

Relação entre diferentes espécies de formigas e a mirmecófito *Cordia nodosa* Lamarck (Boraginaceae) em áreas de mata ripária na Amazônia mato-grossense

Thiago Junqueira IZZO¹, Adarilda PETINI-BENELLI²

RESUMO

Os benefícios obtidos por um organismo em uma associação mutualística podem variar em função de fatores ambientais, bem como entre as diferentes espécies que podem estar associadas. Neste trabalho demonstramos que quatro espécies de formigas, *Crematogaster brasiliensis*, *Allomerus octoarticulatus* e duas não identificadas do gênero *Azteca* podem ser encontradas associadas à mirmecófito *Cordia nodosa* em florestas ripárias sul-amazônicas. Essa composição de espécies de formigas é mais similar a encontrada na Amazônia Andina do que aquela da Amazônia Central brasileira. A colonização por formigas parece ser determinante, pois diminuiu a herbivoria e, consequentemente, aumentou a probabilidade de *C. nodosa* produzir frutos. Adicionalmente, mesmo não havendo diferença na herbivoria entre plantas colonizadas pelas diferentes espécies de formigas, a probabilidade de uma planta colonizada por formigas do gênero *Allomerus* produzir frutos é menor do que quando colonizadas pelas outras espécies de formigas. Esse estudo demonstra a dependência de *C. nodosa* pela colonização de formigas para sua reprodução. Contudo, conforme outros estudos realizados em outras áreas da Amazônia demonstram, nossos resultados também sugerem que *Allomerus* pode estar castrando as plantas hospedeiras, agindo como parasita em toda a sua distribuição geográfica.

PALAVRAS-CHAVE: Mirmecófito, *Cordia nodosa*, formigas, mutualismo.

Relationship among different plant-ants and its myrmecophyte host *Cordia nodosa* Lamarck (Boraginaceae) in a riparian Mato Grosso Amazonian forest

ABSTRACT

The benefits obtained by an organism when involved in a mutualistic interaction vary depending on environmental factors, as well as among the identity of the involved species. In this study, we showed that four ant species, *Crematogaster brasiliensis*, *Allomerus octoarticulatus*, and two unidentified *Azteca* species can be found associated to the myrmecophyte *Cordia nodosa* in riparian forests in the South of Amazonia. This composition of ant-associated species is more similar in forests of Andean Amazon than in Central Amazonia. The colonization of an ant colony on *C. nodosa* seems to be vital in order to decrease herbivory, as increased the probability of a plant sets fruits. Moreover, even though we did not find significant differences in herbivory among plants colonized by different ant species, the probability of a plant produces fruits is much lower when it is colonized by *Allomerus* ants. Overall, this study shows that *C. nodosa* depends on ants to reproduce. However, based on other empirical studies across the Amazon, our results also suggest that *Allomerus* ants can act as flower castrator, acting as a parasite over its geographic range.

KEYWORDS: South Amazonian forest, myrmecophyte, *Cordia nodosa*, mutualismo

¹ Universidade Federal de Mato Grosso, E-mail: izzothiago@gmail.com

² UFMT, E-mail: ada.benelli@gmail.com

INTRODUÇÃO

Mutualismos são relações interespecíficas onde ambas as espécies envolvidas obtêm benefícios maiores que os custos de se estar associado (Bronstein 2001). Existem diversos benefícios obtidos nessas associações como, por exemplo, a defesa contra inimigos, a dispersão de seus gametas ou a obtenção de nutrientes (Oliveira *et al.* 1987; Bronstein 2001; Itino *et al.* 2001; Oliveira *et al.* 2002; Heil e Mckey 2003; Solano e Dejean 2003; Mayer *et al.* 2008). Dentre os exemplos de mutualismo, um dos mais bem estudados mutualismos são relações entre formigas e plantas (Heil e Mckey 2003; Del-Claro 2004; Byk e Del-Claro 2010; Cardel e Koptur 2010). Uma grande quantidade de espécies de plantas tropicais oferece néctar extrafloral às formigas em troca de defesa contra herbívoros, sendo que essas associações, normalmente envolvem espécies de formigas generalistas (Del-Claro e Oliveira 2000; Frederickson 2005; Rico-Gray e Oliveira 2007; Del-Claro 2004). Em casos mais específicos, plantas chamadas mirmecófitas, podem também oferecer estruturas ocas para formigas especializadas nidificarem (Fonseca e Ganade 1996; Vasconcelos e Davidson 2000; Solano *et al.* 2005; Edwards e Yu 2008). Espécies de formigas que se associam a mirmecófitas geralmente desenvolvem uma forte relação de fidelidade com a planta hospedeira (Bronstein *et al.* 2006), mas raramente há associações espécie-específicas (Fonseca e Ganade 1996; Guimarães *et al.* 2007). No caso da associação com mirmecófitas o alto investimento na produção dessas estruturas ocas, chamadas domáceas, é compensado por manter uma colônia por um longo período patrulhando as folhas (Bronstein 1998; Solano *et al.* 2005). Porém, como em qualquer associação, o benefício obtido pela planta varia em função da qualidade da formiga como defensora (e.g. Dejean *et al.* 2004). Em alguns casos as formigas podem não fornecer nenhum benefício à planta, podendo ser categorizadas como parasitas (Bronstein 2001; Yu 2001; Byk e Del Claro 2010).

Em estudos realizados com a mirmecófita *Cordia nodosa* Lamarck (Boraginaceae) em florestas tropicais no Peru, Yu e Pierce (1998) registraram que 90% das plantas analisadas encontravam-se habitadas por colônias da formiga *Allomerus octoarticulatus* Mayr (Myrmicinae) e *Azteca* sp. Forel (Dolichoderinae). Ambas as espécies de formiga defendem a planta hospedeira, sendo eficientes em localizar e retirar herbívoros (Frederickson 2005). Contudo, *A. octoarticulatus* corta as inflorescências de *C. nodosa*, promovendo um redirecionamento do investimento em reprodução para crescimento vegetativo (Frederickson 2005; Edwards e Yu 2008). Plantas ocupadas por *Allomerus* conseguem se reproduzir apenas quando inflorescências são produzidas em locais pouco usuais, longe do alcance da formiga (Edwards e Yu 2008). Neste caso, *Allomerus* pode ser considerado um pior parceiro que *Azteca* (Yu e Pierce 1998).

C. nodosa é uma planta mirmecófita de ampla distribuição na América tropical. A espécie é herbácea-arbustiva, que pode atingir até 3 m de altura, com caules densamente bifurcados com uma folha na base, em cuja junção forma-se estrutura oca denominada domácea. Porém, em alguns casos, principalmente na Amazonia peruana *C. nodosa* pode ocorrer como árvore de sub-bosque (Yu e Pierce 1998). As folhas de *C. nodosa* são opostas ou verticiladas e a inflorescência cimosa. As flores são actinomorfas e os frutos tipo drupa amarelos ou vermelhos quando maduros (Ribeiro 1999). As domáceas de *C. nodosa* são utilizadas como abrigos por diversas espécies de formigas e outros invertebrados (Ribeiro 1999). Logo, ao longo de sua distribuição, a fauna associada pode variar. Por exemplo, embora seja comum no Peru e Venezuela (Yu e Pierce 1998; Dejean *et al.* 2004), não há registros de *C. nodosa* associada a *Allomerus* na Amazônia Central (Bruna *et al.* 2005) e aparentemente também não há para a floresta atlântica nordestina (Inara Leal e Gustavo Romero, comm. pess.). Adicionalmente, os benefícios de um mutualismo podem variar em função de características bióticas e abióticas (Thompson e Pellmyr 1992; Bronstein 1998) bem como entre populações distintas, isoladas geograficamente, gerando mosaicos de interações com padrões co-evolutivos próprios (Thompson 2005). Logo, faz-se importante o estudo de um mesmo sistema em diferentes regiões geográficas, a fim de se determinar se há variação nas formigas ocupantes, bem como se a relação varia geograficamente. Neste contexto, os objetivos deste estudo foram: 1) identificar quais espécies de formigas estão associadas à *C. nodosa* em uma área de floresta Amazônica Meridional, determinando quais as espécies especialistas e quais as oportunistas, 2) determinar se a herbivoria varia entre espécies de formiga associadas e, 3) determinar se a produção de frutos é afetada pela espécie de formiga associada.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O estudo foi realizado no período de 10 a 13 de outubro de 2009, na Fazenda São Nicolau, Município de Cotriguaçu, estado de Mato Grosso, em área de mata ripária à margem esquerda do rio Juruena, afluente do rio Tapajós. A Fazenda São Nicolau apresenta extensa área de mata ciliar (-1.000 hectares) bem preservada (S 09°50'24.8" W 058°15'17.0"). A fazenda compreende uma área de 10.134,43 hectares, sendo 6.932,64 de florestas parcialmente exploradas, 500 hectares de preservação permanente e 2.500 na forma de pastagem com reflorestamento (Silva 2008; Silva 2009). O clima é tropical chuvoso com tipo "Am" de Koppen, que intercala período chuvoso e pequeno período de seca. Temperatura média varia entre 23 e 25 °C. A fitofisionomia é a Floresta Ombrófila Aberta com Formação Submontana com Palmeiras (Silva 2008). A fauna existente na Fazenda São Nicolau

ainda é pouco conhecida, com apenas um estudo concluído e divulgado até o momento, sobre a diversidade de insetos em diversos pontos das várias formações fitofisionômicas da Fazenda, realizado por Silva (2009).

Delineamento Experimental

Na faixa de mata ripária, foram estabelecidos dois transectos de 500 m de comprimento por 10 m de largura, distantes entre si ~2.000 m. Esses transectos foram percorridos e todas as plantas de *C. nodosa* encontradas nessa área foram utilizadas no estudo. Para cada indivíduo encontrado foram registrados o número de domáceas, a presença e a quantidade de frutos e presença de colônias de formigas. Quando foram encontradas formigas, 10 operárias por planta foram coletadas para identificação. Adicionalmente, foi registrado o percentual de folhas que apresentavam área removida por herbívoros. Neste caso, foram contabilizados apenas folhas com 20% ou mais de área removida e dividido pelo número total de folhas na planta. A herbivoria foi avaliada visualmente, com auxílio de um papel milimetrado como escala.

Coletamos amostra de caule, folhas com domáceas e frutos para herborização. Essa amostra (n° de coleta FSN-003) foi depositada no Herbário UFMT, da Universidade Federal de Mato Grosso, Campus Cuiabá. As amostras de formigas foram identificadas no Laboratório de Entomologia do Departamento de Zoologia da UFMT e serão incorporadas a coleção entomológica da instituição.

Análise dos Dados

As plantas colonizadas por *Crematogaster brasiliensis* Mayr foram excluídas dos testes estatísticos pelo baixo número amostral, não permitindo a comparação estatística. Essas plantas, porém permaneceram para as análises gráficas, pois sua influência nas variáveis medidas não foi muito diferente da média para as outras espécies. Estes resultados comparativos focam apenas balizar futuros estudos. Indivíduos de *C. nodosa* que apresentaram apenas a rainha foram categorizados como “vazios” nos testes estatísticos. Isto foi feito porque essas plantas, colonizadas recentemente, não possuíam colônia efetiva que pudesse exercer influência sobre as variáveis medidas.

Para determinar se a presença de formigas influencia a porcentagem de folhas com mais de 20% de área removida por herbívoros, foi feita uma análise de covariância e tamanho da planta (número de domáceas). Neste caso, a presença de formigas (independente da espécie) foi o fator, e o tamanho da planta foi a covariável. Posteriormente foi feita uma Anova, a fim de se determinar se há diferença na herbivoria de plantas ocupadas por diferentes espécies de formigas. Neste último caso, foram utilizadas apenas as plantas colonizadas e os fatores foram espécies de formigas.

Para determinar se a probabilidade de uma planta produzir frutos está relacionada com o fato de estar colonizada ou com a porcentagem de folhas que apresentem mais de 20% de área removida por herbívoros, foi feita uma regressão probit múltipla. Neste caso a variável resposta foi binomial, onde a planta produziu ou não frutos; e os fatores foram porcentagem de folhas com marcas de herbívoros, estar ou não colonizada por formigas e tamanho da planta (número de domáceas). A *posteriori* foi realizado teste G, a fim de se determinar se plantas colonizadas por diferentes espécies de formigas apresentam freqüências diferentes de produção de frutos. Todas as análises foram feitas no programa Systat 11.0 (Wilkinson 1996).

RESULTADOS

Foram encontrados 63 indivíduos de *Cordia nodosa* ao longo dos 10.000 m² de trilhas percorridas. Destes, 41 abrigavam colônias de formigas. Em oito destas plantas foram encontradas *Allomerus octoarticulatus* Mayr (*latu sensu* – ver Fernandez 2007), 29 colonizadas por duas espécies não identificadas de *Azteca* Forel, sendo nove por *Azteca* sp1 e 16 por *Azteca* sp2, e quatro colonizadas por *Crematogaster brasiliensis*.

A porcentagem de folhas que apresentam mais de 20% de área removida por herbívoros não foi relacionada com o número de domáceas da planta (Ancova; $F_{60,1} = 0,136$; $p = 0,713$), mas em plantas que não abrigam colônias (média=47,09; desvio padrão (DP) = 30,02), a área removida foi duas vezes maior que em plantas que possuem formigas (média = 20,3; DP = 21,9; $F_{60,1} = 14,23$; $p < 0,001$). Porém, não foi observada diferença na porcentagem de folhas que apresentam mais de 20% da área consumida entre as espécies de formigas residentes quando analisamos apenas as plantas colonizadas (Anova, $F_{2,32} = 0,714$; $p = 0,416$) (Figura 1).

A freqüência de plantas produzindo frutos não se mostrou relacionada com o número de domáceas (regressão probit; $t = -0,67$; $p = 0,5$), mas se mostrou negativamente relacionada com porcentagem de folhas apresentando mais de 20% de área removida por herbívoros nas plantas (regressão probit; $t = 2,25$; $p = 0,045$). Além disso, a presença da formiga foi determinante sobre a produção de frutos (regressão probit; $t = 2,4$; $p = 0,025$). Porém, nesse caso, a proporção de plantas produzindo frutos variou entre as espécies de formigas residentes ($G_{2,33} = 7,06$; $p = 0,028$). De fato, apenas uma planta colonizada por *A. octoarticulatus* apresentava infrutecência, enquanto estas foram encontradas em sete plantas colonizadas por *Azteca* sp1 ($G_{1,24} = 5,55$, $p = 0,019$) e nove plantas colonizadas por *Azteca* sp2 ($G_{1,24} = 5,9$, $p = 0,015$). Não houve diferença nas proporções de plantas produzindo frutos, entre plantas colonizadas pelas duas espécies de *Azteca* ($G_{1,24} = 0,04$, $p = 0,835$).

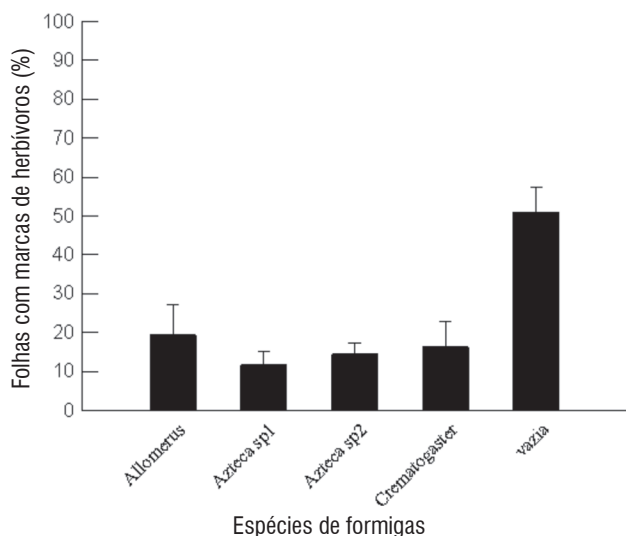


Figura 1- Proporção média (+E.P.) de folhas por indivíduo de *Cordia nodosa* que apresentaram mais de 20% de sua área removida por herbívoros quando colonizadas por *Allomerus octoarticulatus*, *Azteca* sp.1; *Azteca* sp2. *Crematogaster brasiliensis* ou não se apresentavam colonizadas por formigas (vazias), encontradas em uma área de mata ripária na Fazenda São Nicolau, Cotriguaçu, MT.

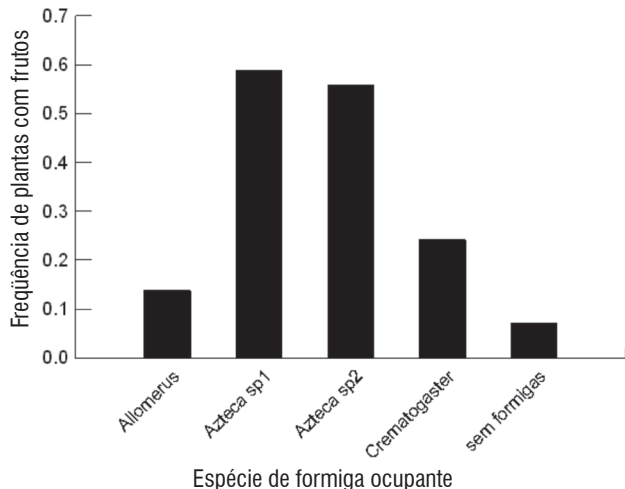


Figura 2 - Proporção de indivíduos de *Cordia nodosa* que apresentavam frutos quando colonizadas por *Allomerus octoarticulatus*, *Azteca* sp.1; *Azteca* sp2. *Crematogaster brasiliensis* ou não se apresentavam colonizadas por formigas (vazias), encontradas em uma área de mata ripária na Fazenda São Nicolau, Cotriguaçu, MT.

DISCUSSÃO

As espécies de formigas associadas, bem como a dependência da planta por um parceiro, podem variar ao longo da área de distribuição de uma dada planta mirmecófita (Thompson 2005; Morais e Vasconcelos 2009). Das quatro espécies encontradas nidificando em *Cordia nodosa* na área de

estudo, uma, *Cr. brasiliensis*, é uma espécie conhecidamente oportunista, sendo encontrada em diversos ambientes na Amazonia (Longino 2003). Das outras espécies, *A. octoarticulatus* já foi registrada em *C. nodosa* para o Peru (Yu e Pierce 1998; Edwards *et al.* 2007; Edwards e Yu 2008; Edwards *et al.* 2010) e Guiana Francesa (Solano *et al.* 2003; Dejean *et al.* 2004). Não podemos afirmar que as espécies de *Azteca* são as mesmas das encontradas em outros locais, pois dada a dificuldade de identificação de *Azteca* (Cuezzo 2003), ambos os estudos (assim como o presente) as identificam apenas como morfoespécies. Isto ressalta a importância de uma revisão para o gênero. Contudo, a fauna da área de estudo parece mais similar a Amazônia andina que a Amazônia Central, dada a presença de *Allomerus* e *Azteca* conjuntamente.

A presença de formigas foi determinante na redução da herbivoria. E, como esperado, com a diminuição da herbivoria observamos aumento na probabilidade de uma planta produzir frutos (Vasconcelos e Davidson 2000). As diferentes espécies de formigas encontradas associadas à *C. nodosa*, parecem fornecer benefícios diferentes. Diferentes espécies possuem comportamentos diferentes, que se refletem em características importantes relativas a defesa da planta hospedeira, como forrageamento e agressividade (eg. Dejean *et al.* 2004; Frederickson 2005). Não observamos relação entre a identidade das formigas ocupantes com a defesa da planta hospedeira contra herbívoros. Porém, a produção de frutos foi bastante diferente entre plantas que abrigam diferentes espécies de formigas. A reprodução de *C. nodosa* parece ocorrer primariamente apenas nos indivíduos colonizados por *Azteca* spp. (ver Frederickson 2005) Embora observamos que em plantas associadas a *A. octoarticulatus*, a produção de frutos em baixa quantidade pode ocorrer em ramos mais afastados dos pontos de patrulhamento das formigas (Edwards e Yu 2008). Mesmo não havendo observações diretas do comportamento em si, esta baixa quantidade de frutos em plantas colonizadas por *Allomerus*, aliado com a baixa herbivoria, sugere uma castração floral por *A. octoarticulatus*.

A castração parasítica já foi observada em *C. nodosa* ocupada por formigas do genero *Allomerus* em outras regiões da Amazônia (Yu e Pierce 1998; Frederickson 2005). Esta castração também foi observada em outras espécies de plantas mirmecófitas, como *Hirtella myrmecophila* Pilger ex Ule (Izzo e Vasconcelos 2002). Como colônias são limitadas pela disponibilidade de espaço (Fonseca 1999), o corte das estruturas reprodutivas é uma forma da colônia modificar a alocação de energia da planta hospedeira, de produção de estruturas reprodutivas para produção de estruturas vegetativas, ou mais domáceas (Yu e Pierce 1998).

Em conjunto com estudos previamente publicados (Yu e Pierce 1998; Dejean *et al.* 2004; Frederickson 2005), nossos resultados apontam que em toda a área de distribuição

geográfica de *C. nodosa* parece muito mais vantajoso estar associada a formigas do gênero *Azteca*, que associada a qualquer outra espécie de formiga estudada até agora. Porém, considerando que mesmo se reproduzindo em menor quantidade e frequência (Izzo e Vasconcelos 2002; Edwards e Yu 2008), formigas do gênero *Allomerus* defendem eficazmente a planta hospedeira. Isso pode garantir que plantas jovens consigam atingir a maturidade, bem como uma maior sobrevivência da planta adulta (Izzo e Vasconcelos 2002). Há indícios que a única planta não colonizada encontrada produzindo frutos havia possuído colônia, mas a perdeu recentemente. Desta forma, para garantir a reprodução e sobrevivência, pode ser mais vantajoso para *C. nodosa*, ter *Allomerus* como “parceira” do que abrigar formiga alguma. Estudos detalhados e padronizados de como o sistema se comporta em diversos pontos da distribuição geográfica de *C. nodosa* fornecerão informações importantes para se compreender padrões co-evolutivos envolvendo formigas e plantas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Fazenda São Nicolau/ONF-Brasil/Pegeout, por ceder as condições logísticas que tornaram possível a realização desse trabalho. Agradecemos ao Prof. Dr. Rafael Arruda pelo apoio técnico e supervisão durante as atividades e leitura crítica das primeiras versões. Também agradecemos aos dois referees anônimos pelas excelentes contribuições neste estudo. A primeira autora agradece à Capes pela bolsa e ao programa de pós-graduação pelo apoio logístico. O segundo autor agradece ao CNPq proc. num. 552680/2006-0 e 490518/2006-0.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Bronstein, J.L. 1998. The contribution of plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica*, 30:150-161.
- Bronstein, J.L. 2001. The Cost of Mutualism. *American Zoology*, 41: 825-839.
- Bronstein, J.L.; Alarcón, R.; Geber, M. 2006. The evolution of plant-insect mutualism. *New Phytologist*, 172: 412-428.
- Bruna, E.M.; Vasconcelos, H.L.; Heredia, S. 2005. The effect of habitat fragmentation on communities of mutualists: Amazonian ants and their host plants. *Biology Conservation* 124: 209–216.
- Byk, J.; Del-Claro, K. 2010. Nectar- and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivore: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. *Acta Ethologica* 13: 33-38.
- Cardel, Y.J.; Koptur, S. 2010. Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. *International Journal of Plant Sciences*, 171: 283-292.
- Cuezzo, F. 2003. Dolichoderinae, p. 291-298. In: Fernández, F. (ed.). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Bogotá, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Dejean, A.; Quilinchini, A.; Delabie, J.H.; Orivel, J.; Corbara, B.; Gibernau, M. 2004. Influence of its associated ant species on the life history of the myrmecophyte *Cordia nodosa* in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 20(6): 701-704. doi: 10.1017/S02664667400183X.
- Del-Claro, K. 2004. Multitrophic Relationships, Conditional Mutualisms, and the Study of Interaction Biodiversity in Tropical Savannas. *Neotropical Entomology*, 33(6): 665-672.
- Del-Claro, K; Oliveira, P.S. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia*, 124: 156-165.
- Edwards, D.P.; Arauco, R.; Hassall, M.; Sutherland, W.J.; Chamberlain, K.; Wadhams, L.J.; Yu, D.W. 2007. Protection in an ant-plant mutualism: an adaptation or a sensory trap? *Animal Behaviour*, 74: 377-385.
- Edwards, D.P.; Yu, D.W. 2008. Tolerating castration by hiding flowers in plain sight. *Behavior Ecology Sociobiology*, 63: 95-102.
- Edwards, D.P.; Hassall, M.; Sutherland, W.J.; Yu, D.W. 2010. Selection for protection in an ant-plant mutualism: host sanctions, host modularity, and the principal –agent game. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 273: 595-602.
- Fernandez, F. 2007. The myrmicine ant genus *Allomerus* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) El género de hormigas Myrmicinae *Allomerus* Mayr. *Caldasia*, 29: 159-175.
- Fonseca, C.R. 1999. Amazonian ant–plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 807–825
- Fonseca, C.R.; Ganade, G. 1996. Asymmetries, Compartments and Null Interactions in an Amazonian Ant-Plant Community. *The Journal of Animal Ecology*, 65: 339-347.
- Frederickson, M.E. 2005. Ant species confer different partner benefits on two neotropical myrmecophytes. *Oecologia*, 143: 387-395.
- Guimarães Jr.; P.R.; Rico-Gray, V.; Oliveira, P.S.; Izzo, T.J.; Reis, S.F.; Thompson, J.N. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology*, 17: 1797-1803
- Heil, M.; Mckey, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 425-553
- Itino, T.; Itioka, T.; Hatada, A.; Hamid, A.A. 2001. Effects of food rewards offered by ant-plant *Macaranga* on the colony size of ants. *Ecological Research* 16: 775-786.
- Izzo, T.J.; Vasconcelos, H.L. 2002. Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. *Oecologia*, 133: 200–205.
- Longino, J.T. 2003. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa*, 151: 1-150

- Mayer, V.; Schaber, D.; Hadacek, F. 2008. Volatiles of myrmecophytic *Piper* plants signal stem tissue damage to inhabiting *Pheidole* ant-partners. *Journal of Ecology*, 96: 962-970.
- Morais, S.C.; Vasconcelos, H.L. 2009. Long-term persistence of a Neotropical ant-plant population in the absence of obligate plant-ants. *Ecology*, 90: 2375-2383.
- Oliveira, P.S.; Silva, A.S.; Martins, A.B. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia*, 74: 228-230.
- Oliveira, P.S.; Freitas, A.V.L.; Del-Claro, K. 2002. Ant Foraging on Plant Foliage: Contrasting Effects on the Behavioral Ecology of Insects Herbivores, p. 287-305. In: Oliveira, P.S.; Marquis, R.J. (editors). *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, NY.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. *Flora of the Ducke Reserve - Guide of identification of the vascular plants of a land-firm forest in the Central Amazonian*. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA. 816 pp. (in Portuguese).
- Rico-Gray, V.; Oliveira, P.S. 2007. *The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions*. The University of Chicago Press, Chicago. 331 pp.
- Silva, L.M. 2008. *Classification of areas of mixing reforestations using multivariate analysis, in Cotriguaçu-MT*. Dissertação de Mestrado, Faculdade de Engenharia Florestal, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Mato Grosso. 88 pp. (in Portuguese)
- Silva, M.M. 2009. *Diversity of insects in different forest environments in the city of Cotriguaçu, state of Mato Grosso*. Dissertação de Mestrado, Faculdade de Engenharia Florestal, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Mato Grosso. 111 pp. (in Portuguese)
- Solano, P.J.; Dejean, A. 2003. Ant-fed plants: comparison between three geophytic myrmecophytes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 433-439.
- Solano, P.J.; Durou, S.; Corbara, B.; Quilichini, A.; Cerdan, P.; Belin-Depoux, M.; Delabie, J.H.C.; Dejean, A. 2003. Myrmecophytes of the Understory of French Guianian Rainforests: Their Distribution and Their Associated ants. *Sociobiology*, 41(2): 1-10.
- Solano, P.J.; Belin-Depoux, M.; Dejean, A. 2005. Formation and structure of food bodies in *Cordia nodosa* (Boraginaceae). *C. R. Biologies*, 328: 642-647.
- Thompson, J.N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*, Chicago, University of Chicago Press. 443 pp.
- Thompson, J.N.; Pellmyr, O. 1992. Mutualism with pollinating seed parasites amid co-pollinators: constraints on specialization. *Ecology*, 73: 1780-1791.
- Vasconcelos, H.L.; Davidson, D.W. 2000. Relationship between Plant Size and Ant Associates in Two Amazonian Ant-Plants. *Biotropica*, 32: 100-101.
- Wilkinson, L. 1996. *SYSTAT 8.0 for Windows: Statistics*. SPSS Inc., Chicago, IL. 676pp.
- Yu, D.W. 2001. Parasites of mutualisms. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 529-546.
- Yu, D.W.; Pierce, N.E. 1998. A castration parasite of an ant-plant mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 265: 375-382.

Recebido em 05/05/2010

Aceito em 15/07/2010