA BUENO, J. C. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, v. 104, p. 5467-5472, 2007.
- HEIL, M. et al. Nutrient availability and indirect (biotic) defence in a Malaysian ant-plant. **Oecologia**, v. 126, p. 404-408, 2001.
- HEIL, M. et al. Competition among visitors to extrafloral nectaries as a source of ecological costs of an indirect defence. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, p. 201-208, 2004.
- HEIMPEL, G. E.; JERVIS, M. A. Phytophagy. In: JERVIS M. A. (Ed). **Insect as Natural Enemies - A Practical Perspective**. Dordrecht: Springer, 2005. p. 525-550.
- HENRIQUES, R. P. B. Influência da história, solo e fogo na distribuição e dinâmica das fitofisionomias no bioma do Cerrado. In: SCARIOT, A.; SOUZA-SILVA, J. C.; FELFILI, J. M. (Org.). **Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 73-92.
- HENRIQUES, R. P. B.; HAY J. Patterns and dynamics of plant populations. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Ed.). **The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 140-158.
- HOFFMANN, W. A. Fire and population dynamics of woody plants in a Neotropical savanna: matrix model projections. **Ecology**, v. 80, p. 1354-1369, 1999.
- HOFFMANN, W. A. et al. Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. **Oecologia**, v. 145, p. 307-316, 2005.

- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge: Belknap of Harvard University Press, 1990. 732 pp.
- HOOPER, D. U.; VITOUSEK, P. M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. **Science**, v. 277, p. 1302-1305, 1997.
- _____. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. **Ecology**, v. 79, n. 2, p. 704-719, 1998.
- HULME, P. E. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. **Journal of Ecology**, v. 84, p. 609–615, 1996.
- HUNT-JOSHI, T. R.; BLOSSEY, B.; ROOT, R. B. Root and leaf herbivory on *Lythrum salicaria*: implications for plant performance and communities. **Ecological Applications**, v. 14, n. 5, p. 1574-1589, 2004.
- HUNTER, A. F.; AARSSSEN, L. W. Plants helping plants. **Bioscience**, v. 38, p. 34-40, 1988.
- ITURRALDE, R. B. Notes on the taxonomy and distribution of the Ochnaceae in the Greater Antilles. **Willdenowia**, 36, p. 455-461. 2006.
- JAFFÉ, K. et al. Orientation cues used by ants. **Insects Sociaux**, Paris, v. 37, n. 2, p. 101-115, 1990.
- KAGATA, H.; OHGUSHI, T. Resource partitioning among three willow leaf miners: consequence of host plant phenology. **Entomological Science**, v.4, n. 2, p. 257-263, 2001.
- KALÁCSKA, M.; CALVO-ALVARADO, J. C.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A. Calibration and assessment of seasonal changes in leaf area index of a tropical dry forest in different stages of succession. **Tree Physiology**, v. 25, p. 733–744, 2005.
- KAPLAN, D. R. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. **American Journal of Botany**, v. 88, n.10, p. 1711–1741, 2001.
- KARBAN, R. Deciduous leaf drop reduces insect herbivory. **Oecologia**, v. 153, n. 1, p. 81-88, 2007.

- _____.; MYERS, J. H. Induced plant responses to herbivory. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 20, p. 331-18, 1989.
- KASPARI, M.; YANOVIK, S. P. Bait use in tropical litter and canopy ants – evidence of differences in nutrient limitation. **Biotropica**, v. 33, n. 1, p. 207-211, 2001.
- _____.; YUAN, M.; ALONSO, L. Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants. **The American Naturalist**, v. 161, n. 3, p. 459-477, 2003.
- KENRICK, P. Turning over a new leaf. **Nature**, v. 410, p. 309-310, 2001.
- _____, CRANE P. R. The **Origin and early diversification of land plants**: a cladistic study. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1997a. 441p.
- _____, CRANE P. R. The origin and early evolution of plants on land. **Nature**, v. 389, p. 33–39, 1997b.
- KIKUZAWA, K. The basis for variation in leaf longevity of plants. **Vegetatio**, v. 121, p. 89-100, 1995.
- KLUGER, C.; BROWN Jr., W. L. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the description of two new species. **Search Agriculture**, v. 24, p. 1-8, 1982.
- KOPTUR, S. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: BERNAYS, E. A. (Ed.). **Insect-plant interactions**, v. 4. Boca Raton, Florida: CRC Press, 1992. p. 81–129.
- KRUESS, A. Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore parasitoid community. **Ecography**, v. 26, p. 283–290, 2003.
- KURSAR, T. A.; COLEY, P. D. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 31, p. 929–949, 2003.
- LABANDEIRA, C. et al. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Paleobiological insights into the meaning of coevolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 91, p. 12278-12282, 1994.
- _____. The origin of herbivory on land: Initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. **Insect Science**, v. 14, p. 259-275, 2007.

- LATTKE, J. E. Phylogenetic relationships and classification of Ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Scandinavica**, v. 25, p. 105-119, 1994.
- _____. Subfamilia Ponerinae. In: FERNÁNDEZ F. (Ed.) **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2003. p. 261-276.
- LAU, J. A.; STRAUSS, S. Y. Insect herbivores drive important indirect effects of exotic plants on native communities. **Ecology**, v. 86, n. 11, p. 2990-2997, 2005.
- LENZA, E.; KLINK, C. A. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 4, p. 627-638, 2006.
- LESTON, D. A Neotropical ant mosaic. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 71, n. 4, p. 649-653, 1978.
- LEVIN, D. A. The role of trichomes in plant defense. **The Quarterly Review of Biology**, v. 48, n. 1, p. 3-15, 1973.
- LIESENBERG, V.; PONZONI, F. J.; GALVÃO, L. S. Análise da dinâmica sazonal e separabilidade espectral de algumas fitofisionomias do cerrado com índices de vegetação dos sensores MODIS/TERRA e AQUA. **Revista Árvore**, v. 31, n. 2, p. 295-305, 2007.
- LILIENFEIN, J. et al. Soil fertility under native cerrado and pasture in the Brazilian savanna. **Soil Science Society of American Journal**, v. 67, n. 4, p. 1195-1205, 2003.
- LIMA, J. E. F. W.; SILVA, E. M. Estimativa da produção hídrica superficial do Cerrado Brasileiro. In: SCARIOT A.; SOUZA-SILVA J. C.; FELFILI J. M. (Org.). **Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 63-72.
- LITT, A.; STEVENSON, D. W. Floral development and morphology of Vochysiaceae I. The structure of the gynoecium. **American Journal of Botany**, v. 90, p. 1533–1547, 2003.
- LOBO, J. A. et al. Factors affecting phenological patterns of Bombacadeous trees in seasonal forest in Costa Rica and Mexico. **American Journal of Botany**, v. 90, n. 7, p. 1054–1063, 2003.

- LOWMAN, M. D. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rain forest tree species. **Australian Journal of Ecology**, v. 10, p. 7-24, 1985.
- _____. Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain forest canopy trees. **Journal of Ecology**, v. 80, p. 433-447, 1992.
- _____. Herbivory as a canopy process in rain forest trees. In: LOWMAN, M. D.; NADKARNI, N. (Ed.). **Forest Canopies**, Academic Press, 1995. p. 431-454.
- LUCAS, P. W. et al. Mechanical defences to herbivory. **Annals of Botany**, v. 86, p. 913-920, 2000.
- MADUREIRA, M.; SOBRINHO, T. G. Evidência de mutualismo entre *Qualea cordata* (Vochysiaceae) e *Cephalotes* sp. (Hymenoptera: Formicidae). **Academia Insecta**, v. 2, n. 1, p. 1-4, 2002.
- MAJER, J. D. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia: its structure and influence on arthropod diversity. In: LASALLE J.; GAULD I. D. (Ed.). **Hymenoptera and Biodiversity**, Wallingford (England, UK): C.A.B. International, 1993. p. 115-141.
- MARINHO, C. G. S. et al. Diversidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) da serrapilheira em eucaliptais (Myrtaceae) e área de cerrado de Minas Gerais. **Neotropical Entomology**, v. 31, n. 2, p. 187-195, 2002.
- MARQUES, G. D. V.; DEL-CLARO, K. The ant fauna in a cerrado area: the influence of vegetation structure and seasonality (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 47, p. 235-252, 2006.
- MARQUES, M. C. M.; ROPER, J. J.; SALVALAGGIO, A. P. B. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. **Plant Ecology**, v. 173, p. 203–213, 2004.
- MARQUIS, R. J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. **Science**, v. 226, p. 537–539, 1984.
- MARQUIS, R. J.; DINIZ, I. R.; MORAIS, H. C. Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian cerrado. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 127-148, 2001.
- MAY, R. M. The future of biological diversity in a crowded world. **Current Science**, v. 82, n. 11, p. 1325-1331, 2002.

- MCCLUSKEY, E. S. Circadian rhythm in the tropical ant *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, v. 94, p. 245–251, 1987.
- MCKEY, D. Interactions between ants and leguminous plants. In: STIRTON, C. H.; ZARACCHI, J. L. (Ed.). **Advances in legume biology**. Monographs in systematic botany of the Missouri Botanical Gardens. Saint Louis, MO (USA): Missouri Botanical Gardens Press. 1989. p 673–718.
- MENZEL, A. Phenology: its importance to the global change community. **Climatic Change**, v. 54, p. 379-385, 2002.
- MILLER, A. M.; MCARTHUR, C.; SMETHURST, P. J. Effects of within-patch characteristics on the vulnerability of a plant to herbivory. **Oikos**, 116, p. 41-52, 2007.
- MISTRY, J. Fire in the cerrado (savannas) of Brazil: an ecological review. **Progress in Physical Geography**, v. 22, p. 425-448, 1998.
- MOLES, A. T.; WESTOBY, M. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage. **Oikos**, v. 90, p. 517–524, 2000.
- MOPPER, S. Phenology – how time creates spatial structure in endophagous insect populations. **Annales Zoologici Fennici**, v. 42, p. 327 – 333, 2005.
- MORAIS, H.C.; DINIZ, I. R.; SILVA, D. M. S. Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. **Revista de Biologia Tropical**, v. 47, n. 4, p. 1025-1033, 1999.
- MOREIRA, V. S. S.; DEL-CLARO, K. The outcomes of an ant-treehopper association on *Solanum lycocarpum* St. Hill: increased membracid fecundity and reduced damage by chewing herbivores. **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 6, p. 881-887, 2005.
- MORELLATO, L. P.C. et al. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 811–823, 2000.
- MOTTA, P. E. F.; CURI, N.; FRANZMEIER, D. P. Relation of soils and geomorphic surfaces in the Brazilian cerrado. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Ed.). **The cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. New York: Columbia University Press. 2002. p: 13-32.

- MUELLER, R. C., et al. Chronic herbivory negatively impacts cone and seed production, seed quality and seedling growth of susceptible pinyon pines. **Oecologia**, v. 143, p. 558–565, 2005.
- MURALI, K. S.; SUKUMAR, R. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. **Oecologia**, v. 94, p. 114–119, 1993.
- MYERS, N. et al. Hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 2000.
- _____. The biodiversity challenge: expanded hot-spots analysis. **The Environmentalist**, v. 10, p. 243–256, 1990.
- NASCIMENTO, M. T.; VILLELA, D. M.; LACERDA, L. D. Foliar growth, longevity and herbivory in two "cerrado" species near Cuiabá, MT, Brazil. **Revista Brasileira Botânica**, v. 13, p. 27–32, 1990.
- NOVOTNY, V.; BASSET, Y. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London, B**, v. 272, p. 1083–1090, 2005.
- _____. et al. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rain forests. **Science**, v. 313, p. 1115–1118, 2006.
- OLFF, H.; RITCHIE, M. E. Effects of herbivores on grassland plant diversity. **Tree**, v. 13, n. 7, p. 261–265, 1998.
- 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, p. 323–330, 1997.
- _____; LEITÃO-FILHO H. F. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in woody flora of cerrado vegetation in southeast Brazil. **Biotropica**, v. 19, n. 2, p. 140–148, 1987.
- _____, BRANDÃO, C. R. F. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In: HUXLEY, C. R.; CUTLER, D. F. (Ed.). **Ant-plant interactions**, Oxford: Oxford University Press, 1991. p. 199–212.

_____, OLIVEIRA-FILHO, A. T. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in western Brazil. In: PRICE, P. W. et al. (Ed.). **Plant-animal interactions**: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions, New York: John Wiley & Sons, 1991. p. 163-175.

_____; MARQUIS, R. J. (Ed.) **The cerrados of Brazil**: ecology and natural history of a Neotropical savanna. New York: Columbia University Press, 2002. 398p.

_____; FREITAS, A. V. L. Ant-plant-herbivore interactions in the Neotropical cerrado savanna. **Naturwissenschaften**, v. 91, p. 557-570, 2004.

_____; DEL-CLARO, K. Multitrophic Interactions in a Neotropical savanna: ant-hemipteran systems, associated insect herbivores, and a host plant. In: BURSLEM, D. F. R. P.; PINARD, M. A.; HARTLEY, S. E. (Ed.). **Biotic interactions in the tropics**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. p. 414-440.

_____; FREITAS, A. V. L.; DEL-CLARO, K. Ant foraging on plant foliage: contrasting effects on the behavioral ecology of insect herbivores. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Ed.). **The cerrados of Brazil**: ecology and natural history of a Neotropical savanna. New York: Columbia University Press, 2002. p. 287-305.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (Ed.). **The cerrados of Brazil**: ecology and natural history of a Neotropical savanna. New York: Columbia University Press, 2002. p. 91-120.

PHILPOTT, S. M.; GREENBERG, R.; BICHER, P. The influence of ants on the foraging behavior of birds in an agroforest. **Biotropica**, v. 37, n. 3, p. 468-471, 2005.

PIAZZA, P.; JASINSKI, S.; TSIAKANTIS, M. Evolution of leaf developmental mechanisms. **New Phytologist**, v. 167, p. 693–710, 2005.

PIE, M. R. Foraging ecology and behaviour of the ponerine ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savannah. **Journal of Natural History**, v. 38, n. 6, p. 717-729, 2004.

POLIS, G. A. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. **Oikos**, v. 86, p. 3–15, 1999.

- _____; STRONG, D. R. Food web complexity and community dynamics. **The American Naturalist**, v. 147, n. 5, p. 813-846, 1996.
- POVEDA, K. et al. Effects of below- and above-ground herbivores on plant growth, flower visitation and seed set. **Oecologia**, v. 135, p. 601–605, 2003.
- POWER, M. E. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 733-746, 1992.
- PRICE, P. W. et al. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, p. 41-65, 1980.
- _____. et al. The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. **Biotropica**, v. 27, n. 4, p. 468-478, 1995.
- RAO, M.; TERBORGH, J.; NUNEZ, P. Increased herbivory in forest isolates: implications for plant community structure and composition. **Conservation Biology**, v. 15, n. 3, p. 624-633, 2001.
- RASNITSYN, A. P.; KRASSILOV, V. A. 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.
- RATANA, P.; HUETE, A. R.; FERREIRA, L. Analysis of cerrado physiognomies and conversion in the MODIS seasonal-temporal domain. **Earth Interactions**, v. 9, n. 3, p. 1–22, 2005.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 7 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S. A, 2007. 724p.
- REATTO, A.; MARTINS, E. S. Classes de solos em relação aos controles da paisagem do bioma Cerrado. In: SCARIOT A.; SOUZA-SILVA J. C.; FELFILI J. M. (Org.). **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 47-59.
- REED, R. A. Scale dependence of vegetation-environment correlations: A case study of a North Carolina piedmont woodland. **Journal of Vegetation Science**, v. 4, p. 329-340, 1993.

- REES, M. et al. Long-term studies of vegetation dynamics. **Science**, v. 293, p. 650-655, 2001.
- RIBAS, C. R. et al. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. **Austral Ecology**, v. 28, p. 305-314, 2003.
- RINKER, H. B.; LOWMAN, M. D. Insect herbivory in tropical forests. In: RINKER, H. B.; LOWMAN, M. D. (Ed.). **Forest canopies**. 2 ed. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2004. p. 359-386.
- RIVERA, G. et al. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. **Trees**, v. 16, n. 7, p. 445 - 456. 2002.
- RODRIGUES, W. C. 2005. DivEs - **Diversidade de espécies**. versão 2.0. Software e Guia do Usuário. Disponível em: <<http://www.ebras.bio.br/dives>> Acesso em: 23 jan. 2010.
- RODRÍGUEZ, L.; SANOJA, E. Aspectos de la biología reproductiva de *Erisma uncinatum* Warm. (Vochysiaceae), la primera especie maderable del estado Bolívar, Venezuela. **Acta Botánica Venezuelica**, v. 27, n. 1, p. 23-33, 2004.
- RODRÍGUEZ, M. A.; BROWN, V. K. Plant competition and slug herbivory: effects on the yield and biomass allocation pattern of *Poa annua* L. **Acta Oecologica**, v. 19, n. 1, p. 37-46, 1998.
- ROSSI, M. N.; FOWLER, H. G. Predaceous ant fauna in new sugarcane fields in the state of São Paulo, Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 47, p. 805-811, 2004.
- ROTH-NEBELSICK, A. et al. Evolution and function of leaf venation architecture: a review. **Annals of Botany**, 87, p. 553-566, 2001.
- RUDGERS, J. A.; GARDENER, M. C. Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. **Ecology**, v. 85, p. 1495–1502, 2004.
- RUGGIERO, P. G. C. et al. Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 160, p. 1–16, 2002.
- SALVADOR, G. S.; DOS SANTOS, E. P.; CERVI, A. C. A new species of *Ouratea* Aubl. (Ochnaceae) from South America. **Fontqueria**, v. 55, n. 39, p. 293-296, 2006.

- SANDERS, H. L.; WYATT, S. E. Leaf evolution and development: advancing technologies, advancing understanding. **BioScience**, v. 59, n. 1, p. 17–26, 2009.
- SANTOS, G. M. DE M.; DELABIE, J. H. C.; RESENDE, J. J. Caracterização da mirmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) associada à vegetação periférica de inselbergs (caatinga-arbórea-estacional-semidecídua) em Itatim - Bahia - Brasil. **Sitientibus**, v. 20, p. 33-43, 1999.
- SANTOS, J. C.; DEL-CLARO, K. Interação entre formigas, herbívoros e nectários extraflorais em *Tocoyena formosa* (Cham. & Schlechtd.) K. Schum. (Rubiaceae) na vegetação do cerrado. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 3, p. 77-92, 2001.
- SARMIENTO, G. Biodiversity and water relations in tropical savannas. In: SOLBRIG O. T.; MEDINA E.; SILVA, J. F. (Ed.). **Biodiversity and savanna ecosystem processes: a global perspective**. Berlin: Springer-Verlag, 1996. p. 61-75.
- SCARIOT, A.; SOUSA-SILVA, J. C.; FELFILI, J. M. (Org). **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. 439p.
- SCHATZ, B.; WCISLO, W. T. Ambush predation by the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae) on a sweat bee *Lasioglossum umbripenne* (Halictidae), in Panama. **Journal of Insect Behaviour**, v. 12, p. 641–663, 1999.
- SCHATZ, B.; LACHAUD, J.; BEUGNON, G. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the Neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology**, v. 26, p. 269-282, 1995.
- SCOTT-SANTOS, C. P.; ESTEVES, F. A.; BRANDÃO, C. R. F. Catalogue of "poneromorph" ant type specimens (Hymenoptera, Formicidae) deposited in the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 48, n. 11, p. 75-88, 2008.
- SENNBLAD, B.; BREMER, B. Classification of Apocynaceae s.l. according to a new approach combining linnean and phylogenetic taxonomy. **Plant Systematics and Evolution**, v. 51, p. 389-409, 2002.

- SHEIL, D.; BURSLEM, D. F. R. P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Journal of Ecology**, v. 83, p. 331-333, 1995.
- _____; MAY, R. M. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of Ecology**, v. 84, p. 91-100, 1996.
- SHURE, D. J.; MOORESIDE, P. D.; OGLE, S. M. Rainfall effects on plant-herbivore processes in an upland oak forest. **Ecology**, v. 79, n. 2, p. 604-617, 1998.
- SIMÕES, A. O.; KINOSHITA, L. S. The Apocynaceae s.str. of the Carrancas region, Minas Gerais, Brazil. **Darwiniana**, v. 40, p. 127-169, 2002.
- SINHA, N. Leaf development in Angiosperms. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 50, p. 419-46, 1999.
- SILVESTRE, R.; SILVA, R. R. DA. Guildas de formigas da Estação Ecológica Jataí, Luiz Antônio-SP – sugestões para aplicação do modelo de guildas como bio-indicadores ambientais. **Biotemas**, v. 14, n. 1, p. 37-69, 2001.
- SOARES, S. DE M.; MARINHO, C.G.S.; DELLA LUCIA, T. M. C. Riqueza de espécies de formigas edáficas em plantação de eucalipto e em mata secundária nativa. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 15, n. 4, p. 889-898, 1998.
- SOARES, S. M.; SCHOEREDER, J. H.; DESOUZA, O. Processes involved in species saturation of ground-dwelling ant communities (Hymenoptera, Formicidae). **Austral Ecology**, v. 26, p. 187-192, 2001.
- SOLTIS, D. E. et al. Origin and early evolution of Angiosperms. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1133, p. 3-25, 2008.
- SPARKS, T. H.; MENZEL, A. Observed changes in seasons: an overview. **International Journal of Climatology**, v. 22, p. 1715-1725, 2002.
- STARK, L. R. Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. **The Bryologist**, v. 105, n. 2, p. 204-218, 2002.

- STATSOFT INC. 2001. **Statistica for Windows** [Software and Computer program manual]. versão 6.0. Disponível em <<http://www.statsoft.com>>. Acesso em: 23 jan. 2010.
- STEIN, W. E.; BOYER, J. S. Evolution of land plant architecture: beyond the telome theory. **Paleobiology**, v. 32, n. 3, p. 450–482, 2006.
- STONER, K. J. L.; JOERN, A. Landscape vs. local habitat scale influences to insect communities from tallgrass prairie remnants. **Ecological Applications**, v. 14, n. 5, p. 1306–1320, 2004.
- STRAUSS, S. Y.; IRWIN, R. E. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. **Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics**, v. 35, p. 435–66, 2004.
- STRONG, D. R. Jr.; LAWTON, J. H.; SOUTHWOOD, T. R. E. **Insects on plants**: community patterns and mechanisms. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1984. 313p.
- SUÁREZ, L. H.; GONZÁLES, W. L.; GIANOLI, E. Foliar damage modifies floral attractiveness to pollinators in *Alstroemeria exerens*. **Evolutionary Ecology**, v. 23, p. 545–555, 2009.
- TAUBER, M. J.; TAUBER, C. A. Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and postdiapause development. **Annual Reviews of Entomology**, v. 21, p. 81–107, 1976.
- TEIXEIRA, L. A. G.; MACHADO, I. C. M. Sistema depolinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 14, p. 347–357, 2000.
- TEWARI, M.; KAUSHAL, B. R. Density, diversity and herbivory of aboveground insects in a grassland community of central Himalayan tarai region. **Tropical Ecology**, v. 48, n. 1, p. 71–78, 2007.
- THALMANN, C. et al. Effects of defoliation by horse chestnut leafminer (*Cameraria ohridella*) on reproduction in *Aesculus hippocastanum*. **Trees**, v. 17, p. 383–388, 2003.
- THIES, C.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. **Oikos**, v. 101, p. 18–25, 2003.
- THOMPSON K. et al. Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 1054–1060, 2001.

- TOMESCU, A. M. F. Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development. **Trends in Plant Science**, v. 14, n. 1, p. 5-12, 2009.
- TURNER, M. G., DALE, V. H., GARDNER, R. H. Predicting across scales: theory development and testing. **Landscape Ecology**, v. 3, n. 3/4, p. 245-252, 1989.
- UNSICKER, S. B. et al. Invertebrate herbivory along a gradient of plant species diversity in extensively managed grasslands. **Oecologia**, 150, n. 2, p. 233-246, 2006.
- VAN ASCH, M.; VISSER, M. E. Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. **Annual Review of Entomology**, v. 52, p. 37-55, 2007.
- VAN DER PUTTEN, W. H. et al. Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 10, p. 547-554, 2001.
- VASCONCELOS, H. L. Levels of leaf herbivory in Amazonian trees from different stages in forest regeneration. **Acta Amazonica**, v. 29, p. 615-623, 1999.
- VASCONCELOS, H. L.; MACEDO, A. C. C.; VILHENA, J. M. S. Influence of topography on the distribution of ground-dwelling ants in an Amazonian forest. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 38, n. 2, p. 115-124, 2003.
- VIEIRA, A. S.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; FERNANDES, W. D. Nest architecture of the ant *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 51, n. 4, p. 489-493, 2007.
- VILLELA, D. M.; HARIDASAN, M. Response of the ground layer community of a cerrado vegetation in central Brazil to liming and irrigation. **Plant and Soil**, v. 163, p. 25-31, 1994.
- WARDLE, D. A. et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. **Science**, v. 304, p. 1629-1633, 2004.
- WARING, R. H. Characteristics of trees predisposed to die. **Bioscience**, 37, p. 569-574, 1987.

WHEELER, D. *Ectatomma tuberculatum*: Foraging biology and association with *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 79, p. 300-3003, 1986.

WHITE, M. A.; THORNTON, P. E.; RUNNING, S. W. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 11, n. 2, p. 217-234, 1997.

WILSON, C. L. The telome theory. **The Botanical Review**, v. 19, p. 417-437, 1953.

WINEMILLER, K. O.; POLIS, G. A. Food webs: what can they tell us about the world. In: _____. (Ed.). **Food webs**: integration of patterns and dynamics. New York: Chapman and Hall, 1996. p. 1-22.

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

WOJCIECHOWSKI, M. F. Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): an early 21st century perspective. In: KLITGAARD, B. B.; BRUNEAU, A. (Ed.). **Advances in legume systematics**. Part 10. Higher level systematics. Kew, UK: Royal Botanic Gardens, 2003. p. 5-35.

WOLDA, H. Fluctuations in abundance of tropical insects. **American Naturalist**, v. 112, p. 1017-1045, 1978.

_____. Insect seasonality: why. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 1-18, 1988.

_____. Trends in abundance of tropical forest insects. **Oecologia**, v. 89, p. 47-52, 1992.

WRIGHT, S. J. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. In: SMITH, A. P.; MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L. (Ed.). **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. New York: Chapman & Hall, 1996. p. 440-60.

_____; CORNEJO, F. H. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. **Ecology**, v. 71, n. 3, p. 1165-1175, 1990.

_____; VAN SCHAIK, C. P. Light and the phenology of tropical trees. **The American Naturalist**, v. 143, n. 1, p. 192-199, 1994.

XIONG, S.; NILSSON, C. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. **Journal of Ecology**, v. 87, p. 984-994, 1999.

ZHANG, X. et al. Monitoring vegetation phenology using MODIS. **Remote Sensing of Environment**, v. 84, p. 471–475, 2003.

Apêndice

Apêndice A – Perda de área foliar (média ± erro padrão) por espécie de planta em 2007 e 2008, presença (x) de nectários extraflorais e a fenologia. Legenda: NEFs – nectários extraflorais, FJ = folha jovem (média ± erro padrão), BO = botão, FL = flor, FR = fruto.

Família/Espécie	Mês	Ano		NEFs	Fenologia			
		2007	2008		FJ	BO	FL	FR
Apocynaceae								
Aspidosperma tomentosum Mart.	Jan	12,99 ± 1,64	9,83 ± 1,26	-	0,85 ± 0,16			x
	Fev		10,12 ± 1,22	-	1,03 ± 0,09			x
	Mar		27,43 ± 2,97	-	1,15 ± 0,44			
	Abr	33,95 ± 3,48		-				
	Maio		39,98 ± 3,32	-	0,62 ± 0,18			x
	Jun	49,85 ± 5,04	56,44 ± 3,19	-	0,47 ± 0,10	x		x
	Jul		63,43 ± 3,95	-	0,68 ± 0,14	x		x
	Ago	70,96 ± 4,46	82,61 ± 3,10	-	10,47 ± 3,49			x
	Set		7,46 ± 2,67	-	92,79 ± 3,08	x	x	x
	Out	0,98 ± 0,40	2,38 ± 0,53	-	37,79 ± 3,75	x		
	Nov		4,20 ± 0,45	-	2,03 ± 0,20			
	Dez	0,00	5,82 ± 0,85	-	1,32 ± 0,20			
Hancornia speciosa Gomez	Jan	3,67	11,17	-	2,00			
	Fev		11,83	-	3,00			
	Mar		12,50	-	0,00			
	Abr	57,50		-	0,00			x
	Maio		44,17	-	0,00			
	Jun	96,50	93,83	-	0,00			x

Continua...

Licania humilis Cham. ex Schlecht.	Jul		8,58 ± 5,25	-	0,00	x		
	Ago	49,83 ± 8,17	32,17 ± 21,67	-	0,25 ± 0,25	x		
	Set		1,42 ± 0,92	-	45,00 ± 35,00	x	x	
	Out	5,50 ± 4,00	2,58 ± 1,92	-	25,00 ± 20,31			x
	Nov		4,58 ± 1,75	-	0,00			x
	Dez	19,97 ± 14,58	3,92 ± 2,75	-	4,00 ± 2,27			x
	Jan	36,50	1,33	x	1,00			x
	Fev		2,00	x	0,00			
	Mar		1,67	x	0,00			
	Abr	22,83		x				
	Maio		1,17	x	0,00	x	x	
	Jun	19,17	1,67	x	1,00 ± 0,00	x	x	
	Jul		34,00	x	0,00	x	x	x
	Ago	26,67	18,17	x	0,00	x	x	x
	Set		1,83	x	0,00			x
	Out	1,50	3,67	x	1,00 ± 1,00			x
	Nov		5,83	x	1,00			x
	Dez	1,33	3,50	x	0,00			x
Compositae (Asteraceae)								
Eupatorium cinereo-viride Sch. Bip. Ex Baker	Jan	23,85	0,67	-	20,00			
	Fev		2,33	-	40,00			
	Mar		2,00	-	10,00	x	x	
	Abr	58,67		-				

Continua...

Psidium sp	Mar		16,07 ± 5,30	-	5,60 ± 2,22			
	Abr	7,77 ± 4,40		-				x
	Maio		16,37 ± 5,42	-	3,40 ± 1,17			
	Jun	11,64 ± 5,23	17,83 ± 5,09	-	19,35 ± 6,73			
	Jul		35,52 ± 7,79	-	5,40 ± 2,25			
	Ago	14,24 ± 4,84	25,07 ± 8,86	-	16,66 ± 6,18			
	Set		30,53 ± 9,43	-	0,50 ± 0,31	x		
	Out	6,21 ± 4,61	31,85 ± 5,53	-	27,95 ± 8,59	x	x	
	Nov		34,62 ± 9,31	-	1,50 ± 0,52			x
	Dez	15,05 ± 6,92	39,92 ± 9,06	-	19,00 ± 6,94	x	x	x
	Jan	20,35	38,83	-	2,00			x
	Fev		13,33	-	0,00			
Continua...								
Não identificadas	Mar		15,67	-	0,00			
	Abr	58,33		-				
	Maio		52,33	-	0,00			
	Jun	59,83	83,33	-	0,00			
	Jul		85,00	-	0,00			
	Ago	73,33	100,00	-	0,00			
	Set		1,17	-	60,00			
	Out	67,17	2,50	-	41,50 ± 38,50	x		
	Nov		3,33	-	20,00			
	Dez	38,50	1,00	-	2,00 ± 1,00			x
	Jan	44,70 ± 7,75	17,94 ± 6,64		6,20 ± 3,49			x
	Fev		5,60 ± 0,97		5,57 ± 3,39			x
	Mar		14,91 ± 4,46		4,85 ± 3,10		x	
Não identificadas	Abr	59,79 ± 7,98				x	x	x
	Maio		33,65 ± 10,63		0,69 ± 0,36	x	x	x
	Jun	67,82 ± 7,89	47,23 ± 11,05		8,88 ± 4,30	x	x	x
	Jul		63,23 ± 9,70		0,85 ± 0,44	x	x	x
	Ago	77,50 ± 6,56	64,82 ± 9,14		10,76 ± 4,73	x	x	x
	Set		35,96 ± 11,12		36,23 ± 11,76	x	x	x

Out	$52,13 \pm 10,79$	$14,00 \pm 7,87$	$28,87 \pm 7,02$	x	x
Nov		$15,92 \pm 7,26$	$7,69 \pm 4,15$		x
Dez	$21,83 \pm 8,74$	$13,21 \pm 5,55$	$9,04 \pm 3,95$		x