



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE GOIÁS
CAMPUS MORRINHOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *Stricto Sensu* EM AMBIENTE E SOCIEDADE

GABRIELLA AGUIAR BATISTA

ECOLOGIA DE INTERAÇÕES ENTRE *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (FABACEAE, MIMOSOIDEAE), FORMIGAS E HERBÍVOROS ASSOCIADOS: PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DA DEFESA ANTI-HERBIVORIA

MORRINHOS - GO
2016

GABRIELLA AGUIAR BATISTA

ECOLOGIA DE INTERAÇÕES ENTRE *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (FABACEAE, MIMOSOIDEAE), FORMIGAS E HERBÍVOROS ASSOCIADOS: PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DA DEFESA ANTI-HERBIVORIA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *stricto sensu* em Ambiente e Sociedade, da Universidade Estadual de Goiás, como parte das exigências para o título de Mestre em Ambiente e Sociedade.

Orientador: Prof. Dr. Everton Tizo-Pedroso

Coorientador: Prof. Dr. Kleber Del-Claro

MORRINHOS - GO
2016

GABRIELLA AGUIAR BATISTA

ECOLOGIA DE INTERAÇÕES ENTRE *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (FABACEAE, MIMOSOIDEAE), FORMIGAS E HERBÍVOROS ASSOCIADOS: PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DA DEFESA ANTI-HERBIVORIA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *stricto sensu* em Ambiente e Sociedade, da Universidade Estadual de Goiás, como parte das exigências para o título de Mestre em Ambiente e Sociedade.

Orientador: Prof. Dr. Everton Tizo-Pedroso

Coorientador: Prof. Dr. Kleber Del-Claro

APROVADA em _____ de Agosto de 2016.

Prof. Dr. Everton Tizo-Pedroso
Universidade Estadual de Goiás

Prof. Dra. Vanessa Stefani Sul Moreira
Universidade Federal de Uberlândia

Prof. Dra. Marcela Yamamoto
Universidade Estadual de Goiás

MORRINHOS - GO
2016



Dedico esta dissertação a meus pais, que sempre me apoiaram, e que sempre lutaram para me permitir chegar onde estou e que são a minha fonte de inspiração nesta vida!



AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço a Deus, por ter me dado forças para chegar até aqui, pois sem ele eu nada conseguiria! A Deus por tudo nesta vida!

A meus pais Cleusa Resende de Aguiar Batista e Juarez Batista, pela dedicação e pelo apoio que sempre me deram e principalmente pelo incentivo aos meus estudos! Pai e Mãe, amo vocês! Ah! Em especial a minha supermãe, por me auxiliar nas idas a campo e coleta de dados! (rs) Mãe, amo muito você!

Agradeço imensamente a competência e perspicácia do Professor Everton Tizo Pedroso, meu orientador, em que eu me espelho bastante, por me incentivar, e me ensinar a fazer ciência com toda a dedicação do mundo! Grata também pela paciência, por me fazer aprender “andar sozinha” e amadurecer profissionalmente.

Ao professor Dr. Kleber Del-Claro pelas significativas contribuições para o aperfeiçoamento desta dissertação, o meu muito obrigada!

As contribuições dos Professores Jales Teixeira Chaves Filho, Doutor em Botânica e Marcos Antônio Pesquero pela presença no exame de qualificação e pelas significativas contribuições para o aperfeiçoamento desta dissertação.

A todos os colegas do LECA (Laboratório de Ecologia Comportamental de Aracnídeos) pelo convívio e auxílio em qualquer dúvida ou problema que surgisse. E claro agradecimento especial à Renan Filgueiras Ribeiro, Alinne Ferreira Silva Tizo e Nelson Carlos Rosa, pela colaboração e ajuda no campo. Agradeço também especialmente ao amigo Danillo Aquino Machado Biete, obrigada pela imensa ajuda em campo companheiro! E também a Flávia Cristina Costa Gomes, o meu super obrigada. Obrigada por tudo!

Aos que se tornaram amigos nesses dois anos de mestrado: Wélida Flávio e Sandro Batista, obrigado pela amizade! Aos amigos do NEOB (Núcleo de Estudos em Ornitologia e Bioacústica) Grazielle Alves Campos e Alisson Vinicius Pereira pelo companheirismo em todas as horas. Aos amigos de longa data, Jéssica Vieira pela força nos momentos difíceis e pela ajuda na identificação das formigas.

À direção do Parque Natural de Morrinhos – Jatobá Centenário pela permissão da realização deste trabalho. A Universidade Estadual de Goiás e ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Ambiente e Sociedade.

A FAPEG ao apoio financeiro disponibilizado. As interações por me possibilitarem explorar um pouquinho deste universo fantástico!



"Quando o homem aprende a respeitar até o menor ser da criação, seja animal ou vegetal, ninguém precisará ensiná-lo a amar seu semelhante" (Albert Schweitzer, Nobel da Paz, 1952).

RESUMO

Batista, Gabriella Aguiar. **Ecologia de interações entre *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (Fabaceae, Mimosoideae), formigas e herbívoros associados: padrões espaço-temporais da defesa anti-herbivoria.** Dissertação de Mestrado em Ambiente e Sociedade. UEG. Morrinhos-GO. 77 p.

As interações interespecíficas ampliam a complexidade dos ecossistemas e a diversidade. Entretanto, impactos ambientais podem afetar a dinâmica das populações de artrópodes e as relações que estabelecem com as plantas, gerando nessas últimas diferenças em sua simetria. O presente estudo analisou os padrões espaço-temporais das relações ecológicas entre uma população de *Inga sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae), seus insetos herbívoros e as formigas mutualistas em uma mata mesofítica em Morrinhos, na região sudeste de Goiás. As amostragens foram feitas na borda (região antropizada) e no interior (preservado) da vegetação entre dezembro de 2014 e fevereiro de 2016. Hipotetizamos que no interior, mais preservado, as formigas seriam mais eficientes na proteção das plantas, que consequentemente teriam menor assimetria foliar. Foram amostrados 45 indivíduos de *I. sessilis* (Fabaceae) em cada extrato da vegetação. Os insetos herbívoros e formigas visitantes foram quantificados e o papel das formigas na inibição da herbivoria foi testado. As taxas de herbivoria, assimetria flutuante e a presença de compostos secundários de defesa foram comparadas entre plantas de borda e interior. Verificou-se que quatro espécies de formigas foram mais abundantes no sistema estudado: *Camponotus lespeyii*, *Crematogaster limata*, *Ectatomma tuberculatum* e *Wasmannia auropunctata*. As proporções de áreas foliares consumidas por herbívoros foi semelhante entre plantas com e sem formigas. Além disso, houve diferença nas medidas entre os lados esquerdo e direito das folhas, indicando a presença de assimetria direcional em plantas localizadas no interior da vegetação. Por fim, os compostos secundários foram mais importantes na defesa contra a herbivoria, do que a associação com as formigas. Tais efeitos podem ter reduzido consideravelmente as populações de insetos herbívoros, interferindo assim nas relações estabelecidas com as formigas, enfraquecendo as relações mutualísticas.

Palavras-chave: Defesas em plantas. Mutualismo. Fragmentação. Efeitos de borda. Fabaceae.

ABSTRACT

Batista, Gabriella Aguiar. **Ecology of the interactions among *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (Fabaceae, Mimosoideae), ants and herbivores associated: patterns of spatio-temporal anti-herbivory defense.** Master of Science thesis in Environment and Society. UEG. Morrinhos-GO. 77 p.

The interspecific interactions s increased the ecosystems complexity and diversity.. However, environmental impacts can affect the arthropods population dynamics and the relationships they establish with the plants, generating these last differences in their symmetry. The present study analyzed the spatiotemporal patterns of ecological interactions established among a population of *Inga sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae), their herbivores insect and mutualist ants in a of mesophytic forest fragment in City of Morrinhos, in Southeast of Goiás State, Brazil. Field samplings were made at the edge (anthropic region) and the interior (preserved) of vegetation from December 2014 up to February 2016. We hypothesize that in the interior, better preserved, the ants would be more effective in herbivory avoidance, which in turn would lower leaf asymmetry. We sampled 45 individuals of *I. sessilis* (Fabaceae). The herbivorous insects and visiting ant species were quantified and the role of ants on inhibition of herbivory was tested. The herbivores damage the floating asymmetry and the presence of secondary defense compounds were compared between edge and interior plants. Moreover, it was analyzed the importance of secondary metabolites on herbivory avoidance. Four species of ants were more abundant in the studied system (*Camponotus lespesii*, *Crematogaster limata*, *Ectatomma tuberculatum* e *Wasmannia auropunctata*). The proportion of leaf consumed by herbivores were similar among plants with and without ants. Furthermore, there was difference in measurements between the left and right sides of the leaves, indicating the presence of directional asymmetry in plants located within the vegetation. Finally, the secondary compounds were more important to defense against herbivory than defense provide by ants. The studied area probably suffers by intense fragmentation and edge effects. Such effects can considerably reduce the populations of herbivorous insects, weakening the mutualism between plants and ants.

Keywords: Defenses in plants. Mutualism. Habitat fragmentation. Edge effect. Fabaceae.



SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	9
1.1 A fragmentação florestal e seus efeitos sob as interações ecológicas	10
1.2 As Interações ecológicas e a herbivoria	11
1.3 Mecanismos de defesa em plantas e assimetria flutuante.....	12
1.4 Interações ecológicas e o gênero <i>Inga</i>	15
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	18
2.1 A herbivoria: uma poderosa relação ecológica.....	18
2.2 Fragmentação e os efeitos de borda sobre as interações ecológicas.....	22
2.3 <i>Inga sessilis</i> Vellozo Martius (FABACEAE, MIMOSOIDEAE)	24
2.4 Mecanismos de defesa química em <i>Inga</i>	25
2.5 Mecanismos e acúmulos de metabólitos secundários durante o desenvolvimento foliar em <i>Inga sessilis</i>	27
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	31
2.1 Área de estudo	31
2.2 Planta hospedeira.....	32
2.3 Fenofases de <i>Inga sessilis</i>	33
2.4 Levantamento dos insetos visitantes e insetos herbívoros	33
2.5 Levantamento das espécies de formigas.....	34
2.6 Análise da herbivoria e anti-herbivoria	34
2.7 Assimetria flutuante e relação com herbivoria	35
2.8 Análises da composição e defesa química das plantas	37
2.8.1 Extração de compostos fenólicos	38
a) Polifenóis.....	38
b) Flavonoides	38
2.8.2 Terpenos	39
3 RESULTADOS	40
3.1 Análise de fenofase de <i>Inga sessilis</i> (Fabaceae, Mimosoideae) e atividades de NEFs	40
3.2 Análise de insetos visitantes e insetos herbívoros associados à <i>Inga sessilis</i> por meio de abundância e riqueza de espécies	41
3.4 Variação temporal na abundância de formigas associadas aos NEFs de <i>Inga sessilis</i>	44
3.5 Análises de herbivoria e anti-herbivoria em <i>Inga sessilis</i>	48
3.6 Assimetria flutuante e relação com herbivoria	52
3.7 Análises da composição e defesa química das plantas	53
4 DISCUSSÃO	56
5 CONCLUSÃO.....	63
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64

1 INTRODUÇÃO

As plantas formam o alicerce das cadeias tróficas, sendo a base nutricional para os animais herbívoros. A herbivoria se revela como uma poderosa relação ecológica promovendo a evolução e diversificação entre as espécies (DEL-CLARO, 2004; THOMPSON, 2005; DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2012). Assim, as plantas se tornaram um recurso atrativo para uma ampla gama de artrópodes.

Os insetos visitantes de plantas geralmente são atraídos por diferentes recursos ofertados, sendo o néctar uma importante moeda de troca (DOBSON, 1987). O néctar pode ser produzido nas flores ou em glândulas secretoras de néctar encontradas em uma parte externa à flor (nectários extraflorais, NEFs). Muitos insetos que se alimentam de néctar, especialmente formigas, vespas, moscas e besouros, são atraídos por NEFs (ALVES-SILVA *et al.*, 2014; DÁTTILO *et al.* 2015 DEL-CLARO *et al.*, 2016). Essas estruturas são bastante diversificadas, ocorrendo em 113 famílias de Angiospermas (KEELER; KAUL, 1979; KEELER, 1980; BENTLEY; ELIAS, 1983; DÍAZ-CASTELAZO *et al.*, 2005; KEELER, 2010). Plantas com NEFs podem ser defendidas mais eficientemente, ao controlarem a produção de néctar em regiões da planta mais sensíveis a herbívoros, como folhas da região meristemática (HEIL; MCKEY, 2003).

As formigas frequentemente estão relacionadas nas cadeias tróficas, estabelecendo relações harmônicas com as plantas e interferindo na intensidade da herbivoria (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Estes insetos podem exercer efeito protetor sobre as plantas, recebendo em troca abrigo e/ou recursos alimentares, tais como néctar extrafloral (DEL-CLARO *et al.*, 1996; OLIVEIRA, 1997; OLIVEIRA *et al.*, 1999).

Nesses casos, as formigas também podem atuar como predadores de insetos herbívoros, beneficiando indiretamente a planta hospedeira, por meio da redução da herbivoria (CANELA; SAZIMA, 2003; KORNDÖRFER; DEL-CLARO, 2006; ROSUMEK *et al.*, 2009; ROCHA-FILHO; RINALDI, 2011; TOREZAN-SILINGARDI, 2011). Considerando-se que as formigas constituem a maior fauna de artrópodes em termos de abundância, espera-se que estas exerçam grande influência na estrutura, composição e dinâmica das comunidades (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007).

Em alguns sistemas, os insetos predadores, como as formigas atraídas pelos NEFs, podem impactar negativamente a aptidão da planta ao repelirem, parcial ou totalmente, os

visitantes (DEL-CLARO *et al.*, 2013, 2016; ASSUNÇÃO *et al.*, 2014). Contudo, os efeitos positivos geralmente se sobressaem, uma vez que herbívoros podem consumir praticamente todos os tipos de tecidos vegetais, sendo as formigas importantes redutores dos impactos da herbivoria (MARQUIS, 1992; DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2012).

1.1 A fragmentação florestal e seus efeitos sob as interações ecológicas

A complexidade estrutural das plantas em diferentes habitats é um dos principais fatores na diversificação das espécies de formigas (BOOSMA; VAN LOON, 1982). As interações entre as espécies, como por exemplo, as estabelecidas entre formigas e plantas portadoras de nectários extraflorais (NEFs), são tratadas como importantes componentes na evolução das comunidades (LANGE *et al.*, 2013). Entretanto, pouco se sabe sobre os efeitos dos impactos antrópicos em interações específicas e suas consequências ecológicas (BARBOSA *et al.*, 2015). Assim sendo, as relações entre riqueza de espécies vegetais e formigas na influência de interações bióticas em níveis tróficos superiores são previamente observadas nos ecossistemas florestais (SCHULDT; STAB, 2015). Características das comunidades, tais como a composição de espécies, a distribuição espacial e sazonal das espécies pode afetar as dinâmicas de interação entre plantas e insetos, através de variações espaço temporais, condicionando alterações especialmente na eficácia da proteção de plantas por formigas (LANGE; DEL-CLARO, 2014; CALIXTO *et al.*, 2015).

Na região neotropical, a fragmentação do habitat pode resultar em grandes mudanças ecológicas (MURCIA, 1995). Um dos motores mais importantes destas mudanças são efeitos de borda que influenciam a abundância, diversidade de muitas plantas e animais nas manchas remanescentes (*e.g.*, MURCIA 1995; CARVALHO; VASCONCELOS, 1999; LAURANCE *et al.*, 2010). Deste modo, os efeitos de borda, podem influenciar a abundância de herbívoros, os níveis de herbivoria e a quantidade de proteção formigas, fornecendo informações sobre as interações formiga-plantas em habitats fragmentados. Num contexto mais amplo, pode ser difícil identificar padrões gerais de efeitos de borda sobre as interações ecológicas, a menos que a abundância e os padrões comportamentais dessas espécies sejam considerados (EVANS *et al.*, 2013).

1.2 As Interações ecológicas e a herbivoria

Estudos sobre os sistemas de defesa das plantas contra herbivoria são fundamentais para a compreensão das relações tróficas e da estrutura das comunidades (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2012). Como exemplo do grande potencial e complexidade dessas relações, destaca-se a variabilidade dos mecanismos de defesa anti-herbivoria. Estes podem se diferir entre as principais fases de desenvolvimento foliar da planta, de acordo com as mudanças fenológicas, em um sistema em que as defesas bióticas e abióticas das plantas podem substituir uma à outra ao longo do tempo e/ou produzir um efeito protetor aditivo contra herbívoros (CALIXTO *et al.*, 2015).

Os sistemas anti-herbivoria podem proporcionar situações novas e inesperadas para enriquecer o conhecimento das interações bióticas (ALVES-SILVA *et al.*, 2014). Além disso, a defesa anti-herbivoria pode sofrer mudanças ao longo do crescimento vegetativo ou florescimento, em épocas desfavoráveis aos principais herbívoros (MARQUIS; BRAKER, 1994; DEL-CLARO; SANTOS, 2000). Características fenológicas influenciam na chance de um herbívoro apresentar sobreposição no tempo entre suas atividades e as das plantas, isto é, escape no tempo (FRANKIE *et al.*, 1974; MORELLATO; LEITÃO-FILHO, 1990; GALLETI *et al.*, 2004). Logo, características específicas, incluem o período de germinação, produção de folhas, flores e sementes, o tempo de maturação das folhas e toda expectativa de vida. Deste modo, a fenologia é fundamental na determinação da intensidade da herbivoria (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2012).

As variações temporais na abundância dos principais herbívoros presentes em plantas, assim como características comportamentais dos herbívoros e formigas, podem causar diminuição ou até mesmo a eliminação de efeitos benéficos da presença de formigas para a produtividade das plantas (VILELA *et al.*, 2014). Contudo, a complementaridade dos serviços ecológicos prestados por diferentes predadores, (como por exemplo, aranhas e reduvídeos) que possuem diferentes habilidades e capacidades cognitivas e predatórias, pode resultar em um benefício direto para o valor adaptativo da planta hospedeira (STEFANI *et al.*, 2015; GUILLERMO-FERREIRA *et al.*, 2012).

1.3 Mecanismos de defesa em plantas e assimetria flutuante

Estudos reforçam que os herbívoros em grande número, afetam a reprodução das plantas de maneira negativa, já que herbívoros podem consumir praticamente todos os tipos de tecidos vegetais e o impacto no valor adaptativo da planta irá depender do tipo de tecido danificado (MARQUIS, 1992). Danos foliares causados por herbívoros ocorrem, em sua grande maioria, quando as folhas são jovens e estão em processo de expansão (MARQUIS *et al.*, 2001), limitando o crescimento e a sobrevivência das plantas (EMMONS; FREER, 1997). As plantas tropicais podem ainda, expressar múltiplas características defensivas que lhes permitam resistir, impedir ou escapar dos herbívoros (BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2008). Ao longo dos processos evolutivos, as plantas desenvolveram diversas adaptações, para se defender contra os mecanismos da herbivoria, tais como, barreiras físicas, toxinas, substâncias impalatáveis e até mesmo associações com outros organismos. Estas defesas são tradicionalmente classificadas em dois grupos principais: as defesas químicas, as quais incluem uma variedade de substâncias tóxicas, repelentes ou que são capazes de dificultar a digestão do tecido vegetal pelo animal. A segunda categoria envolve as barreiras físicas, que estão conectadas aos tricomas, à superfície foliar e à cutícula (BECERRA *et al.*, 2001). Além disso, há também uma terceira categoria que inclui as defesas biológicas (classificadas como constitutivas e induzidas). As defesas podem ser constitutivas, quando a planta expressa resistência de forma contínua sem depender da ação de herbívoros, ou induzidas, quando a resistência se expressa somente após a injúria, em alguns minutos, horas ou decorrido uma estação de crescimento (HARBONE, 1988; KARBAN; MEYER, 1989; FADINI *et al.*, 2004).

Plantas expostas ao estresse abiótico podem ter os níveis de herbivoria maiores devido a um aumento da disponibilidade de nutrientes, a diminuição da concentração de compostos de defesa e/ou alterações na proporção de nutrientes para defesas químicas (WHITE, 1969; WHITE, 1984). Neste contexto, a assimetria flutuante (FA), representa pequenas variações aleatórias na simetria de caracteres bilaterais, e é um parâmetro amplamente usado como medida de instabilidade de desenvolvimento em plantas e animais (DÍAZ *et al.*, 2004), sendo que, sua avaliação consiste na morfologia de um organismo que está emergindo rapidamente, funcionando como uma ferramenta importante para a avaliação das respostas biológicas ao estresse ambiental (FAIR; BRESHEARS, 2005). A assimetria flutuante em plantas refere-se a pequenos desvios aleatórios na simetria bilateral das folhas e outras formas bilateralmente simétricas (CORNELISSEN; STILING, 2005) sendo capaz de estimar o crescimento de uma população para contra diversos tipos de perturbações (PARSONS, 1992). Como regra geral,

os níveis mais elevados de FA indicam maior estresse do ambiente, biótico e condições genéticas (WILSEY *et al.*, 1998; COWART; GRAHAM, 1999; CUEVAS-REYES *et al.*, 2011). Distúrbios afetam não apenas os padrões de crescimento de órgãos bilaterais, mas também influenciam negativamente no desenvolvimento e fitness da planta (DÍAZ *et al.*, 2004). Além de ser um indicativo de estresse, a assimetria flutuante em folhas pode ser usada por insetos herbívoros como um previsor da qualidade da planta, influenciando positivamente a abundância destes insetos (CORNELISSEN; STILING, 2005). Deste modo, alterações ambientais ou perturbações genéticas podem gerar distúrbios capazes de ocasionar mudanças fisiológicas ou morfológicas no nível individual. Em casos mais hostis, as mudanças podem afetar as taxas de sobrevivência de toda uma população, e desta forma, interferir na trajetória de desenvolvimento, e em eventos mais severos acarretar a mortalidade de todo o grupo. Entre as capacidades que o indivíduo possui para amortecer (“buffer”) este distúrbio se destaca a estabilidade do desenvolvimento (PALMER; STROBECK, 1986). A estabilidade de desenvolvimento ou controle homeostático do desenvolvimento morfológico é definida como a capacidade do organismo em resistir a distúrbios antropogênicos ou genéticos durante o seu processo de desenvolvimento (PALMER, 1994; SOMARAKIS *et al.*, 1997). Organismos com simetria bilateral apresentam estruturas morfológicas simétricas que estão sob o mesmo controle genético, desta forma é esperado que tais estruturas apresentem fenótipos idênticos (LEARY; ALENDORF, 1989). Quando este fenótipo não é alcançado isso reflete em uma instabilidade do desenvolvimento, sendo possível observar leves diferenças entre os lados direito e esquerdo de uma estrutura morfológica pareada, ocasionando uma assimetria bilateral (PALMER; STROBECK, 1986; PALMER, 1994; ALLENBACH, 2011). Entre os diferentes tipos de assimetria bilateral, a medida mais utilizada para avaliar a estabilidade do desenvolvimento é a assimetria flutuante que denota a ausência ou alteração na estrutura morfológica em um dos lados de um ou mais caracter (VAN VALLEN, 1962). A assimetria flutuante é, frequentemente, utilizada para estimar a estabilidade do desenvolvimento, antes que os distúrbios possam ocorrer em concentrações a níveis letais (GRAHAM *et al.*, 1998; PALMER; STROBECK, 1992; ALLENBACH, 2011; JAWAD *et al.*, 2012). Outras formas de desvio de simetria também são encontradas, com destaque para a assimetria direcional e a antissimetria, ambas refletem em um desenvolvimento normal para a formação do fenótipo assimétrico (PALMER; STROBECK, 1992; GRAHAM *et al.*, 1998; LEARY; ALENDORF, 1989). Estes dois tipos de assimetria possuem uma origem de base genética e uma parte de um componente relacionado ao ambiente, mas não retratam totalmente a estabilidade do desenvolvimento, dificultando relacioná-las como indicadores ambientais (PALMER;

STROBECK, 1992; PALMER; STROBECK, 2003; VAN DONGEN *et al.*, 1999). De acordo com Kark (2001), os três tipos de assimetria estão intrinsicamente relacionados formando um *continuum* entre eles, podendo a transição entre as assimetrias refletir a um tipo de resposta ao estresse no desenvolvimento. No entanto, essa relação não está bem solidificada.

A assimetria flutuante possui distribuição da frequência normal com média igual a zero entre os resultados da subtração dos valores dos lados direito e esquerdo de determinado carácter (VAN VALLEN, 1962; PALMER; STROBECK, 1992; PALMER, 1994). Atualmente, é considerada como uma importante ferramenta para os estudos ambientais podendo seus resultados ser frequentemente extrapolados para a saúde de toda uma população (PALMER; STROBECK, 1992; PALMER, 1994; GRAHAM *et al.*, 2010). Em contrapartida, a relação entre a assimetria flutuante e os agentes causadores de estresse não está bem elucidada, com uma série de resultados discordantes. A assimetria flutuante está inversamente relacionada à homeostasia de desenvolvimento, aumentando o seu nível decorrente ao decréscimo da estabilidade do desenvolvimento (VAN VALLEN, 1962; PALMER, 1994). Em uma mesma população pode ocorrer variados níveis da assimetria flutuante decorrentes em diferentes estruturas podendo, ou não, estas estruturas terem a mesma base genética (PALMER, 1994; AYOADE *et al.*, 2004).

Existem diferentes métodos para se mensurar os níveis de assimetria flutuante, tanto em nível individual quanto populacional (PALMER, 1994; GRAHAM *et al.*, 1998). Para tanto é recomendado o uso de múltiplos caracteres para testar diferenças na estabilidade do desenvolvimento de um indivíduo ou de uma população (LEARY; ALLENDORF, 1989; PALMER; STROBECK, 1992; PALMER, 1994), de forma a apresentar um padrão de variação real e não apenas uma característica particular de um determinado caractere (VAN VALLEN, 1962).

Outro tipo de assimetria bilateral encontrada nos organismo é a assimetria direcional, refletindo uma tendência intrínseca da espécie, quando um padrão de assimetria em um traço morfológico é constante em apenas uma direção, considerando que um dos lados da estrutura possa ser mais desenvolvido que o outro (VAN VALLEN, 1962; PALMER; STROBECK, 2003). A assimetria direcional assume que a distribuição da frequência dos resultados da subtração dos valores dos lados direito e esquerdo de determinado carácter possui uma distribuição normal com a média diferente de zero (VAN VALLEN, 1962; PALMER; STROBECK, 1992; PALMER, 1994).

A antissimetria é um padrão da frequência de um determinado carácter, quando um lado é morfológicamente mais desenvolvido que o outro. Esta variação ocorre aleatoriamente

entre os indivíduos de uma população (PALMER & STROBECK, 1992; PALMER, 1994). Desta forma, a antissimetria é caracterizada pela distribuição da frequência bimodal ou platicúrtica com média igual à zero entre os resultados da subtração dos valores dos lados direito e esquerdo de determinada estrutura (VAN VALLEN, 1962; PALMER; STROBECK, 1992; PALMER, 1994).

1.4 Interações ecológicas e o gênero *Inga*

As estratégias de defesa contra herbívoros (FLOREN *et al.*, 2002; ALVES-SILVA *et al.* 2000; KORNDÖRFER; DEL-CLARO, 2006; AGUIRRE *et al.*, 2013). As plantas tropicais podem expressar múltiplas características defensivas, que lhes permitem resistir ou impedir a ação dos herbívoros, através da qualidade e quantidade de néctar. Os nectários extraflorais apresentados em *Inga* (Fabaceae, Mimosoideae), estão localizados na raque das folhas e essas glândulas produzem néctar apenas durante o período de expansão foliar, já que formigas em folhas maduras são raras. As estratégias defensivas de espécies de *Inga* variam em muitos locais na América do Sul, e isto pode ser explicada por meio dos padrões de recrutamento das assembleias de formigas que incluem interações especializadas entre essas espécies (BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2008). Provavelmente, as defesas em *Inga* são influenciadas por características não só da comunidade de formigas presentes, mas também está relacionada à sazonalidade do ambiente em que estão inseridas (BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2006). Deste modo, as espécies de *Inga* podem expressar uma gama de estratégias alternativas, incluindo defesas indiretas, químicas, de desenvolvimento e defesas fenológicas que geralmente, são tão eficazes que há pouca variação entre os danos nas espécies de *Inga*, apesar das evidências sugerirem diferenças na pressão da herbivoria (BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2008). Em contraste, a influência de interações especializadas e as respostas de espécies individualistas dos padrões observados, tais como o grau de espécies presentes, atuando contra a herbivoria, indicam que a maior parte da variação em estratégias de defesa nessas espécies, pode ser explicada por traços gerais da comunidade, como a presença de espécies de formigas, as espécies vegetais e a sazonalidade local (BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2006; BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2008; LANGE *et al.*, 2014).

Independentemente do tipo de formiga atraída ou localização geográfica, a presença de formigas em plantas, afeta amplamente a abundância local e distribuição de predadores e insetos herbívoros, afetando também os níveis de herbivoria (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). Portanto, o estudo das interações formiga-planta, pode representar elementos-chave

para as comunidades (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). No entanto, o efeito da presença de formigas é mais forte em ambientes tropicais, apesar do fato que a seleção natural tenha favorecido mutualismos raramente obrigatórios (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007).

Deste modo, plantas com NEFs podem produzir, ao longo do tempo, efeito complementar ou aditivo na proteção contra herbívoros (LANGE; DEL-CLARO, 2014; CALIXTO *et al.*, 2015). Isto sugere que os nectários extraflorais e as formigas atuam como mecanismos de defesas bióticas a fim de proporcionar um melhor desempenho na proteção de plantas, uma vez que a sobreposição de certos mecanismos defensivos que podem influenciar indiretamente a história de vida das plantas, e o curso evolutivo de suas defesas e interações (CALIXTO *et al.*, 2015).

A coevolução entre plantas e formigas permitiu o estabelecimento do mutualismo entre mais de 300 espécies do gênero *Inga* (Fabaceae, Mimosoideae) (RICHARDSON *et al.*, 2001), sendo um dos grupos mais diversificados na região neotropical (VALENCIA *et al.*, 1994). Os NEFs presentes nas raques das folhas em expansão atraem formigas e auxiliam na redução da herbivoria. Contudo, existe grande variação na eficiência da defesa em relação às espécies de *Inga*, ou espécies de formigas associadas, ou em relação às áreas de distribuição das plantas (BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2008; KURSAR *et al.*, 2009). Em florestas tropicais, as relações evolucionárias entre herbívoros e plantas têm resultado em uma expressiva variedade de adaptações e interações (COLEY; BARONE, 1996). Neste contexto, o incentivo ao estudo das interações entre animais e plantas tem contribuído para uma melhor compreensão sobre a importância da variação temporal e espacial entre as espécies (LANGE; DEL-CLARO, 2014).

O objetivo principal deste estudo foi verificar as variações espaço-temporais das populações de agentes relacionados (formigas e insetos herbívoros) e das variações intrapopulacionais das estratégias anti-herbivoria ainda não foram investigadas. Sendo assim, este estudo teve como objetivos específicos:

- 1) Descrever as fenofases de *Inga sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae);
- 2) Identificar e inventariar os principais insetos herbívoros e formigas visitantes de *Inga sessilis*;
- 3) Descrever a flutuação das populações de insetos herbívoros e de formigas ao longo do período de estudo;

- 4) Avaliar se a presença das formigas interfere nas taxas médias de herbivoria;
- 5) Avaliar se a localização espacial das plantas (borda ou interior da vegetação estudada) interfere nas relações e taxas de herbivoria;
- 6) Verificar se há assimetria flutuante nas folhas de *I. sessilis* e se isso está relacionado à herbivoria;
- 7) Verificar se a localização espacial das plantas interfere na concentração de compostos de defesa química e, conseqüentemente, nas taxas de herbivoria.

Nossas hipóteses são:

Hipótese 1: Formigas atraídas pelos NEFs de *Inga* efetivamente protegem a planta contra a ação de herbívoros agindo como uma defesa biótica.

Hipótese 2: As variações nos conjuntos de espécies de insetos herbívoros e das formigas mutualistas condicionam diferentes padrões de herbivoria e diferentes respostas nas defesas anti-herbivoria.

Hipótese 3: Plantas mais próximas da borda da vegetação sofreriam maior impacto de herbivoria.

Hipótese 4: Plantas localizadas na borda da vegetação possuem maiores níveis de assimetria flutuante (FA).

Hipótese 5: Plantas sob influência dos efeitos de borda apresentarão menores concentrações de compostos de defesa química, tornando-as mais vulneráveis aos herbívoros.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 A herbivoria: uma poderosa relação ecológica

A riqueza de interações bióticas tem sido identificada como a principal força responsável pela biodiversidade que mantém comunidades viáveis. (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2012; DEL-CLARO *et al.*, 2012). O conhecimento sobre os sistemas de defesa da planta contra a herbivoria é crucial para entender relações tróficas em ecossistemas terrestres (CALIXTO *et al.*, 2015). Plantas e herbívoros constituem ainda, mais da metade dos organismos em florestas tropicais (KURSAR *et al.*, 2009). Em contrapartida, mecanismos que afetam a capacidade de uma planta hospedeira para enfrentar a herbivoria são considerados essenciais para compreender como a fenologia da planta desempenha seu papel na dinâmica das comunidades em que estão inseridas. Apesar de várias espécies de herbívoros frustrarem as defesas das formigas e recursos extraídos das plantas, os mecanismos que permitem que esses herbívoros evitem tal ataque, ainda são mal compreendidos (VILELA *et al.*, 2014; WHITEHEAD *et al.*, 2014).

A herbivoria representa o elo basal entre as cadeias tróficas e, portanto, determina a quantidade de energia disponível para os níveis tróficos superiores (AGUILAR, 2009). Os herbívoros, principalmente insetos, consomem em média de 10–20% de toda a produção primária anual nos ecossistemas terrestres, podendo levar a redução do crescimento e/ou do sucesso reprodutivo das plantas (STRONG *et al.*, 1984). O impacto causado pela herbivoria pode afetar crucialmente o desempenho das plantas podendo influenciar diretamente a captura de carbono através da remoção do tecido fotossintetizante ou induzir a produção de compostos defensivos custosos, ou ainda, provocar a interrupção do movimento de água e nutrientes (ZANGERL *et al.*, 2002). Porém, a atividade dos herbívoros pode ser variável dependendo das espécies vegetais envolvidas. No cerrado, por exemplo, a perda de área foliar devido ao ataque de herbívoros pode variar de 0,5% a 14% (MORAIS; DINIZ, 2004). No caso das folhas, o estágio de desenvolvimento também pode influenciar as taxas de herbivoria. Folhas jovens podem apresentar maior susceptibilidade ao ataque de herbívoros devido a sua melhor qualidade nutricional (COLEY; KURSAR, 1996). Em contrapartida existem plantas em que a folha jovem produz maior concentração de substâncias secundárias.

Danos foliares causados por herbívoros ocorrem, em sua grande maioria, quando as folhas são jovens e estão em processo de expansão (MARQUIS *et al.*, 2001), por sua vez, deixando as perspectivas de crescimento e sobrevivência das plantas ainda mais precárias.

Dessa maneira é grande a chance da perda do precioso tecido foliar para os herbívoros (EMMONS; FEER, 1997). Insetos herbívoros são diversos e incluem animais sugadores e mastigadores, que atacam ambas as partes vegetais, tanto acima, quanto abaixo do solo (THOMPSON, 1994). Embora, a ação dos herbívoros possa causar um impacto negativo no valor adaptativo (fitness) das plantas, estas foram capazes de desenvolver defesas químicas, físicas, fenológicas e até bióticas, como associações com diversas espécies de formigas (COLEY, 1983; MARQUIS; BRAQUER, 1994; DEL-CLARO; SANTOS, 2000; JANZEN, 1966; BOUCHER *et al.*, 1982; DEL-CLARO, 2004; DEL-CLARO *et al.*, 2016). Fatores bióticos e abióticos, como a disponibilidade de recursos e precipitação podem exercer influência sobre o ciclo de vida destes organismos (CRUZ-NETO *et al.*, 2011). Além disso, estratégias defensivas de herbívoros (FLOREN *et al.*, 2002; ALVES-SILVA *et al.*, 2013), e as características peculiares de espécies vegetais envolvidas também pode afetar os resultados finais dessas interações (BLÜTHGEN *et al.*, 2000; KORNDÖRFER; DEL-CLARO, 2006; AGUIRRE *et al.*, 2013).

A perda de qualquer parte das plantas, especialmente as folhas, que constitui o principal órgão fotossintetizante destes organismos, é um dos fatores que mediam seu sucesso reprodutivo, além de outros componentes do ecossistema (FOX, 1981; HARPER, 1989; LOWMAN, 1985; COLEY; BARONE, 1996; BEGON *et al.*, 2006). A resposta contínua à herbivoria é influenciada pela associação da planta e sua disponibilidade de nutrientes, o que leva mudanças em seu tamanho, arquitetura, alterações no seu período de floração, bem como a produção de flores e/ou frutos (MASCHINSKI; WHITHAM; 1989; SHARAF; PRICE; 2004). O sucesso de um herbívoro na identificação de um hospedeiro adequado depende da sua capacidade para a localização da planta, avaliação da qualidade da folha, e utilização dos nutrientes disponíveis, e também lidar com plantas que tenham traços defensivos (WYBOUW *et al.*, 2012; FERNÁNDEZ, 2007). Contudo, os impactos da herbivoria mudam de acordo com o nível de organização estudado (de indivíduos a paisagens), porque a maioria das respostas das plantas a estresses ambientais estão associados a mudanças na resistência durante a indução ou tensões em seu estado nutricional, tanto nas raízes ou partes aéreas. Estas respostas geralmente afetam várias outras espécies, que direta ou indiretamente dependem da planta como uma fonte de nutrientes e energia para sua sobrevivência (BROWN; ALLEN, 1989; HEIL, 2011).

De acordo com Hölldobler e Wilson (1990), formigas são abundantes na maioria dos ecossistemas terrestres, apresentando diversas adaptações ecológicas e sociais, além de vários tipos de interações com um grande número de espécies. Por isso, pesquisas envolvendo

ecologia comportamental de formigas representam um tema amplo, que envolve desde a biologia e o comportamento das espécies até estudos de interações com diversos grupos de organismos, incluindo vegetais (LANGE *et al.*, 2011).

Estudos revelam que a atividade das formigas em NEFs podem reduzir danos causados às estruturas reprodutivas e aumentar o potencial reprodutivo das plantas (CAMPOS; CAMACHO, 2014; DEL-CLARO *et al.*, 2016). A evolução entre insetos e plantas proporcionou o desenvolvimento de diversas estratégias de defesa nas plantas, tais como características morfológicas, químicas, nectários extraflorais e qualidade nutricional (COLEY *et al.*, 2005). No entanto, o mais comum dos recursos oferecidos pelas plantas para formigas é o néctar extrafloral (NEF), uma substância líquida que é rica em hidratos de carbono, com baixas concentrações de aminoácidos, lipídios, fenóis, alcaloides e compostos orgânicos voláteis (GONZÁLES-TEUBER; HEIL, 2009). Considerado uma das mais importantes recompensas alimentares da planta para formigas, os nectários extraflorais (NEFs) estão entre os principais recursos estruturadores da comunidade de organismos nos estudos das interações inseto-planta (BENTLEY, 1977; NOGUEIRA *et al.*, 2012; HEIL, 2015), sendo utilizado por uma grande variedade de formigas complementarem suas dietas (OLIVEIRA; BRANDÃO, 1991). Nectários extraflorais ou NEFs são estruturas responsáveis pela produção de néctar, mas que não estão diretamente envolvidos com a polinização (KOPTUR, 1992; DEL-CLARO *et al.*, 2016). Essas estruturas possuem ainda, uma intensa relação a uma gama de espécies de plantas, oferecendo também nutrição e energia aos animais, capazes de estruturar e dar suporte a diferentes cadeias alimentares, tornando-se uma importante fonte alimentar tanto para herbívoros quanto para formigas (HEIL, 2015). A grande quantidade de exsudato ricos em açúcar produzido por estas glândulas (BEATTIE, 1985; DAVIDSON; MCKEY, 1993) atraem diferentes espécies de formigas (BLÜTHGEN *et al.*, 2000; NOGUEIRA *et al.*, 2012). Geralmente, estas formigas, por meio de comportamento agressivo, podem gerar proteção contra os inimigos naturais, como predadores, parasitas e / ou concorrentes (DEL-CLARO; SANTOS, 2000; NASCIMENTO; DEL-CLARO, 2010). Portanto, as plantas com nectários extraflorais cuidadas por formigas geralmente experimentam menos herbivoria (KORNDÖRFER; DEL-CLARO, 2006; NASCIMENTO; DEL-CLARO, 2010; DEL-CLARO *et al.*, 2016).

Os estudos acerca das interações mutualísticas entre plantas e animais são fundamentais para a manutenção do equilíbrio das comunidades naturais, devido à grande riqueza e diversidade de espécies envolvidas nessas relações (DEL-CLARO, 2004). Sobre a vegetação em geral, as formigas podem atuar como predadoras e exercerem um forte efeito

sobre a comunidade de insetos herbívoros, repelindo-os ou predando-os, estabelecendo assim, uma relação mutualística com as plantas (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2009). De acordo com Kursar e Coley (2003), as plantas podem defender folhas jovens através de duas estratégias: (1) produzindo folhas sincronicamente e de forma rápida para que escapem do ataque dos herbívoros e (2) produzindo folhas continuamente, mas que apresentam estruturas como nectários extraflorais (NEFs) que são ativos somente em folhas novas. Plantas capazes de secretarem néctar extrafloral atuam principalmente contra insetos herbívoros, o que proporciona uma eficaz redução nos padrões de herbivoria, oferecendo assim uma recompensa nutricional nas interações facultativas tais como o mutualismo entre algumas espécies de formigas, por exemplo, (HEIL, 2015).

Assim como em muitos habitats, as formigas representam a maior fauna de artrópodes encontrada na vegetação, capazes de exercer grande influência na estrutura, composição e dinâmica das comunidades as quais elas interagem (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). As formigas representam um mecanismo de defesa bastante eficaz cuja localização da planta pode ser descrito com precisão, permitindo estudos sobre a distribuição temporal e espacial de defesas anti-herbivoria (HEIL; MCCKEY, 2003). Durante o processo evolutivo, a seleção natural deve ter favorecido formigas que eram cada vez mais eficientes em reconhecer suas companheiras, e discriminando as não-companheiras de ninho. Esta característica é essencial para manter o mutualismo obrigatório entre formigas e plantas mirmecófitas. Consequentemente, prevenir intrusos é um benefício não só para a colônia, mas também para a planta, uma vez que uma colônia eficiente em reconhecer e discriminar entre companheiras e intrusos também deve ser eficiente na expulsão de herbívoros e defender sua planta hospedeira (PACHECO; DEL-CLARO, 2015). Por outro lado, a importância relativa de várias recompensas alimentares (NEFs), das plantas a diferentes guildas de formigas, parece resultar em diferentes graus de eficácia na proteção anti-herbivoria para as plantas, o que pode nos revelar padrões e qual o significado funcional das variações entre sistemas formiga-planta. (FIALA, 1994).

Experimentos de exclusão realizados nas savanas tropicais demonstram que as formigas são grandes agentes anti-herbívoros eficazes, capazes de reduzir a herbivoria foliar em grande parte das plantas (NASCIMENTO; DEL-CLARO, 2010; DEL-CLARO *et al.*, 2016). Apesar desses benefícios, a variação temporal e espacial marcante nas interações ecológicas pode influenciar a quantidade de recursos, a abundância e riqueza de formigas, e também de insetos herbívoros (LANGE *et al.*, 2014; DEL-CLARO, 2004). Del-Claro e colaboradores (1996), em estudo experimental realizado com *Qualea multiflora* Mart.

(Vochysiaceae) no cerrado brasileiro, constataram que as formigas visitantes de nectários extraflorais reduziram a herbivoria de folhas, botões e flores, o que resultou em um aumento significativo na produção de sementes. Nesse sistema, as formigas foram eficazes na remoção do principal herbívoro dessas plantas, um inseto da ordem Coleoptera da espécie *Macroductylus pumilio* Burm. (Scarabeidae). Posteriormente, Calixto e colaboradores (2015), verificaram três sistemas de defesas essenciais nas folhas de *Qualea multiflora*: (1) a presença de tricomas, (2) dureza foliar e (3) a atividade de nectários extraflorais (NEFs). Neste estudo, foi possível verificar que o número de tricomas foi maior durante o desenvolvimento precoce das folhas, a tenacidade, ao final de seu desenvolvimento, e a atividade de NEFs funciona como defesa biótica, nesse sistema, sendo a herbivoria foliar semelhante em diferentes idades da folha. Seus resultados indicam também, que *Q. multiflora* sincroniza suas defesas foliares, a fim de aperfeiçoar o desempenho em proteção anti-herbivoria ao longo do tempo.

Assim sendo, a longa história evolutiva das interações entre plantas e herbívoros têm levado o desenvolvimento de várias características nas plantas que reduzem a habilidade dos herbívoros para explorar essas plantas (MARQUIS, 1992). Em resumo, interações entre plantas com nectários extraflorais, formigas e herbívoros representam sistemas de mutualismos condicionados a diversas variações espaciais e temporais de fatores bióticos e abióticos ambientais, capazes de apresentar resultados que variam de positivos a negativos sobre o valor adaptativo das espécies interagentes (DEL-CLARO, 2004). Com isso, essas relações tritróficas (plantas-formigas-herbívoros) são consideradas ótimas ferramentas para melhorar a compreensão sobre a biodiversidade interativa (DEL-CLARO, 2004; THOMPSON, 1997, 2005).

2.2 Fragmentação e os efeitos de borda sobre as interações ecológicas

Os efeitos de borda estão entre os mais importantes motores de interações entre espécies em habitats fragmentados, mas os impactos dos efeitos de borda sobre as interações multitróficas são em grande parte desconhecidos. A fragmentação florestal é o resultado do isolamento de florestas nativas onde áreas de vegetação são interrompidas por barreiras naturais ou antrópicas (EVANS, *et al.*, 2013; THOMAZINI; THOMAZINI, 2000; RIBEIRO; RAMOS; SANTOS, 2009). Considerando-se que a estrutura e composição da vegetação de florestas constituem um dos componentes mais importantes do ecossistema, fornecendo habitats e também recursos alimentares para a fauna (HARPER *et al.*, 2005). Entretanto, quando se tornam pequenas e isoladas umas das outras, as florestas acabam resultando em

áreas de fácil acesso para a população humana para introdução de gado, queimadas e a caça de animais silvestres, vulnerabilizando cada vez mais os fragmentos florestais (TONHASCA JUNIOR, 2005).

Além disso, fatores como tamanho, forma e grau de isolamento, fragmentos isolados apresentam em seu entorno uma nova e maior área de borda e, como consequência, ficam sujeitos à maior exposição de efeitos abióticos como vento, luminosidade, temperatura e umidade, influenciando assim a composição e a estrutura do fragmento florestal (*e.g.*, ZARIN *et al.*, 2005). Portanto, o impacto que a fragmentação causa não se restringe apenas ao entorno do fragmento, mas pode também atingir áreas centrais mais protegidas distantes deste limite, aumentando, desta forma, os efeitos de borda (MURCIA, 1995; RODRIGUES; NASCIMENTO, 2006).

Contudo, há três tipos de efeito de borda que ocorrem nos fragmentos: efeitos abióticos, efeitos bióticos diretos e efeitos bióticos indiretos. O primeiro envolve as mudanças nas condições físicas ambientais, como o microclima local, permitindo maior incidência de luz, variação na temperatura e umidade do ar e do solo. Já os efeitos bióticos diretos são as consequências das mudanças físicas no ambiente, que podem alterar a composição, abundância e distribuição das espécies no fragmento. Estas alterações na estrutura do fragmento são capazes de influenciar a dinâmica das interações entre as espécies, como a predação, polinização, dispersão de sementes e herbivoria, sendo estes, os fatores mais afetados pelos efeitos biológicos indiretos (MURCIA, 1995).

Logo, as consequências da fragmentação relacionadas aos efeitos de borda influenciam diretamente a estrutura das comunidades vegetais e animais, podendo implicar na restrição da aptidão, causando a redução de populações de diversas espécies que dependem particularmente de um habitat, e podendo, em última instância, até mesmo causar a extinção local da população (ROCHA, 2006). Assim sendo, as espécies não são afetadas da mesma forma pelo processo de fragmentação; algumas populações são compostas por espécies que apresentam características morfológicas e fisiológicas bastante distintas, capazes de apresentar diferentes limites de tolerância quanto às mudanças dos habitats disponíveis, podendo, inclusive, afetar toda a comunidade de uma região fragmentada (CERQUEIRA *et al.*, 2005; DAJOZ, 2005).

2.3 *Inga sessilis* Vellozo Martius (FABACEAE, MIMOSOIDEAE)

A família Fabaceae ou Leguminosae compreende aproximadamente 727 gêneros e 19.325 espécies, sendo considerada a terceira maior família de Angiospermae (LEWIS *et al.*, 2005). Fabaceae é considerada ainda a maior família no Brasil, com 2.100 espécies e 188 gêneros, dos quais 31 são endêmicos, estando representada em todos os biomas brasileiros (LIMA, 2000). Durante muitos anos a família Fabaceae foi dividida em três subfamílias distintas: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Faboideae (BARROSO *et al.*, 1978, JOLY, 1991). Entretanto, a circunscrição de Fabaceae e a sua divisão em subfamílias tem sido alvo de divergências entre os diferentes autores, como por exemplo, os que se baseiam em dados macromoleculares e cladísticos que tentam reconhecer as Leguminosae como uma única família (SOUZA; LORENZI, 2005). Por sua vez, Mimosoideae é a segunda maior subfamília de Leguminosae, com 3.270 espécies e 70 gêneros de distribuição tropical e subtropical, organizados em quatro tribos: Acacieae Dumort., Ingeae Benth., Mimoseae Bronn e Mimosygantheae Burkart (LEWIS *et al.*, 2005). As espécies de Ingeae são caracterizadas pelo hábito arbóreo e arbustivo, raramente escandente; folhas bipinadas, exceto em *Inga*; nectários extraflorais localizados no pecíolo ou raque foliar (LEWIS *et al.*, 2005; WU; NIELSON, 2010).

Com relação às estruturas reprodutivas, o androceu atua como a principal exposição recursos aos visitantes, que consiste em um conjunto de numerosos estames fundidos na base, formando um tubo onde o néctar está localizado e se oferece como a principal recompensa para os visitantes insetos herbívoros, formigas e visitantes florais (KOPTUR, 1983; PENNINGTON, 1997). Neste contexto, o gênero *Inga* tem reconhecida importância ecológica, pois oferece recursos alimentares para uma gama de animais (RAGUSA-NETTO; FECCHIO, 2006). Além disso, a maioria das espécies de *Inga* possui nectários extraflorais que produzem néctar e usam a proteção de formigas em diferentes graus (BRENES-ARGUEDAS *et al.* 2006; KOPTUR, 1984; KOPTUR, 1985). Nectários extraflorais em *Inga* estão localizados na raque entre seus pares de folhetos, e só secretam néctar quando as folhas são jovens e estão em estado de expansão. Estudos demonstram que as características dos nectários extraflorais são hereditárias e que a quantidade e a qualidade do néctar podem influenciar o comportamento e patrulhamento de formigas (APPLE; FEENER, 2001; BLUTHGEN *et al.*, 2004; BRONSTEIN *et al.* 2006; KOPTUR 1992; KOPTUR 1994; KOPTUR 2005; RUDGERS, 2004; RUDGERS; GARDENER, 2004). Consequentemente a quantidade de néctar extrafloral em espécies de *Inga* deve responder a presença de formigas, o

que altera a taxa de produção de néctar, já que as plantas deste gênero experimentaram marcante coevolução com as formigas (BIXENMANN *et al.* 2011; PENNINGTON, 1997).

Sendo assim, a espécie *Inga sessilis*, merece destaque para os padrões de secreção de néctar e seus efeitos de mudanças sequenciais na produção de néctar durante a fase de sua reprodução ou fenologia (AMORIM *et al.*, 2013). Popularmente, é conhecida por ingá, ingá ferradura e ingá macaco, *Inga sessilis* é uma espécie de árvore que pode atingir até 18 m de altura, e sua distribuição está associada com florestas tropicais no sudeste do Brasil. Na Mata Atlântica, *I. sessilis* ocorre principalmente em florestas de altitude, no interior da floresta ou associada a áreas de vegetação secundária, assim como em estradas (CHAGAS, 2014; PENNINGTON, 1997).

2.4 Mecanismos de defesa química em *Inga*

As interações ecológicas levaram à evolução de uma diversidade impressionante de defesas nas plantas, incluindo características morfológicas e químicas, tais como, nectários extraflorais, escape fenológico, e baixa qualidade nutricional (COLEY *et al.*, 2005). Dentre os diversos fatores que podem influenciar a composição química nos vegetais, podemos citar: a idade da planta, o tipo de solo e a sazonalidade (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2012). As plantas podem ainda, expressar diferentes tipos de defesa contra os herbívoros, que vão desde a síntese constitutiva e induzível diante de muitos compostos químicos para a produção de suas características estruturais (KARBAN; BALDWIN, 1997; BECERRA *et al.*, 2001; HARE *et al.*, 2003).

Defesas constitutivas são aquelas que estão presentes na planta antes de o problema ter se apresentado, e defesas induzidas, são produzidas ou distribuídas somente diante de um dano ou situação de estresse, por exemplo. No entanto, as defesas induzidas, ou seja, aquelas que surgem após o ataque dos herbívoros nas plantas, tem sido objeto de um número considerável de estudos recentes, porque apresentam impacto significativo nos níveis de herbivoria, não só momentaneamente, mas podendo se estender a até vários anos após a sua indução (KARBAN *et al.*, 1997; LOMBARDERO *et al.*, 2006).

Um dos maiores problemas enfrentados pelos herbívoros é a pequena quantidade de elementos necessários para a sua nutrição, tais como aminoácidos essenciais, nitrogênio ou água (WHITE, 1993). Isso causa uma necessidade de maior quantidade de alimento ou pode conduzir a uma redução na preferência pela planta como determinado recurso. O conteúdo nutricional varia entre espécies de plantas e ao longo do ciclo de vida dessas espécies

(MORAN; HAMILTON, 1980; COLEY; AIDE, 1991). As folhas jovens possuem maiores conteúdos de nitrogênio e água do que folhas maduras, sendo, portanto, recursos melhores para o consumo por herbívoros. Além da qualidade nutricional considerada inadequada para os herbívoros, existem substâncias que dificultam o processo de assimilação dos nutrientes eventualmente disponíveis. Essas substâncias são conhecidas como redutores de digestibilidade (COLEY; BARONE, 1996).

Folhas normalmente liberam pequenas quantidades de produtos químicos voláteis, mas quando uma planta é danificada por insetos herbívoros, muitos mais componentes voláteis são liberados. A identidade química dos compostos voláteis varia de acordo com as espécies de plantas e com as espécies de insetos herbívoros. Estes compostos voláteis atraem tanto insetos parasitas quanto predadores que são inimigos naturais dos herbívoros, podendo também induzir respostas de defesa em plantas vizinhas. Assim, esses produtos químicos, que funcionam na comunicação entre as espécies e entre aqueles que servem como mensageiros entre membros da mesma espécie são chamados de semioquímicos (LAW; REGNIER, 1971).

O gênero, *Inga* tem uma gama diversificada de produtos químicos e defesas fenológicas (BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2006; COLEY *et al.*, 2005; LOKVAM *et al.*, 2006; LOKVAM *et al.*, 2004; LOKVAM; KURSAR, 2005). Defesas químicas são tóxicas para herbívoros e defesas fenológicas, como a rápida expansão da folha, permite que as folhas gastem menos tempo no estado de folhas jovens, ou seja, quando são mais vulneráveis (COLEY, *et al.*, 2005). Deste modo, a seleção natural levou as plantas a evoluir uma ampla gama de características de resistência para reduzir as perdas de herbivoria, tais como a construção de barreiras estruturais, produção e aquisição de toxinas químicas, e recrutamento de predadores. Assim, as plantas não são as vítimas indefesas da herbivoria, mas defendem-se contra a perda de recursos e energia, permitindo um maior investimento na reprodução e sobrevivência, através de seus mecanismos de defesas químicas (MORTENSEN, 2013). Ainda há muito a aprender sobre as interações químicas entre plantas e insetos herbívoros que levam à síntese e liberação de compostos voláteis pelas plantas. Além disso, os danos de uma planta por diferentes espécies de herbívoros podem induzir a liberação de misturas voláteis com diferentes proporções de elementos (PARÉ; TUMLINSON, 1999).

2.5 Mecanismos e acúmulos de metabólitos secundários durante o desenvolvimento foliar em *Inga sessilis*

As plantas acumulam ao longo do tempo um conjunto diversificado de produtos naturais, que estão diretamente envolvidos em sua interação com o ambiente. Estes produtos químicos funcionam em comunicações de plantas com diversos microrganismos, animais, e até mesmo outras plantas, bem como para proteger a planta contra as radiações ultravioletas e agentes oxidantes. Alguns compostos podem atrair insetos benéficos ou microrganismos, enquanto outros matam ou repelem herbívoros. Muitos destes compostos têm sido referidos como "metabólitos secundários" para distingui-los dos "metabólitos primários" necessários para o crescimento de todas as plantas (THEIS; LERDAU, 2003).

Além disso, as plantas possuem ainda, um conjunto extraordinariamente diversificado de mecanismos de proteção contra estresses abióticos, uma vez que, elas devem ser capazes de lidar com uma variedade de mudanças na intensidade da luz, a temperatura, a umidade e outros fatores abióticos em seus ambientes (VICKERS *et al.*, 2009). Defesas químicas incluem compostos que impedem diretamente que herbívoros se alimentem de uma planta. Estas defesas orgânicas são produzidas por plantas como metabólitos secundários, ou seja, aqueles compostos que não estão diretamente relacionados com vias metabólicas básicas (por exemplo, a fotossíntese ou respiração). Por comparação, as defesas elementares são defesas químicas inorgânicas que devem estar concentradas a partir do ambiente (MORTENSEN, 2013). Apesar de defesas químicas serem consideradas fundamentais para determinar a quantidade de herbivoria e o conjunto de traços associados, pouco se sabe sobre os metabólitos secundários das folhas tropicais jovens (COLEY *et al.*, 2005).

Metabólitos secundários são úteis para executar funções à planta agindo de maneira induzível ou constitutiva. Alguns compostos são reguladores de crescimento de plantas, enquanto outras agem como sinais químicos no ecossistema, agentes antibióticos, no transporte e armazenamento de carbono e moléculas de nitrogênio, que estão diretamente envolvidos no metabolismo vegetal primário (PANDA; KHUSH, 1995). No entanto, existe uma imensa variação nestes metabólitos secundários, envolvidos nas interações inseto/planta. Esta classe de moléculas varia qualitativamente em plantas, gerando diversas combinações em resposta às mudanças da herbivoria ou outras pressões seletivas causadas pelo ambiente (KLIEBENSTEIN *et al.*, 2001). Os metabólitos secundários tendem também a serem essenciais para a competição bem-sucedida ou reprodução das plantas. Atualmente, mais de 100.000 produtos químicos são conhecidos por serem produzidos por plantas e, pelo menos,

1.700 destes são conhecidos por serem voláteis (DICKE; LORETO, 2010). Contudo, metabólitos secundários de plantas podem ser divididos em três grupos distintos quimicamente, isto é: terpenos, compostos fenólicos, e compostos nitrogenados (MAZID *et al.*, 2011).

Terpenos são toxinas que contêm impedimentos de alimentação para muitos herbívoros. Estão entre a classe mais diversa de compostos de defesa nas plantas, e que estão implicados na defesa tanto direta quanto indireta contra herbívoros. Em terpenos, tanto a quantidade como a diversidade de compostos, parecem aumentar a eficiência de defesa como uma mistura diversa de compostos que proporciona uma proteção mais eficiente contra uma gama mais ampla de herbívoros e limita as possibilidades de que um inimigo desenvolva resistência (ROSENTHAL *et al.*, 1992; VAN ETTEN *et al.*, 2001; COURTOIS *et al.*, 2012). Sobretudo, metabólitos secundários em terpenóides ocorrem através de uma ampla gama de tipos de tecidos vegetais; sendo que, aqueles que servem como defensivos químicos são muitas vezes fixados em estruturas secretoras. Tais estruturas especializadas minimizam o risco de autotoxicidade, mas mantem as concentrações de terpenos em locais cuja defesa química é crucial. Em angiospermas, tricomas glandulares que contêm terpenos muitas vezes servem como uma primeira linha de defesa contra possíveis herbívoros. Estas estruturas de base externamente aumentam a eficácia das defesas químicas porque podem impedir a alimentação antecipadamente de alguns animais (GERSHENZON; CROTEAU, 1991).

Saponinas são substâncias terpênicas que compõem um grupo diverso de metabolitos secundários que ocorrem em quantidades significativas, em muitas espécies de plantas (COLEY; BARONE, 2001; HOSTETTMANN; MARSTON, 1995; OSBOURN, 2003; GÜÇLÜ-USTÜNDAĞ; MAZZA, 2007; VINCKEN *et al.*, 2007). Em plantas, as saponinas são predominantemente encontradas em angiospermas (WINK, 2003; HENRY, 2005), embora sejam também encontradas em algumas samambaias (HANUS *et al.*, 2003). Plantas que produzem saponinas são amplamente distribuídas em várias zonas geográficas e climáticas em todo o mundo, de tundras polares às florestas tropicais e desertos. As saponinas ocorrem em várias partes da planta, incluindo as raízes, folhas, caules, bulbos, flores e frutos. No entanto, como no caso de outras classes de metabolitos secundários de plantas, o nível destes compostos pode ser significativamente influenciado por muitos fatores intrínsecos e externos. Os fatores intrínsecos refletem o estado fisiológico da planta, que depende principalmente na fase de crescimento e desenvolvimento. Os fatores externos compreendem estímulos ambientais, tanto abióticos e bióticos, incluindo temperatura, fertilidade do solo, a disponibilidade de água e luz, alimentação de insetos fitófagos ou outros animais herbívoros,

competição com as plantas vizinhas, e interações com patógenos e parasitas, tais como bactérias, fungos, vírus e nematódeos (SZAKIEL *et al.*, 2011). Sendo assim, as saponinas apresentam uma vasta gama de atividades biológicas, benéficos e deletérios (LACAILLE DUBOIS; WAGNER, 1996; FRANCIS *et al.*, 2002; SPARG *et al.*, 2004).

Os compostos fenólicos são metabólitos secundários de plantas que constituem um dos grupos mais comuns e generalizados de substâncias em plantas. Esses metabólitos apresentam um grupo fenol, um grupo funcional hidroxila num anel aromático chamado fenol, formando um grupo quimicamente heterogêneo. De maneira geral, podem ser uma parte importante do sistema de defesa plantas contra pestes e doenças, incluindo nematoides parasitas de raiz (WUYTS *et al.*, 2006; MAZID *et al.*, 2011). Cumarinas são também constituintes fenólicos simples, difundidos em plantas vasculares e parecem funcionar em diferentes capacidades de vários mecanismos de defesa das plantas contra insetos herbívoros e fungos. Estão amplamente distribuídas no reino vegetal, podendo ser encontradas em todas as partes de uma planta, as cumarinas possuem odor fragrante característico e acentuado e sabor aromático ardente e amargo (MURRAY *et al.*, 1982; ROBBERS *et al.*, 1997; KUSTER; ROCHA, 2003). Por sua vez, altos níveis de cumarinas nas plantas são considerados tóxicos para potenciais herbívoros, causando efeitos anticoagulantes e estrogênicos para alguns insetos (DIXON; PAIVA, 1995).

Uma das maiores classes de compostos fenólicos, os flavonoides executam funções muito diferentes no sistema vegetal, incluindo a pigmentação e defesa em plantas (KONDO, *et al.*, 1992). As funções destes compostos em plantas incluem pigmentação em flor, proteção UV, sinalização intracelular e extracelular, a fertilidade masculina, e defesa de patógenos (DIXON; STEELE, 1999; HARBORNE; WILLIAMS, 2000). Os flavonoides são uma importante classe de metabólitos secundários de plantas que incluem flavonóis, antocianinas, proantocianidinas, e isoflavonas. Além disso, flavonoides também exibem uma vasta gama de propriedades medicinais, incluindo antioxidantes, anti-inflamatórios e atividades antitumorais (HARBORNE; WILLIAMS, 2000).

O gênero *Inga*, possui forte investimento quantitativo em compostos fenólicos, tais como saponinas, as principais classes de defesas químicas identificadas nestes indivíduos, sendo encontradas em maiores quantidades na expansão de folhas maduras (entre 46% e 24% de seu peso seco, respectivamente). Isso apoia a teoria de que, as folhas em expansão estão sob maior pressão seletiva de herbívoros, e estas plantas confiam mais em defesa química como uma estratégia anti-herbivoria em folhas maduras. Qualitativamente, folhas maduras e em expansão são distintas e folhas maduras contem mais metabolitos totais e exclusivos do

que folhas jovens. Sendo assim, a variação qualitativa de metabólitos de defesa química em é menor em folhas jovens, o que fornece suporte para a teoria de que o desenvolvimento da folha é canalizado (WIGGINS *et al.* 2016).

Reconhecer o desafio dos herbívoros e a temporização precisa das atividades de plantas, bem como a modulação adaptativa de seu metabolismo é essencial, de modo que os metabólitos de energia possam ser eficientemente distribuídos para atividades de defesa. As plantas têm evoluído uma infinidade de diferentes defesas químicas, que cobrem quase todas as classes de metabólitos (secundários) que representam um grande obstáculo à herbivoria. Ainda há muito a aprender sobre as interações químicas entre plantas e de insetos herbívoros que levam à síntese e liberação de compostos voláteis pelas plantas (MITHÖFER; BOLAND, 2012; PARÉ; TUMLINSON, 1999). Em contraste, os estudos sobre as funções e mecanismos de defesa química constitutiva são bastante escassos, devido à dificuldade da manipulação dos compostos constitutivos nas configurações experimentais para compreensão de alguns princípios gerais que são a base constitutiva das defesas químicas, e a exploração da utilização de ferramentas moleculares para estudar o seu papel na planta (WITTSTOCK; GERSHENZON, 2002).

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo de campo foi realizado entre dezembro de 2014 e fevereiro de 2016 em um remanescente de Mata Atlântica situado no Município de Morrinhos, Goiás que exhibe clima do tipo tropical úmido sazonal, segundo a classificação de Koppen, é Aw, com duas estações bem definidas, uma chuvosa (novembro a março) e outra seca (maio a agosto) (PESQUERO; TEIXEIRA-FILHO; JUNQUEIRA, 2012; MARTINS *et al.*, 2009; Figura 1). O município de Morrinhos (17°30'05" a 18°06'11" S e 48°48'49" a 49°27'42" O) está inserido no Planalto Rebaixado de Goiânia, e é caracterizado por formas de relevos convexas e tabulares (NASCIMENTO, 1992). Morrinhos encontra-se ainda, em acelerado processo de desmatamento, restando apenas 49.462 hectares (17%) de vegetação nativa, predominantemente em propriedades particulares (MARTINS *et al.*, 2009). O Parque Natural de Morrinhos localiza-se ao norte da área urbana do município de Morrinhos e possui área aproximada de 80 ha, e composto por espécies perenifólias (solo úmido) decíduas e (solo seco), com dossel medindo até 25 m de altura. Segundo Martins *et al.* (2009), a vegetação do parque é de floresta estacional semidecidual, uma das fisionomias características da Mata Atlântica. De acordo com a Lei Municipal nº 2.386 de 2007, o Parque Natural de Morrinhos passou a ser inserido definitivamente dentro das conceituações do SNUC (Sistema Nacional de Unidades de Conservação), como Unidade de Conservação de Proteção Integral, visando todas as medidas necessárias para a proteção da área protegida, valorizando sempre o seu uso sustentável, primando pelas atividades ligadas ao ecoturismo e à educação ambiental, sem prejuízo de demais medidas protetivas valoradas no Sistema Nacional de Proteção ao Meio Ambiente (MORRINHOS, 2007; Figura 2).

Figura 1 – Precipitação pluviométrica (mm) e temperatura mensal média (C°) no período de janeiro 2015 a fevereiro/ 2016 no Município de Morrinhos, GO.

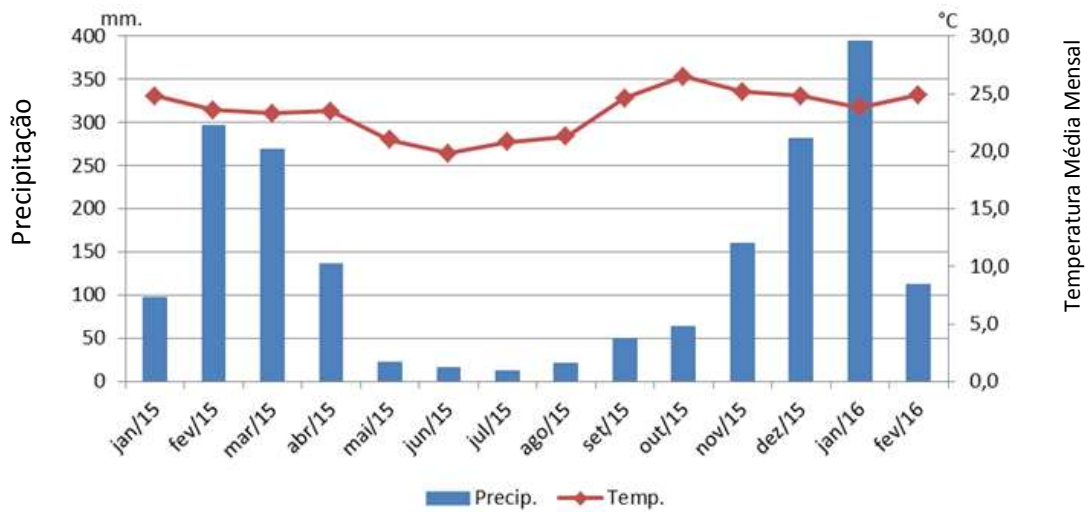
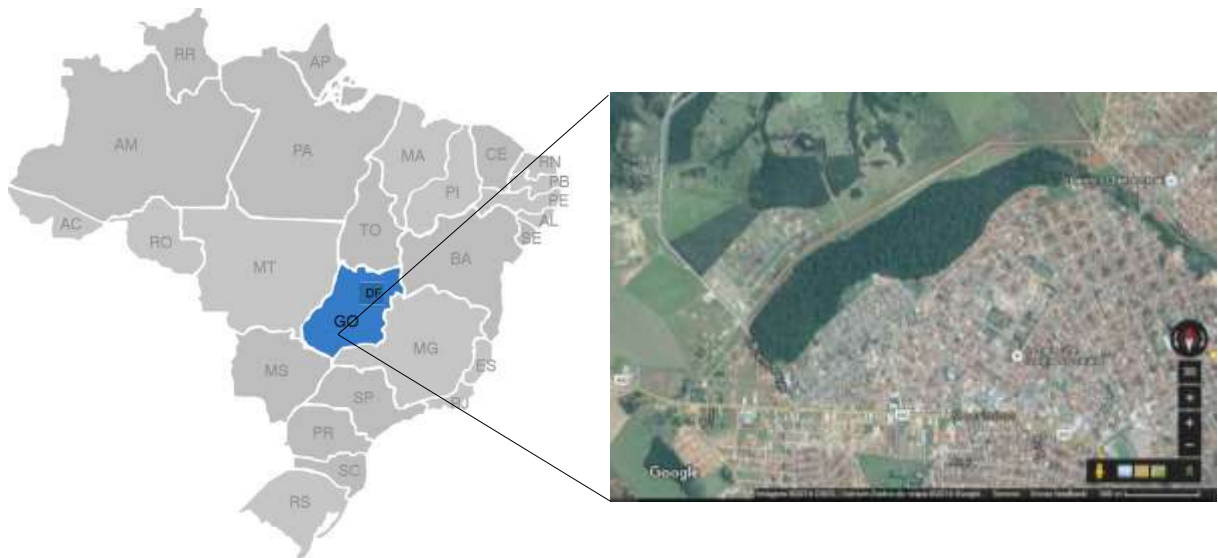


Figura 2 – Parque Natural de Morrinhos, localizado na região sul de Goiás.



Fonte: Google Earth (2016).

2.2 Planta hospedeira

Inga sessilis (Fabaceae, Mimosoideae) possui porte arbóreo, alcançando até 20m de altura, com haste variando entre 20 e 40 cm de diâmetro à altura do peito (BURKART, 1979). É típica das florestas estacionais semidecíduais, (CARVALHO, 2006). Possui folhas compostas, medindo até 30 cm de comprimento, com cinco a oito pares de folíolos; pecíolo

alado, com 2 cm de comprimento com glândulas raqueais proeminentes; folíolos ovais medindo até 12 cm de comprimento por 4 cm de largura, pubescentes em ambas as faces, ráquis alado e nectários extraflorais cupiliformes (CARVALHO, 2006; MORIM; BARROSO, 2007). Distingue-se das outras espécies de *Inga*, principalmente, pela grande dimensão de suas folhas (GARCIA, 1998).

2.3 Fenofases de *Inga sessilis*

O estudo foi realizado em campo entre os meses de dezembro de 2014 a janeiro de 2016. Para acompanhamento das fenofases de *Inga sessilis* foram selecionados 45 indivíduos jovens, medindo cerca de 50 a 200 cm (OKAMOTO, 2000; CARVALHO, 2003; POSSETE; RODRIGUES, 2010). As plantas foram marcadas, identificadas quanto à posição espacial (se localizadas na borda ou no interior da vegetação, distribuídas e distantes entre si com cerca de 5 a 10 metros ao longo do trajeto da área estudada) e monitoradas semanalmente de acordo com a metodologia proposta por Torezan-Silingardi; Oliveira (2004) e Vilela *et al.* (2014).

Os indivíduos foram monitorados semanalmente em campo no período de dezembro de 2014 até fevereiro de 2016. Nesse período, o surgimento de novas folhas foi quantificado, assim como a riqueza e abundância de formigas visitantes e de insetos herbívoros em nectários extraflorais. As observações e coletas realizadas semanalmente, entre dezembro de 2014 e janeiro de 2016, na borda e no interior do Parque Natural de Morrinhos, entre os períodos da manhã (das 8:00 as 12:00) e a tarde (das 13:00 as 16:00).

2.4 Levantamento dos insetos visitantes e insetos herbívoros

Durante as visitas semanais em campo, os insetos avistados sobre *I. sessilis* foram coletados em plantas não experimentais, quantificados e identificados como herbívoros ou visitantes, conforme comportamento exibido (quando estavam sugando, perfurando, mastigando ou segurando os tecidos foliares). A posição dos insetos também foi registrada (nas folhas, ramos, ou se alimentando nos NEFS).

Exemplares dos insetos foram coletados e transportados para o Laboratório de Ecologia Comportamental de Aracnídeos da Universidade Estadual da Goiás para a identificação e preparação da coleção de espécies. Os insetos foram quantificados em campo, durante todo o período de estudo, e relacionados com a localização espacial das plantas nas condições entre borda e interior do remanescente.

2.5 Levantamento das espécies de formigas

As espécies de formigas, encontradas nos indivíduos de *I. sessilis* durante as visitas semanais ao campo foram amostradas e quantificadas em campo. A presença e a frequência das espécies de formigas também foram relacionadas com os períodos do ano e com sua localização espacial das plantas, se localizadas na borda ou no interior da vegetação. Durante o período de simulação de herbivoria, foi avaliada a abundância de formigas que acessavam o grupo controle. Um indivíduo de cada espécie foi coletado, fixado em álcool 70% e identificado a nível de espécie, com sua confirmação na Universidade Federal de Uberlândia.

2.6 Análise da herbivoria e anti-herbivoria

Para a análise da herbivoria, 30 indivíduos adicionais de *I. sessilis* foram marcados em campo entre os meses de setembro a outubro, meses em que ocorreu o surgimento de folhas jovens. Seis folhas jovens foram marcadas em cada indivíduo e vistoriadas no período de dezembro de 2015 a fevereiro de 2016.

A ação das formigas como inibidoras da herbivoria foi avaliada com um experimento. Em cada um dos indivíduos de *I. sessilis* marcados, três folhas foram definidas como controle e outras três folhas como tratamento. No grupo controle, as formigas acessaram livremente as folhas e nectários normalmente, favorecendo a manutenção das interações entre formigas visitantes e os insetos herbívoros. No grupo tratamento, as formigas foram removidas experimentalmente. Para isso, a resina Tanglefoot® foi aplicada na base dos ramos tratamento para evitarem o acesso das formigas. Galhos de plantas circundantes foram aparados para evitar que sejam utilizados pelas formigas para acessar as plantas do experimento. A eficiência das formigas enquanto inibidoras da herbivoria foram testadas, primeiramente, ao nível da população. Com base nos resultados do experimento de remoção das formigas, as taxas médias de perda de área foliar foram comparadas entre grupo controle e grupo tratamento, perdas totais por meio de um teste de Kruskal-Wallis; as perdas sazonais foram investidas por meio da aplicação de um teste de Wilcoxon.

O experimento permitiu avaliar como a presença ou ausência das formigas afeta os padrões de herbivoria em *I. sessilis*. Ao final do estudo, as folhas marcadas foram coletadas e preparadas em exsiccatas para as estimativas de danos foliares. A perda de área foliar foi quantificada em *software* para processamento de imagem digital (ImageJ versão 1.48). A abundância geral de insetos visitantes e herbívoros e para cada formiga associada foi

investigada por meio da análise estatística de dados circulares, por meio do *software* Oriana 4.03. Esse teste permitiu avaliar a existência de tendências sazonais para as espécies de interesse.

A eficiência da defesa anti-herbivoria poderia estar relacionada com a abundância das formigas. Assim, pode-se presumir que plantas mantendo maior número de formigas seriam menos impactadas pela herbivoria. Por isso, correlacionou-se a mediana da herbivoria por planta no grupo controle com a abundância das formigas. Por fim, as taxas médias de herbivoria foram comparadas entre as espécies de formiga presentes no sistema, utilizando-se o teste não paramétrico U de Mann-Whitney, pois os dados não atingiram sua normalidade, através do programa Statistica 10. A normalidade dos dados foi realizada através do teste de Anderson-Darling, através do *software* Minitab 17[®].

2.7 Assimetria flutuante e relação com herbivoria

Para a análise de assimetria flutuante foram utilizadas as folhas submetidas à manipulação experimental deste estudo (conforme descrito no item 2.6). A assimetria flutuante (FA) foi determinada por meio da diferença das medidas entre os lados direito (RW) e esquerdo (LW) das folhas, utilizando-se as maiores larguras. A nervura central foi utilizada como referência. A subtração das medidas RW e LW foi dividida pelo fator de correção N, tratado como o número de medidas realizadas. Além disso, estas medidas foram mensuradas após a digitalização de todas as folhas, utilizando o *software* Image J 1.48 (FREEMAN *et al.*, 2004; MENDES, 2014).

De acordo com Palmer e Strobeck (1986), é necessário, primeiramente discriminar a AF de outros tipos de assimetria, como a assimetria direcional e antissimetria. A A.F. indica desvios aleatórios e pequenos de simetria da folha com as frequências de distribuições das diferenças entre os lados esquerdo e direito (RW-LW) apresentando média zero e distribuição normal (curva em forma de sino). A assimetria direcional acontece quando há um maior desenvolvimento de um caráter em um lado do plano de simetria do que do outro (VAN VALEN, 1962), sendo a maioria dos indivíduos assimétricos na mesma direção (PALMER, 2004), com o gráfico de distribuição de frequência podendo ser deslocado para a esquerda ou direita. Já a antissimetria reflete uma falta de simetria, mas não há uma direção específica de deslocamento, o que resulta em um gráfico de frequência bimodal (SANSEVERINO; NESSIMIAN, 2008). Para testar a normalidade dos dados, as variáveis de assimetria flutuante foram submetidas, inicialmente, ao Teste de Kolmogorov-Smirnov, utilizado para determinar

se duas distribuições de probabilidade subjacentes diferem uma da outra, ou se uma das distribuições de probabilidade subjacentes difere da distribuição em hipótese.

Para testar se existem padrões verdadeiros de assimetria flutuante em *I. sessilis* a fim de verificar se existia assimetria direcional nos valores de FA utilizou-se o teste *t* de Student. O teste *t*-Student avaliou se os valores diferiram da média zero e se distribuíram próximos a uma distribuição normal dos dados (OXNEVARD *et al.*, 2012). A confirmação de média zero pelo teste *t*-Student indica a presença de assimetria flutuante e antissimetria (OXNEVARD *et al.*, 2012). Para descartar a presença desta última foi gerado o histograma para verificar a normalidade dos dados, sendo que a confirmação da distribuição normal ressalta a existência da assimetria flutuante, ao passo que a distribuição bimodal sugere a existência da antissimetria (PALMER, 1994). Não se recomenda o emprego de qualquer tipo de correção para as estruturas que apresentem a antissimetria (PALMER, 1994; VAN DONGENS *et al.*, 1999). O resultado significativo encontrado no teste *t* indica que a estrutura não possui média igual a zero, demonstrando o desvio dos dados em relação à distribuição normal e indicando a presença da assimetria direcional nas estruturas (PALMER, 1994). Na ocorrência de médias diferentes de zero, faz-se necessário aplicar a correção da assimetria direcional (PALMER, 1994; GRAHAM *et al.*, 1998). Para tal, foi adotado o procedimento de subtração entre os lados direito e esquerdo do lado que apresentou a maior tendência de assimetria, entre as folhas de *I. sessilis*. Após a correção foi calculado novamente a distribuição normal dos valores indicativos das diferenças entre os lados. Para aquelas estruturas que apresentam assimetria direcional, a diferença entre os lados pode ter uma eventual explicação hereditária (PALMER; STROBECK, 1992; PALMER, 1994). Falsos resultados da existência da assimetria flutuante podem ser encontrados devido a correlações significativas entre os níveis de assimetria com o tamanho da estrutura analisada (PALMER; STROBECK, 1986; PALMER, 1994).

Considerando que plantas localizadas na borda da vegetação poderiam apresentar fragilidades fisiológicas em relação aos indivíduos localizados no interior da vegetação, comparou-se a assimetria direcional entre plantas de borda e interior e também as diferenças nos tamanhos das folhas. Para testar a relação da dependência da assimetria direcional entre plantas localizadas no interior e na borda da vegetação foi realizado o Teste de qui-quadrado de Pearson, através do *software* Statistica 10.

2.8 Análises da composição e defesa química das plantas

A análise da composição e defesa química de *Inga sessilis*, foram realizadas pelo laboratório BioGeo Ambiental, Laboratório de Análises Ambientais e Consultoria, localizado no Município de Morrinhos, Goiás. Foram amostrados 26 indivíduos adicionais de *I. sessilis* distribuídos e distantes entre si com cerca de 5 a 10 metros ao longo de um trajeto na borda e no interior da área estudada. Para a realização das análises de detecção das substâncias presentes, as folhas coletadas entre os meses de janeiro e fevereiro de 2016, foram submetidas à secagem em estufa com temperatura de 40°C por aproximadamente quatro dias. Posteriormente, o preparo do material passou por um processo de moagem, seguido da separação das amostras devidamente pesadas em balança eletrônica de precisão e separadas em recipientes plásticos, que foram identificados de acordo com a localidade (borda e interior), idade do indivíduo (jovens e adultos) e maturidade foliar (novas e maduras). O material foi ainda, mantido em ambiente fechado sem exposição à luminosidade, até a extração de seus compostos de defesa química. As análises de composição e defesa química foram avaliadas por meio de uma Análise de Componentes Principais (PCA), que permite a análise dos dados usados visando sua redução, eliminação de sobreposições e a escolha das formas mais representativas de dados a partir de combinações lineares das variáveis originais. Por fim, considerando que a localização espacial das plantas (interior ou borda) poderia interferir na qualidade da defesa química das plantas, os perfis de compostos de defesa foram analisados. Os dados foram comparados utilizando o *software* Statistica 10.

2.8.1 Extração de compostos fenólicos

Para a detecção de substâncias fenólicas, 20 mL de água destilada foram adicionados à 2g de amostra e a extração será aquecida a 80°C (agitador magnético com aquecimento DI-03) durante 20 minutos. Após o resfriamento, o extrato será dividido em três tubos de ensaio contendo 5 mL cada. O primeiro tubo será utilizado como controle, sendo que, ao segundo tubo será adicionado 2 gotas de cloreto férrico (FeCl_3 1%) e no terceiro 2 gotas de hidróxido de potássio (KOH 3%), onde serão observadas as colorações obtidas. A coloração verde ou azul no tubo com FeCl_3 e a coloração amarelo ou laranja no tubo com KOH indicam a presença de substâncias fenólicas, de acordo com a metodologia proposta por AOAC (1975).

a) Polifenóis

A determinação de polifenóis totais foi realizada, através de um infuso de 1:10 (p/v), sendo 0,5 mL deste infuso ou solução de ácido gálico para a curva-padrão diluídos em 5 mL do reagente Folin Ciocalteau, junto com 4 mL de solução de carbonato de sódio 1M (Na_2CO_3 10,6%). Após serem agitadas em agitador de tubos (vortex), as soluções preparadas permaneceram em temperatura ambiente por 15 minutos e a leitura das amostras foram observadas em espectrofotômetro, seguindo a metodologia de (SINGLETON; ROSSI, 1965). A curva padrão para os polifenóis será preparada nas concentrações de 0, 50, 100, 150, 200 e 250 mg/L e o teor de polifenóis totais será expresso em mg equivalente de ácido gálico (EAG)/L, e os valores resultantes tabelados no programa Microsoft Office Excel® (SILVA, 2012).

b) Flavonoides

A extração de flavonoides foi realizada a partir de uma extração aquosa com 2g da amostra e 50 mL de água destilada será aquecida a 80°C por 20 minutos. Após resfriamento, a extração foi filtrada e separada em dois tubos de ensaio com 5 mL cada, o primeiro servindo como controle e o segundo com a adição de 0,1g de óxido de magnésio (MgO) com 0,5 mL de ácido clorídrico (HCl). Assim a presença de flavonoides foi detectada através da mudança de coloração, onde a cor laranja ou violeta indica a presença de flavonas ou flavononas, respectivamente (AOAC, 1975).

O método colorimétrico de cloreto de alumínio foi utilizado para a análise quantitativa de flavonoides, seguindo a metodologia proposta por Chang *et al.* (2002). Um infuso na proporção de 1:10 foi preparado e diluído em 1,5 mL de metanol junto com 0,1 mL de cloreto de alumínio 10%, 0,1 mL de acetato de potássio 1M (CH_3COOK 9,81%) e 2,8 mL de água destilada e agitados em vortex. As soluções permanecerão em temperatura ambiente por 30 minutos e a leitura das amostras procedidas com espectrofotômetro em comprimento de 415 nm. Para a curva-padrão, seguiu-se a mesma metodologia de diluição com solução de quercetina. A curva-padrão foi preparada nas concentrações de 200, 100, 75, 50, 25 e 12,5 mg/L de quercetina solubilizada em metanol (POURMORAD *et al.*, 2006).

Para a detecção de cumarinas, 5g da amostra foram extraídas com 20 mL de etanol (70%) durante 10 minutos a 80°C e filtradas após esfriar. Em papel Whatman nº 3 serão colocadas 3 gotas do extrato em dois pontos distantes entre si e em seguida gotas de hidróxido de sódio (NaOH) e hidróxido de potássio foram adicionados, respectivamente, em cada ponto com o extrato. A presença da cumarina foi verificada em luz UV 365nm (lanterna de emissão de radiação ultravioleta Boitton), com a revelação de fluorescência (AOAC, 1975).

2.8.2 Terpenos

Para constatar a presença de saponinas, uma extração aquosa de 0,5g da amostra foi aquecida a 80°C com 20 mL de água destilada por 20 minutos. Após esfriar, a solução foi filtrada, separada em um tubo e diluída com 10 mL de água destilada. Em um cilindro graduado, a solução sofrerá agitação para observar a formação de espuma. O desenvolvimento de um anel de espuma superior a 10 mm, persistente em repouso e após a adição de 3 gotas de ácido clorídrico (HCl), indicará a presença de saponinas (AOAC, 1975).

A detecção de heterosídeos cardiotônicos foi realizada, utilizando 1g da amostra em 20 mL de água destilada e acetato de chumbo [$(\text{CH}_3\text{COO})_2$ 10%]. A solução foi extraída a 80°C por dez minutos e, após esfriar, será filtrada três vezes com clorofórmio (CHCl_3) em um balão pera. A fase orgânica da solução foi separada em cadinhos para os testes de identificação. Em um dos cadinhos foram adicionadas gotas do reagente Baljet e no outro 3 mL de ácido-acético e uma gota de cloreto férrico 5%, vertendo a solução para um tubo de ensaio com 3 mL de ácido clorídrico. A coloração alaranjada a vermelho indicou a presença dos heterosídeos cardiotônicos onde será adicionado o reagente Baljet e o desenvolvimento de um anel marrom avermelhado (AOAC, 1975).

3 RESULTADOS

3.1 Análise de fenofase de *Inga sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae) e atividades de NEFs

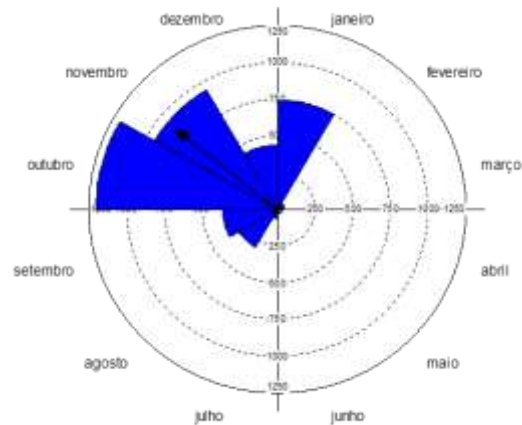
Inga sessilis não floresceu durante o período de estudo, permanecendo este estudo concentrado na fase de crescimento vegetativo. A análise do crescimento vegetativo identificou a sazonalidade no período de brotamento e crescimento de novas folhas (maior abundância no mês de outubro), época em que foram produzidas maior quantidade de folhas jovens em estado de expansão (teste de Rayleigh $p < 0,005$; Tabela 1 e Figura 3).

Tabela 1. Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade na fenofase de *Inga sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae) e atividades de NEFs, no período de dezembro de 2014 a fevereiro de 2016 no Parque Natural de Morrinhos/GO. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio (μ).

Sazonalidade na fenofase de <i>Inga sessilis</i> e atividades de NEFs	
Tamanho da amostra	14
Média Angular	26,3657
Comprimento do vetor médio (r)	0,5630
Intervalo de confiança de 95% (\pm)	-11,343 a 66,074
Teste de Rayleigh (Z)	4,4370
Teste de Rayleigh (p)	< 0,01

Fonte: do autor (2016).

Figura 3. Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade na fenologia *sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae) e atividades de NEFs, no período de dezembro de 2014 a fevereiro de 2016 no Parque Natural de Morrinhos/GO. A seta ou vetor indica a mediana das análises e as barras indicam as frequências do crescimento de folhas jovens.



Fonte: do autor (2016).

3.2 Análise de insetos visitantes e insetos herbívoros associados à *Inga sessilis* por meio de abundância e riqueza de espécies

Um total de 145 espécies de insetos visitantes, incluindo herbívoros, distribuídos em oito ordens, foram registradas em *I. sessilis*. A maior frequência de espécies foi observada entre os Coleoptera (N= 18), seguidas de Hemiptera (N=42), Lepidoptera com (N=58) e Orthoptera com apenas (N=3) espécies (Tabela 2).

Tabela 2. Lista de insetos visitantes e herbívoros associados a plantas de *Inga sessilis* durante o período de estudo, entre dezembro de 2015 e fevereiro de 2016, no Parque Natural de Morrinhos, GO.

Ordem	Família/espécie	Grupo Funcional/Guildas	Frequência (N)	Localização Espacial
Blattodea	Blattellidae sp1	Saprófagos/Arborícolas	1	Interior
Blattodea	Blattellidae sp2	Saprófagos/Arborícolas	1	Interior
Blattodea	Blattellidae sp3	Saprófagos/Arborícolas	1	Interior
Coleoptera	Anobiidae sp 1	Xilófago	1	Interior
Coleoptera	Biphyllidae sp 1	Predador	1	Interior
Coleoptera	Bruchidae sp 1	Mastigador	1	Borda
Coleoptera	Chrysomelidae sp1	Polífago/Mastigador	1	Borda
Coleoptera	Chrysomelidae sp2	Polífago/Mastigador	2	Borda
Coleoptera	Chrysomelidae sp3	Polífago/Mastigador	1	Interior
Coleoptera	<u>Corylophidae</u> sp1	Predador	3	Borda/Interior
Coleoptera	<u>Corylophidae</u> sp2	Predador	1	Borda/Interior
Coleoptera	Curculionidae sp1	Mastigador	1	Interior
Coleoptera	Curculionidae sp2	Mastigador	1	Interior
Coleoptera	Curculionidae sp3	Mastigador	2	Borda
Coleoptera	Curculionidae sp3	Mastigador	4	Interior/Borda
Coleoptera	Curculionidae sp4	Mastigador	1	Interior
Coleoptera	Elateridae sp 1	Mastigador	1	Borda
Coleoptera	Elateridae sp2	Mastigador	1	Borda
Coleoptera	Elateridae sp3	Mastigador	1	Interior
Coleoptera	Lampyridae sp1	Mastigador	1	Borda
Coleoptera	Meloidae sp1	Predador	1	Borda
Coleoptera	Meloidae sp2	Predador	1	Interior
Diptera	Drosophilidae sp1	Decompositor	5	Borda/Interior
Diptera	Syrphidae sp1	Polinizador	1	Borda
Hemiptera	Trypetidae sp1	Predador	1	Borda
Hemiptera	Alydidae sp1	Sugador	4	Interior
Hemiptera	Berytidae sp1	Sugador	19	Borda/Interior
Hemiptera	Berytidae sp2	Sugador	1	Borda
Hemiptera	Berytidae sp3	Sugador	1	Borda
Hemiptera	Cicadellidae sp1	Sugador	1	Interior
Hemiptera	Cicadellidae sp 2	Sugador	1	Borda
Hemiptera	Cicadellidae sp3	Sugador	1	Interior
Hemiptera	Cicadellidae sp4	Sugador	1	Borda
Hemiptera	Coccidae sp1	Sugador	6	Borda
Hemiptera	Membracidae sp1	Sugador	1	Interior
Hemiptera	Membracidae sp2	Sugador	1	Borda
Hemiptera	Membracidae sp3	Sugador	1	Borda
Hemiptera	Membracidae sp4	Sugador	1	Borda
Hemiptera	Membracidae sp5	Sugador	1	Interior
Hemiptera	Pentatomidae sp1	Sugador	1	Borda
Hemiptera	Pentatomidae sp2	Sugador	1	Borda
Hemiptera	Reduviidae sp1	Predador	2	Interior
Hemiptera	Reduviidae sp2	Predador	1	Borda
Lepidoptera/Lagartas	Não identificados	Herbívoro	58	Borda/Interior
Neuroptera	<u>Chrysopidae</u> sp1	Predador	1	Borda
Neuroptera	<u>Chrysopidae</u> sp2	Predador	1	Borda
Orthoptera	Tettigoniidae sp1	Mastigador	1	Interior
Orthoptera	Tettigoniidae sp2	Mastigador	1	Borda
Orthoptera	Tetrigidae sp1	Mastigador	1	Borda
Parasitoide sp1	Não identificado	Parasitoide*	1	Interior

Fonte: do autor (2016).

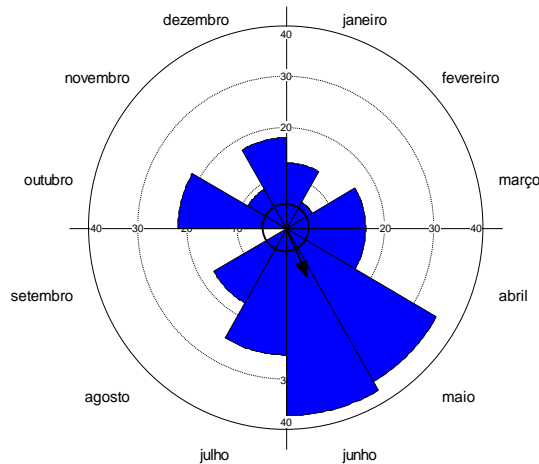
Os insetos visitantes e herbívoros foram mais abundantes nos meses de maio e junho, período em que as formigas foram pouco abundantes e as folhas já estavam completamente expandidas e os nectários extraflorais (NEFs) inativos ($p < 0,05$ teste de Rayleigh; Tabela 3 e Figura 4).

Tabela 3. Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade de insetos visitantes e herbívoros de *Inga sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae), no período de dezembro de 2014 a fevereiro de 2016 no Parque Natural de Morrinhos/GO. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio (μ).

Sazonalidade de insetos visitantes e herbívoros de <i>Inga sessilis</i> (Fabaceae, Mimosoideae)	
Tamanho da amostra	14
Média Angular	16,4378
Comprimento do vetor médio (r)	0,9116
Intervalo de confiança de 95% (\pm)	-6.867 a 32.629
Teste de Rayleigh (Z)	11,6353
Teste de Rayleigh (p)	< 0,01

Fonte: do autor (2016).

Figura 4. Resultados da Análise de Estatística Circular para a ocorrência de sazonalidade de insetos visitantes e herbívoros de *Inga sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae), no período de dezembro de 2014 a fevereiro de 2016 no Parque Natural de Morrinhos/GO. A seta ou vetor indica a mediana das análises e as barras indicam as frequências dos insetos visitantes em *I. sessilis*.



Fonte: do autor (2016).

3.4 Variação temporal na abundância de formigas associadas aos NEFs de *Inga sessilis*

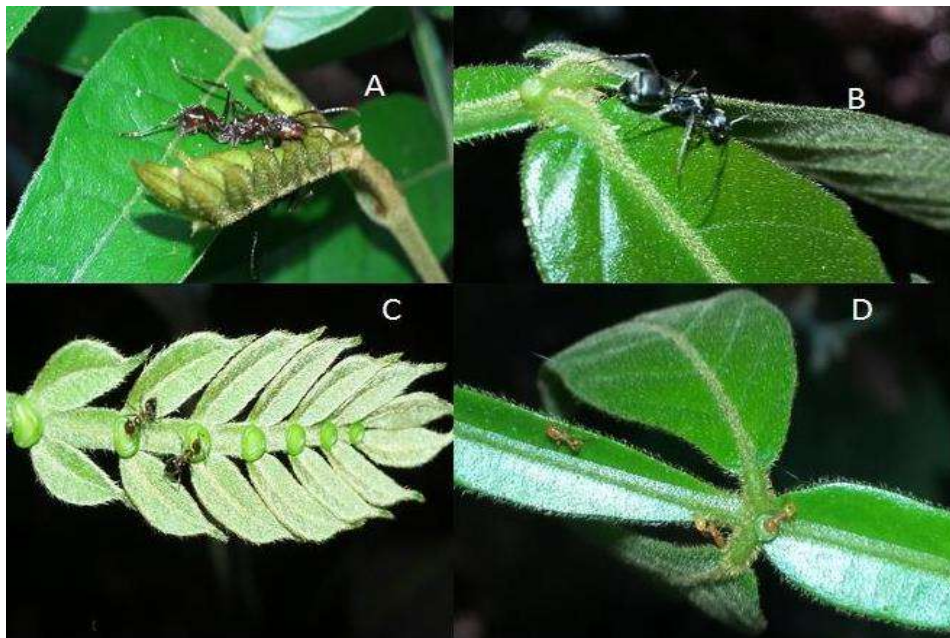
Ao longo do período de estudo detectou-se variação temporal na abundância das espécies de formigas associadas com *Inga sessilis*. Um total de 15 espécies de formigas, pertencentes a cinco subfamílias e 6 gêneros estiveram associadas aos nectários extraflorais (NEFs) das plantas de *I. sessilis* e as espécies. As espécies de formigas mais abundantes no sistema estudado foram classificadas como frequentes e aquelas registradas com menor frequência como incomuns. As espécies mais frequentes de formigas registradas foram *Ectatomma tuberculatum* (Ectatomminae), *Camponotus lespesii* (Myrmicinae), *Crematogaster limata* (Myrmicinae) e *Wasmannia auropunctata* (Myrmicinae), (Tabela 4; Figura 5). Os resultados mostram que as formigas foram mais abundantes em *I. sessilis* no período de maior crescimento vegetativo ($p < 0,05$ teste de Rayleigh; Tabela 5 e Figura 6).

Tabela 4. Lista de ocorrência de espécies de formigas registradas, em nectários extraflorais de *Inga sessilis*.

Espécies de Formigas registradas em <i>Inga sessilis</i>	Subfamília	Ocorrência	N
<i>Camponotus lespesii</i> (Forel, 1886)	Formicinae	Frequente	174
<i>Camponotus</i> sp1	Formicinae	Incomum	6
<i>Camponotus</i> sp2	Formicinae	Incomum	3
<i>Camponotus</i> sp3	Formicinae	Incomum	2
<i>Camponotus</i> sp4	Formicinae	Incomum	3
<i>Camponotus</i> sp5	Formicinae	Incomum	2
<i>Camponotus</i> sp6	Formicinae	Incomum	1
<i>Crematogaster limata</i> (Smith, 1858)	Myrmicinae	Frequente	2395
<i>Dolichoderus</i> sp1	Dolichoderinae	Incomum	1
<i>Ectatomma lugens</i> (Emery, 1894)	Ectatomminae	Incomum	15
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	Ectatomminae	Frequente	102
<i>Pheidole</i> sp1	Myrmicinae	Incomum	1
<i>Pachycondyla villosa</i> (Mayr, 1862)	Ponerinae	Incomum	1
<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (Fabricius, 1804)	Pseudomyrmecinae	Incomum	2
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger 1863)	Myrmicinae	Frequente	6874

Fonte: do autor (2016).

Figura 5. Espécies de formigas mais abundantes em *Inga sessilis* no remanescente de Mata Atlântica, Morrinhos, GO: A- *Ectatomma tuberculatum* em nectário extrafloral próximo as folhas de *Inga*; B- *Camponotus lespesii* em folhas de *Inga sessilis*; C- *Crematogaster limata* acessando nectários extraflorais em folhas jovens de *I. sessilis*; D- *Wasmannia auropunctata* acessando NEFs na planta hospedeira, *I. sessilis*.



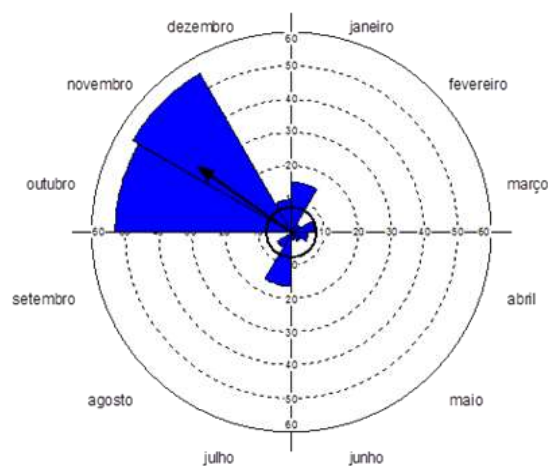
Fonte: do autor (2016).

Tabela 5. Resultados da Análise de Estatística Circular para a variação temporal na abundância de formigas associadas aos NEFs de *Inga sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae), no período de dezembro de 2014 a fevereiro de 2016 no Parque Natural de Morrinhos/GO. O Teste de Rayleigh foi realizado para analisar a significância do Vetor Médio (μ).

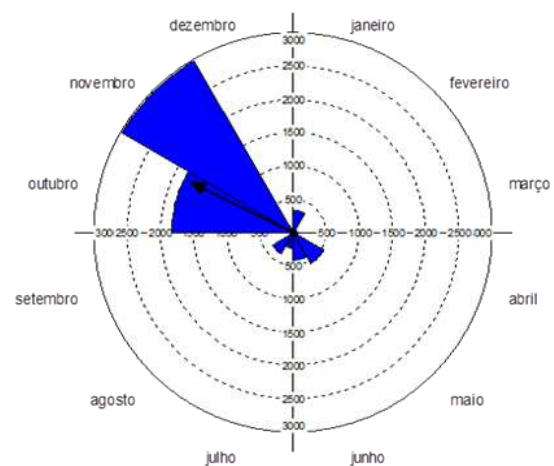
	<i>Camponotus</i>	<i>Crematogaster</i>	<i>Ectatomma</i>	<i>Wasmannia</i>
Tamanho da amostra	14	14	14	14
Comprimento do vetor médio (r)	0,8856	0,1842	0,9142	0,4687
Intervalo de confiança de 95% (\pm)	-6.867 a 32.629	211,520 a 391,520	-10,912 a 26,4	-3,119 a 98,050
Teste de Rayleigh (Z)	10,9791	0,4749	11,7016	3,0752
Teste de Rayleigh (p)	< 0,01	> 0,01	< 0,01	<0,05

Fonte: do autor (2016).

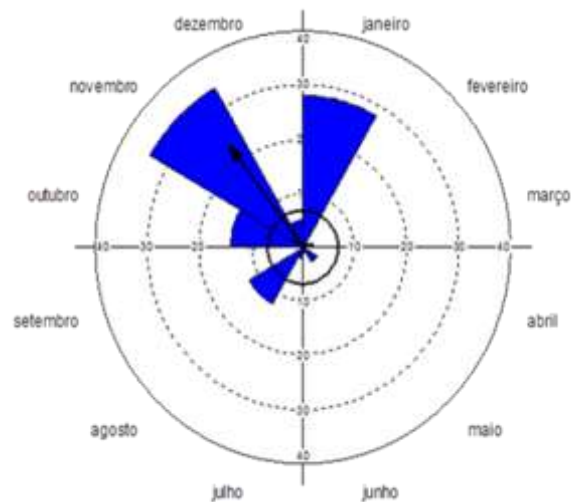
Figura 6. Resultados da Análise de Estatística Circular para a variação temporal na abundância de formigas associadas aos NEFs de *Inga sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae), no período de dezembro de 2014 a fevereiro de 2016 no Parque Natural de Morrinhos/GO. As setas ou vetores indicam a mediana das análises e as barras indicam as frequências das formigas mais abundantes sobre os nectários extraflorais presentes nas folhas jovens de *I. sessilis*.



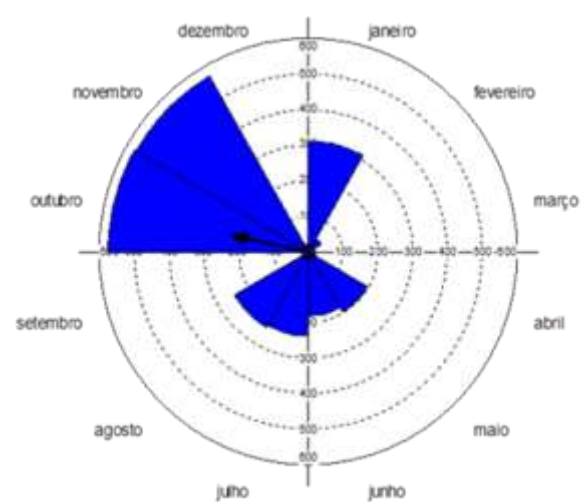
Camponotus lespesii



Crematogaster limata



Ectatomma tuberculatum



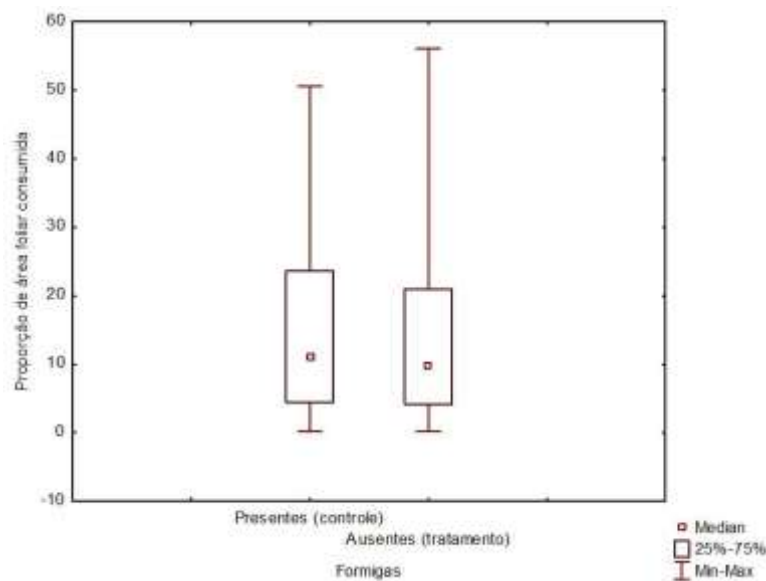
Wasmannia auropunctata

Fonte: do autor (2016).

3.5 Análises de herbivoria e anti-herbivoria em *Inga sessilis*

A proporção de área foliar consumida por herbívoros, na ausência das formigas (após experimento de exclusão), não foi significativamente diferente da proporção consumida na presença das formigas (Wilcoxon = 633,0; $p = 0,34$; $n = 18$; Figura 5).

Figura 5. Mediana da proporção de área foliar consumida por insetos herbívoros na presença (controle) e ausência (tratamento) das espécies de formigas dominantes em associação com *Inga sessilis*. Diferenças não significativas.

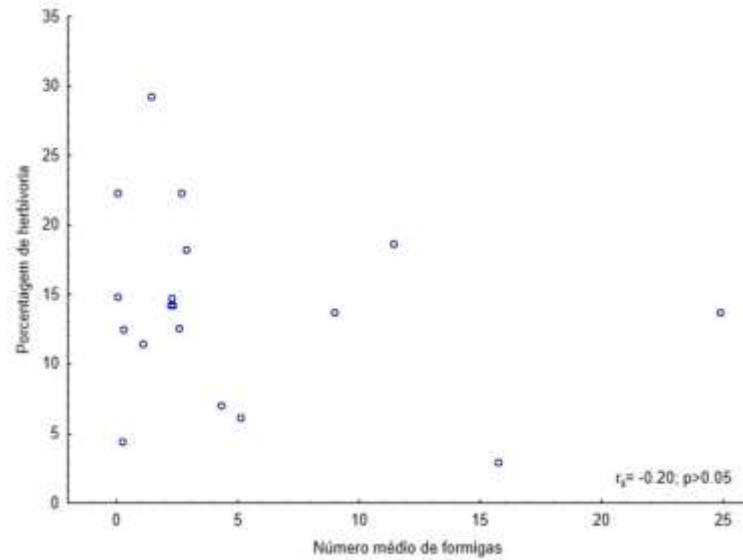


Fonte: do autor (2016).

A análise de Correlação de Spearman não detectou efeitos significativos ($r=0,20$; $p>0,05$; $n = 18$), sugerindo que a abundância de formigas não influenciou a intensidade da herbivoria (Figura 6).

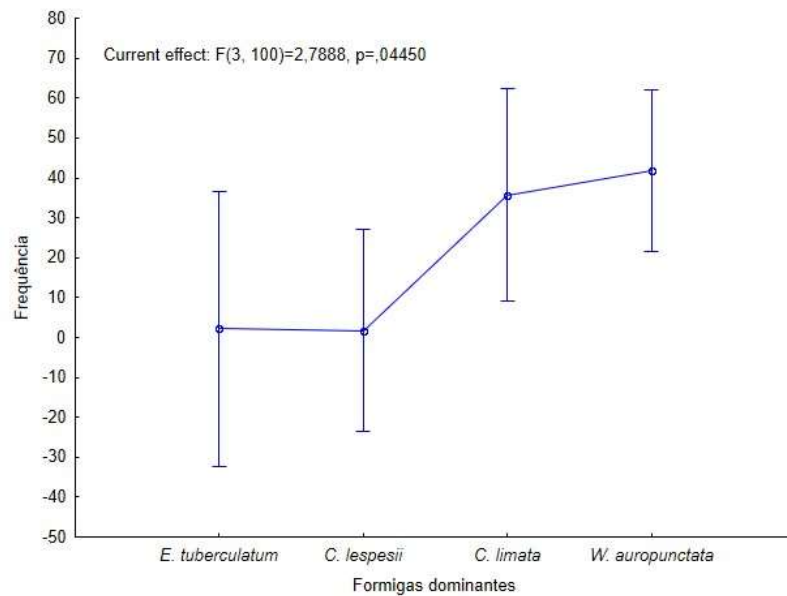
O desempenho da proteção contra herbívoros pode estar relacionado com as espécies de formigas associadas às plantas. Predomínio de formigas menos agressivas podem resultar em proteção pouco efetiva contra herbívoros. No sistema estudado, *Wasmannia auropunctata* e *Crematogaster limata* foram significativamente mais abundantes ($F= 2,7888$; $p > 0,05$; Figura 7). Assim, utilizou-se o teste U para avaliar diferenças entre a proporção de área foliar consumida entre as duas espécies de formigas dominantes no sistema *Crematogaster limata* e *Wasmannia auropunctata*. Contudo, as diferenças não foram significativas, ($U =31,00$; $p = 0,73$; $n = 18$; Figura 8).

Figura 6. Correlação de Spearman entre a mediana da porcentagem de área foliar consumida por herbívoros e a abundância das formigas sobre *Inga sessilis*. Efeitos não significativos.



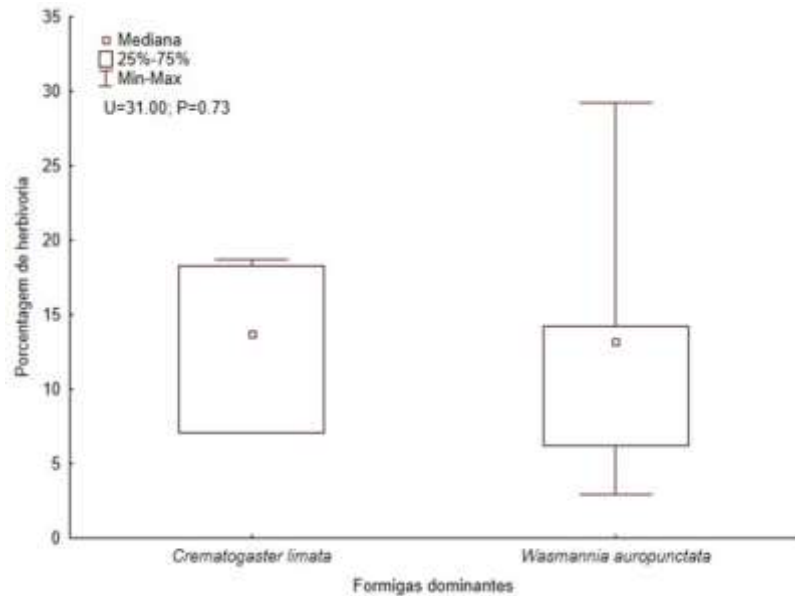
Fonte: do autor (2016).

Figura 7. Análise de variância das médias das abundâncias das formigas mais frequentes (*Camponotus lespesii*, *Crematogaster limata*, *Ectatomma tuberculatum* e *Wasmannia auropunctata*) em *Inga sessilis*.



Fonte: do autor (2016).

Figura 8. Relação entre as espécies de formigas dominantes associadas com *Inga sessilis* e sua influência na proporção de área foliar consumida por herbívoros. Diferenças não significativas.

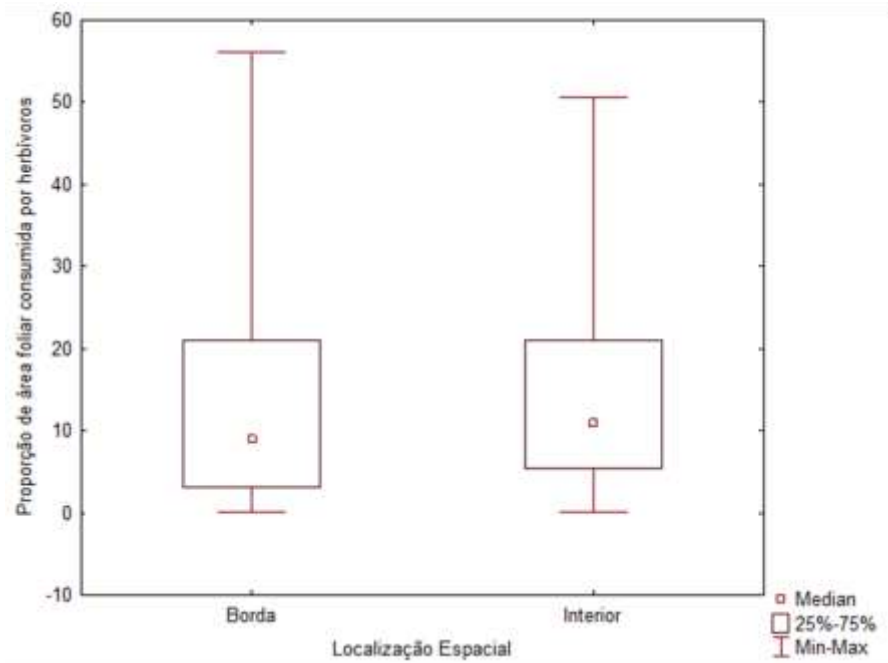


Fonte: do autor (2016).

Plantas localizadas na borda da vegetação poderiam ser mais facilmente localizadas pelos insetos herbívoros. Além disso, as condições abióticas da borda poderiam interferir na eficiência das defesas anti-herbivoria. Assim, as medianas das proporções de área foliar herbivorada foram comparadas entre plantas localizadas na borda da vegetação ou no interior no fragmento de mata. Entretanto, os efeitos não foram significativos ($U = 1.191$; $p = 0,22$; $n=18$; Figura 9). Ou seja, a localização espacial da planta (se na borda ou no interior da vegetação) não influenciou a mediana das taxas de herbivoria.

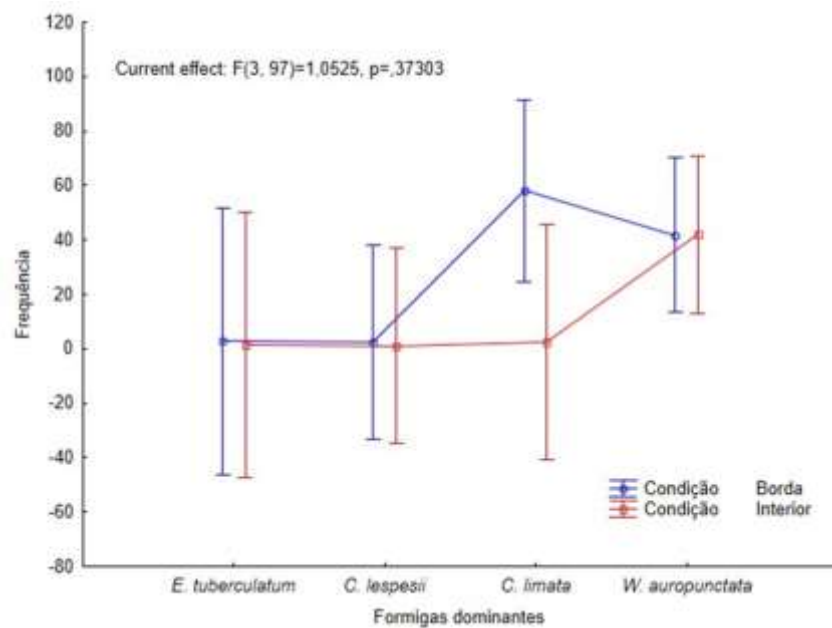
A ANOVA da ocorrência das espécies dominantes de formigas também foi pouco influenciada pelos efeitos de borda da vegetação ou pela distribuição espacial das plantas. Com exceção de *Crematogaster limata*, as abundâncias das formigas foram semelhantes entre borda e interior ($F= 1,0525$; $p > 0,05$; Figura 10).

Figura 9. Medianas das proporções de área foliar herbivorada foram comparadas entre plantas localizadas na borda da vegetação ou no interior no fragmento de mata. Efeitos não significativos.



Fonte: do autor (2016).

Figura 10. Abundâncias das espécies de formigas dominantes associadas em *Inga sessilis* em relação às plantas distribuídas na borda ou no interior da vegetação.

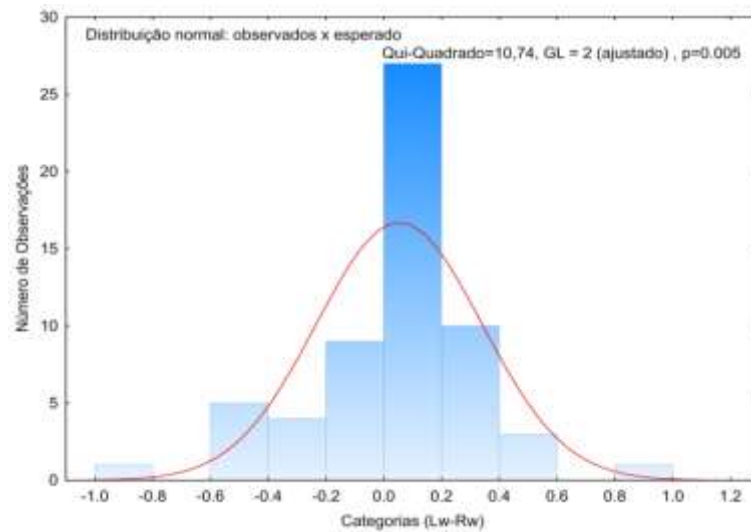


Fonte: do autor (2016).

3.6 Assimetria flutuante e relação com herbivoria

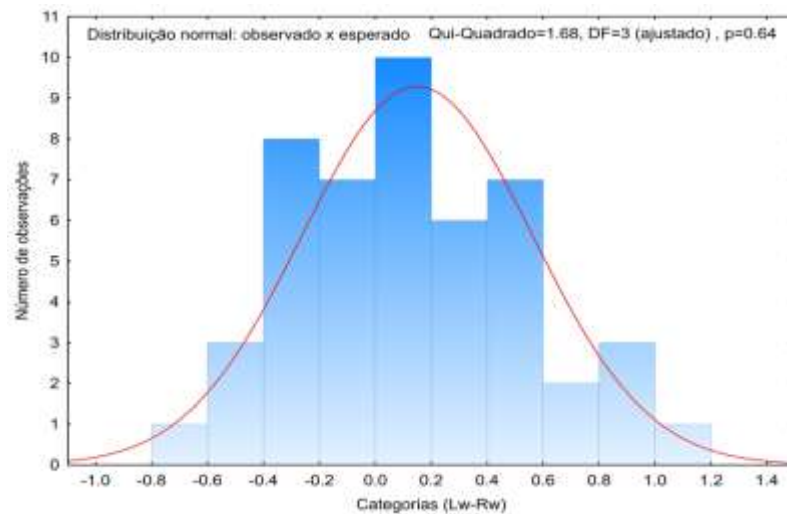
As frequências das diferenças entre os lados direito e esquerdo de cada folha e o grau de ajuste dos valores com a curva esperada, para a distribuição normal, demonstraram que os lados das folhas de *Inga sessilis* atenderam satisfatoriamente ao pressuposto de normalidade, (Kolmogorov-Smirnov=0,079; n=108; p=0,094). Os valores médios da diferença entre os lados direito e esquerdo (D-E) diferiram significativamente de zero (teste *t*-Student; $p < 0,05$). Houve diferença nas medidas entre os lados esquerdo e direito (RW-LW) das folhas, ($t = 0,2731$; $p = 0,003$), indicando a presença de assimetria direcional em plantas localizadas no interior da vegetação (Figura 11). Apesar disso, as análises indicaram que plantas localizadas na borda da vegetação não apresentaram assimetria direcional em relação aquelas localizadas no interior (Figura 12).

Figura 11. Análise das distorções de área foliar entre plantas localizadas no da vegetação.



Fonte: do autor (2016).

Figura 12. Diferenças entre a área foliar total entre indivíduos de *Inga sessilis* localizados na borda da vegetação.



Fonte: do autor (2016).

3.7 Análises da composição e defesa química das plantas

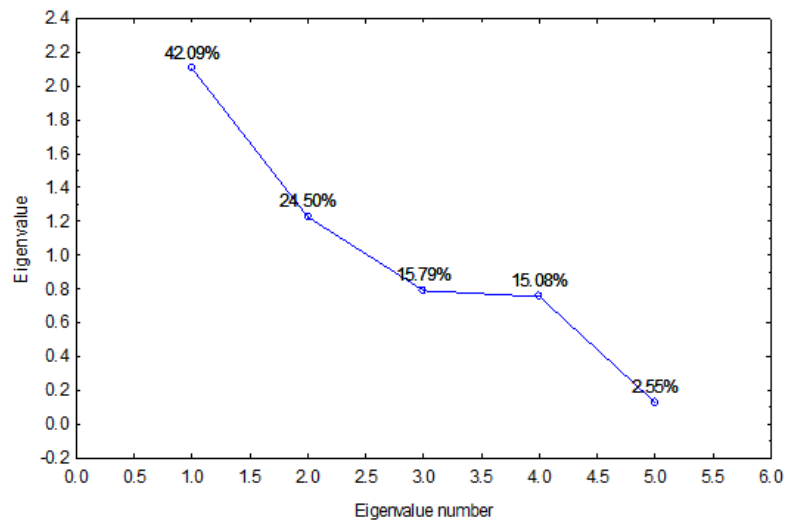
A partir das análises fitoquímicas realizadas em *Inga sessilis*, foi possível detectar resultados positivos para as substâncias fenólicas como: compostos fenólicos, polifenóis, flavonoides e terpenos (Tabela 6; Figura 13). As análises qualitativas, verificando a presença ou ausência dos metabólitos secundários, apresentaram diferentes resultados para as condições entre borda e interior do remanescente. Os resultados de Análise de Componentes Principais indicaram que os compostos de defesa química foram importantes para a defesa contra herbivoria, explicando cerca de 65% da variabilidade observada em relação à herbivoria. A análise também indicou marcante variação nos compostos de defesa química entre as plantas analisadas. A condição das plantas (se de borda ou interior) teve baixo poder de explicação dos resultados referentes à herbivoria, contudo, a condição esteve relacionada à presença de polifenóis, terpenos e saponinas (Tabela 7; Figura 14).

Tabela 6. Fatores das variáveis com base em correlações das análises químicas de *Inga sessilis*.

Fatores das coordenadas das variáveis, baseadas nas correlações (análises químicas). Variáveis ativas e complementares *Variável complementar					
	Fator 1	Fator 2	Fator 3	Fator 4	Fator 5
Polifenóis mg/L	0,167864	-0,775925	0,006055	0,607466	-0,026676
Flavonoides (P/A)	-0,928454	-0,149945	-0,221667	0,042258	0,254103
Flavonoides mg/L	-0,914090	-0,140139	-0,277537	-0,081370	-0,247290
Cumarinas Luz UV 365 nm (P/A)	-0,582192	-0,025296	0,812080	0,025670	-0,016714
Terpenos / Saponinas - espuma (P/A)	0,199290	-0,761674	0,061563	-0,613032	0,023205
*Condição	0,060978	-0,297717	0,476345	0,174705	0,130884

Fonte: do autor (2016).

Figura 13. Correlação de autovalores de variáveis relacionadas aos componentes químicos de *Inga sessilis*.



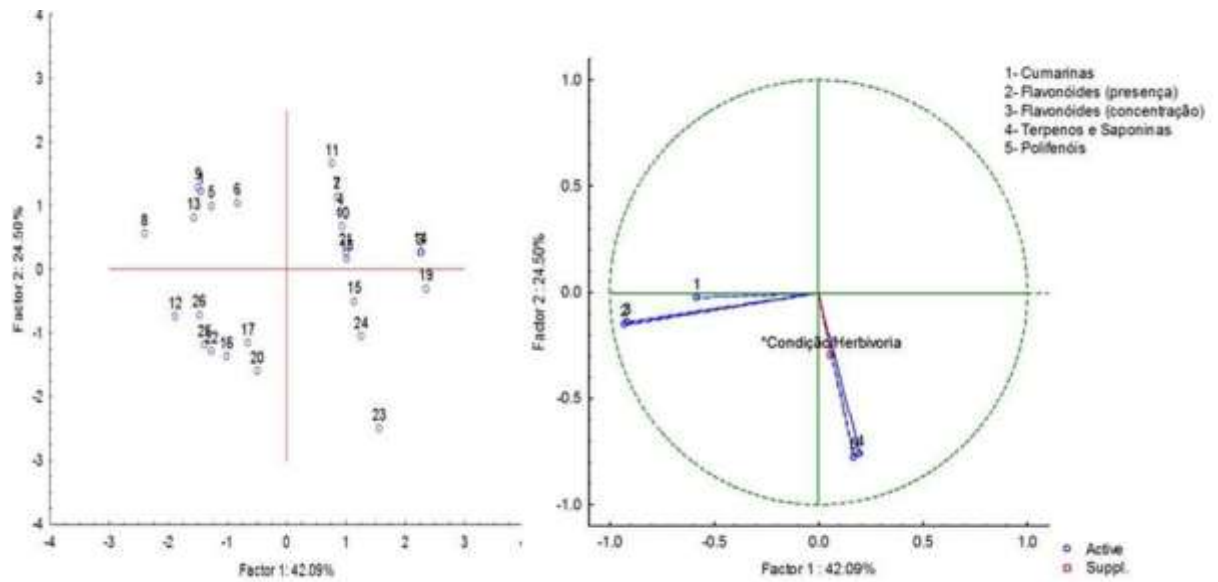
Fonte: do autor (2016).

Tabela 7. Autovalores de matriz de correlação e as estatísticas relacionadas (Análises químicas). Apenas as variáveis ativas.

Autovalores de matriz de correlação e as estatísticas relacionadas (análises químicas) Variáveis ativas únicas				
	Autovalores	% Total - variância	Autovalores - acumulados	Porcentagem acumulada- %
1	2.104429	42.08859	2.104429	42.0886
2	1.224968	24.49937	3.329398	66.5880
3	0.789464	15.78928	4.118862	82.3772
4	0.753888	15.07776	4.872750	97.4550
5	0.127250	2.54500	5.000000	100.0000

Fonte: do autor (2016).

Figura 14. Análise de Componentes Principais (PCA) de compostos de defesa químicos em *I. sessilis*.



Fonte: do autor (2016).

4 DISCUSSÃO

O crescimento vegetativo de *I. sessilis* ocorreu, principalmente, no período entre outubro de 2015 a fevereiro de 2016, coincidindo com o período chuvoso. Esse padrão de crescimento vegetativo sazonal é semelhante ao apresentado por outras espécies de *Inga* (KOPTUR, 1984; KERSCH; FONSECA, 2005; BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2008). A sazonalidade é uma característica marcante do bioma Cerrado (BATALHA *et al.*, 2005; AMORIN; BATALHA, 2007), influenciando o crescimento das plantas. O crescimento vegetativo sazonal pode contribuir para a redução dos danos por herbívoros, devido à menor exposição das estruturas da planta (ERDOGMUS, 2010; VELASQUE; DEL-CLARO, 2016). Para Brenes-Arguedas e colaboradores (2008), o crescimento vegetativo das espécies de *Inga* estudadas, ocorreu em meses diferentes daqueles de maior abundância de insetos herbívoros. No caso de *Inga sessilis*, esperava-se maior abundância de insetos no período chuvoso (BASSET, 1999; MARQUES; DEL-CLARO, 2006; ANDRADE *et al.*, 2007), o que convergiria com o crescimento vegetativo da planta.

Formigas das espécies *Camponotus crassus*, *Crematogaster limata*, *Ectatomma tuberculatum* e *Wasmannia auropunctata* foram mais frequentes em *I. sessilis*. Estudos anteriores demonstraram que estes gêneros associam-se com *Inga* (KOPTUR, 1984; KERSCH; FONSECA, 2005). As formigas destes gêneros parecem amplamente relacionadas com plantas produtoras de néctar no bioma Cerrado, desempenhando papéis de proteção contra herbívoros, a exemplo de *Lafoensia pacari* A. St.-Hil. (Lythraceae). No entanto, estudos em fitofisionomias savânicas têm indicado maior diversidade de formigas associadas (KÖRNDORFER; DEL-CLARO, 2006).

Os padrões de recrutamento de formigas dependem de diferentes fatores, como, por exemplo, espécies de formigas relacionadas, das espécies de plantas hospedeiras e de características associadas aos ambientes e tamanhos das colônias (BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2008). No entanto, as variações nas abundâncias de formigas devem influenciar na eficiência da proteção contra insetos herbívoros (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2008; ASSUNÇÃO *et al.*, 2014). Em algumas situações, por exemplo, pode ocorrer predomínio de espécie dominante no sistema. Brenes-Arguedas e colaboradores (2008) evidenciaram que *Ectatomma ruidum* representou mais de 40% das formigas associadas com quatorze espécies de *Inga*, no Equador. Em relação à *I. sessilis*, quatro espécies de formigas predominaram no sistema, sendo *Wasmannia auropunctata* a espécie dominante.

No presente estudo, os insetos herbívoros foram mais frequentes nos meses de maio e junho, meses anteriores ao brotamento e crescimento das folhas. Dentre os insetos amostrados, as lagartas de lepidópteros foram os mais frequentes, representando importantes herbívoros de *I. sessilis*. De fato, as lagartas são comuns em *Inga*, podendo ocasionar danos superiores a 75% da área foliar disponível em *I. densiflora* e *I. punctata* (KOPTUR, 1985; DINIZ *et al.*, 2007). Além disso, as lagartas de lepidópteros podem ser muito mais abundantes em áreas perturbadas, principalmente as espécies mirmecófilas, que obtêm proteção das formigas presentes na planta (BÄCHTOLD *et al.*, 2016).

Em diferentes sistemas envolvendo associação entre plantas e formigas, a redução dos danos causados pelos herbívoros é reconhecida como consequência benéfica às plantas (JANZEN, 1966; BOUCHER *et al.*, 1982; KOPTUR, 1992; DEL-CLARO, 2004). O experimento de exclusão indicou que, apesar da presença de formigas durante o período de expansão de folhas de *I. sessilis*, a ação das formigas não reduziu significativamente as proporções de danos foliares causados pelos insetos herbívoros. O gênero *Inga* coevoluiu em associação com as formigas (KURSAR *et al.*, 2009), existindo mais de 300 espécies nas regiões neotropicais (PENNINGTON, 1997; RICHARDSON *et al.*, 2001). A associação com as formigas confere redução das taxas médias de danos foliares causados pelos herbívoros (KOPTUR, 1998; MOREIRA; DEL-CLARO, 2005; KURSAR *et al.*, 2009). Análises detalhadas sobre a ação dos herbívoros e seus impactos em *Inga*, demonstram que as proporções de danos podem alcançar cerca de 25% a 40% em folhas jovens (cerca de uma a três semanas de expansão) (KURSAR *et al.*, 2009) e ultrapassar 80% em folhas maduras, o que não corrobora com os resultados deste estudo (KOPTUR, 1985; COLEY; AIDE, 1991; BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2006).

Em comparação com os resultados obtidos por estudos anteriores, podem-se considerar as proporções de danos foliares causados em *I. sessilis* relativamente baixas (cerca de 10% de perda foliar). Este fenômeno pode oferecer uma explicação alternativa para a ausência de efeitos significativos na proteção gerada pelas formigas no sistema estudado. Possivelmente, na área estudada, a herbivoria já seja relativamente baixa, sendo insuficiente para gerar sensibilidade necessária para o experimento de exclusão. Nesse caso, a associação com as espécies de formigas poderia gerar custos para a planta (produção de néctar), sem retorno de benefício significativo. Entretanto, baixas proporções de herbivoria podem condicionar redução na produção e secreção de néctar, permitindo que a planta regule os custos envolvidos (HEIL, 2011; GRASSO *et al.*, 2015).

No sistema estudado por Evans e colaboradores (2013), os efeitos de borda afetaram negativamente as populações de insetos herbívoros de *Solanum americanum* (Solanaceae). Segundo os autores, a proteção contra herbivoria foi mais efetiva no interior da vegetação, onde os herbívoros eram mais abundantes. Além disso, as formigas foram mais frequentes na borda, porém a herbivoria foi pouco expressiva nesse local. Entretanto, *S. americanum* é atacada por um tipo de afídeo que intensifica a associação com as formigas, sendo mais frequentes nas áreas de borda. No presente estudo, esperava-se obter maior herbivoria nas áreas de borda. Diferentemente de *S. americanum*, a associação com afídeo é menos comum em *I. sessilis*. Assim, a falta de proteção promovida pelas formigas associadas a *I. sessilis*, pode estar relacionada aos baixos níveis de herbivoria tanto na borda, quando no interior da vegetação estudada.

Um estudo avaliando a eficiência da defesa anti-herbivoria em áreas de florestas de araucárias substituídas por monoculturas ecologicamente manejadas (KERSCH-BECKER *et al.*, 2013), encontrou que, de modo geral, as formigas reduziram as abundâncias de insetos herbívoros e as taxas de herbivoria em *I. vera*. Contudo, os danos não afetaram significativamente a aptidão de plantas com ou sem formigas, sugerindo que as relações de proteção eram fracas.

Estudos relacionados com as influências dos efeitos de borda sobre as comunidades de insetos herbívoros demonstram que, plantas situadas na borda da vegetação tendem a sofrer danos por herbivoria mais intensamente do que as plantas de interior (GUIMARÃES *et al.*, 2014). Entretanto, a fragmentação dos habitats pode alterar a estrutura paisagens, modificando o fluxo das espécies, os processos e serviços dos ecossistemas, limitando os recursos disponíveis aos insetos herbívoros presentes na borda das vegetações (MAGUIRE *et al.*, 2015; MAGUIRE *et al.*, 2016). Assim, impactos extensivos da ação antrópica sobre as vegetações, promovem consequências múltiplas para os insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras, prejudicando as dinâmicas e estruturas populacionais e, conseqüentemente, o funcionamento do ecossistema (CORNELISSEN, 2011; KHALIQ *et al.*, 2014).

Estudos destacam que, de modo geral, em áreas conservadas, os danos por herbivoria em *Inga* tendem a ser elevados (KOPTUR, 1985; COLEY; AIDE, 1991; BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2006; KURSAR *et al.*, 2009). Entretanto, no presente estudo, fora investigado um sistema sob baixos danos por herbivoria. A vegetação estudada, uma mata semidecídua na cidade de Morrinhos, se encontra circundada por áreas já urbanizadas ou em processo de urbanização, com bairros em condição de loteamento e construção. Talvez, uma explicação alternativa para a baixa herbivoria seja as reduzidas abundâncias de insetos

herbívoros na área estudada. Os impactos antrópicos talvez tenham fragilizado consideravelmente as populações de insetos herbívoros, condicionado baixa herbivoria na planta estudada. Essa alternativa, embora careça de outros dados para comprovação, poderia explicar a ausência de variação das taxas de herbivoria no interior e na borda da vegetação. Consequente, desequilibrando as relações que *I. sessilis* e suas formigas visitantes.

De modo geral, as formigas beneficiam plantas (com NEFs) contra herbívoros naturais (AGRAWAL, 1998; DYER, 2002; MADUREIRA; SOBRINHO, 2002; NASCIMENTO; DEL-CLARO; 2004; 2010; MARQUES; DEL-CLARO, 2006; ANDRADE, *et al.*, 2007; MARAZZI *et al.*, 2013; CALIXTO, *et al.*, 2015; DEL-CLARO *et al.* 2016). Contudo, a eficiência das formigas como inibidoras da herbivoria, constatadas aqui neste trabalho, foi considerada baixa. Nessas condições, a baixa intensidade da herbivoria poderia tornar os custos de manutenção das colônias de formigas demasiadamente elevados para as plantas mirmecófilas (KERSCH-BECKER *et al.*, 2013; ALVES-SILVA; DEL-CLARO, 2015a).

A baixa abundância de insetos herbívoros poderia anular o benefício gerado pelas formigas, desequilibrando a relação mutualística. A proteção contra insetos herbívoros está correlacionada com a abundância e comportamentos das espécies de formigas visitantes. Algumas espécies podem utilizar o néctar fornecido pela planta, porém sem gerar benefício de proteção (BYK; DEL-CLARO, 2010). A efetividade da proteção oferecida às plantas do gênero *Inga* também está condicionada com as espécies de formigas visitantes (KOPTUR, 1984). Assim, no presente estudo, a manutenção das colônias de formigas em *I. sessilis* pode ser muito dispendiosa às plantas.

Estudos documentaram a existência de diferentes mecanismos reguladores da secreção de néctar em plantas. Tais mecanismos podem condicionar, nas plantas com NEFs, a secreção temporal ou sazonal do néctar. De modo geral, o pico de produção ocorre durante a noite (HEIL *et al.*, 2001; RADHIKA *et al.*, 2010). Assim, pode-se esperar que as plantas sincronizem a secreção diária de néctar em relação à disponibilidade de luz e a intensidade da herbivoria (HEIL *et al.*, 2001; RADHIKA *et al.*, 2010). Entretanto, não é possível especular se *I. sessilis* pode regular a secreção de néctar, devido aos baixos danos por herbivoria.

A assimetria flutuante tem sido amplamente utilizada como medida de instabilidade no desenvolvimento de plantas. No entanto, vários trabalhos relataram um aumento de assimetria flutuante em resposta a vários tipos de estresse (MOLLER, 1995; KOZLOV *et al.*, 1996; VALKAMA; KOZLOV, 2001). Em um estudo realizado com *Banisteriopsis campestris* (Malpighiaceae) no Cerrado, relatou que os níveis de assimetria flutuante em plantas são influenciados por perturbações no habitat em que se encontram (ALVES-SILVA; DEL-

CLARO; 2013). Considerando que, a assimetria foliar de possa funcionar como um indicador estresse, vários trabalhos sugerem que plantas de borda exibem maior assimetria do que plantas localizadas no interior da vegetação (ALVES-SILVA; DEL-CLARO; 2013; 2015b; 2016). Assim, pode-se supor que os insetos herbívoros atacaram, principalmente, plantas sob condições mais fragilizadas (CORNELISSEN; STILING, 2010). Várias espécies de plantas têm a capacidade de modificar suas estruturas através da variação fenotípica para manter o seu desempenho sob condições estressantes (CARDOSO; LOMÔNACO, 2003). Entretanto, no caso de *Inga sessilis*, a assimetria direcional variou significativamente entre plantas localizadas no interior da vegetação e não esteve relacionada com plantas localizadas sob os efeitos de borda no sistema estudado. Esta modificação é bastante comum em espécies de plantas dependentes de luz- que crescem em habitats sombreados (MARKESTEIJN *et al.*, 2007). Em nosso estudo, a leguminosa *I. sessilis* apresentou diferenças marcantes de área foliar em resposta aos microhabitats, pois plantas localizadas no interior da vegetação tinham folhas significativamente maiores em comparação com as plantas em locais ensolarados (borda da vegetação). A identificação da existência de outros tipos de assimetria bilateral, além da flutuante (*i.e.* direcional ou antissimetria) é recomendável (PALMER, 1994; ALLENBACH *et al.*, 1999), uma vez que a ocorrência destas pode interferir nos resultados de alguns estimadores da instabilidade do desenvolvimento (PALMER, 1994; GRAHAM *et al.*, 1998; VAN DONGEN *et al.*, 1999). Entretanto, muitos estudos não dão a devida atenção a essa diferenciação. A existência dos três tipos de assimetria, aparentemente, decorre de um *continuum*, geralmente mais perceptível em distâncias geográficas curtas e associadas a gradientes ambientais ao longo da faixa de distribuição de uma determinada espécie (GRAHAM *et al.*, 1998; KARK, 2001; LENS *et al.*, 2002; TELHADO *et al.*, 2016). No entanto, a maioria dos estudos sobre antissimetria têm sido conduzidos com populações de animais (PRATT; MCLAIN, 2002; WILL; LIEBHERR, 2015), e assim estudos entre a relação antissimetria está em falta para as plantas. De acordo com Sakai e Shimamoto (1965), ambas, assimetria flutuante e antissimetria pode se manifestar nas mesmas espécies de plantas. Em *I. sessilis* evidenciou-se assimetria direcional. Venâncio e colaboradores (2016) encontraram relações de antissimetria e assimetria direcional e variações de stress em uma leguminosa (*Bauhinia brevipes* Vogel (Fabaceae) no Cerrado goiano. Isto indica que, em alguns casos, diferentes tipos de assimetria foliar podem depender de ambas as escalas espaciais e estressoras. Neste sentido, outros tipos de assimetria, em particular a assimetria direcional, podem surgir de um estresse ambiental adicionado a uma origem de base genética

(PALMER, 1994), também podendo refletir uma resposta ao estresse no desenvolvimento ontogenético de caracteres bilaterais (GRAHAM *et al.*, 1998; KARK, 2001).

Além das associações com as formigas, o investimento em defesa química se constitui importante estratégia de defesa (FRAENKEL, 1959; EHRLICH; RAVEN, 1964; BECERRA *et al.* 2009; KURSAR *et al.*, 2009; ENDARA *et al.*, 2015; RICHARDS *et al.*, 2015). Embora a produção de compostos secundários de defesa seja determinada geneticamente, a composição possa variar entre os diferentes estágios de crescimento e maturação das folhas (EDWARDS; WRATTEN, 1981). Além disso, o ambiente e a época do ano podem influenciar na produção e concentração destes metabolitos (SIMÕES *et al.*, 2003).

Em *Inga*, há evidências de que os metabolitos secundários são tóxicos para insetos herbívoros e, assim, podem funcionar como um importante mecanismo de defesa (WIGGINS *et al.*, 2016). Uma explicação para as diferenças de idade de metabolitos em plantas pode ser o custo de ou evitar a autotoxicidade, em que diferentes compostos podem ser favorecidos em diferentes fases do desenvolvimento da folha. A autotoxicidade e o sequestro de metabolitos secundários potenciais presentes em plantas geram muitos custos fisiológicos, sendo que, estes custos podem ser evitados se uma defesa constitutiva não tóxica for utilizada (por exemplo, a maturidade foliar). Alternativamente, o custo pode ser reduzido se a pressão do herbívoro ou da herbivoria for menor, levando a mais imprevisível evolução das defesas constitutivas inferiores (AGRAWAL; KARBAN, 1999). Além disso, o custo de sequestrar metabolitos ao longo de várias semanas pode ser muito menor do que a soma de toda a vida da folha (anos). Este fator deve selecionar uma transição dos metabolitos para folhas maduras que têm um baixo custo de sequestro destes compostos. Deste modo, os compostos secundários são mais presentes em relação a folhas que se encontram em estado de expansão, já que estas defesas são encontradas com mais frequência, possivelmente porque fornecem fuga parcial para os herbívoros (BECERRA *et al.*, 2009;. KURSAR *et al.*, 2009).

Alguns estudos têm documentado diferentes efeitos de defesa química em plantas de *Inga*, sobre a quantidade e a qualidade dos mecanismos de metabolitos nestas espécies (CORNELISSEN; FERNANDES, 2001; BRENES-ARGUEDAS *et al.*, 2006; BIXENMAN *et al.*, 2011; BIXENMAN *et al.*, 2013; WIGGINS *et al.*, 2016). Os resultados obtidos aqui mostram que os compostos de defesa química foram importantes para a proteção contra herbivoria, explicando cerca de 65% da variabilidade observada. Assim, os compostos de defesa química foram mais efetivos contra a herbivoria do que a ação das formigas. Embora a herbivoria não tenha variado significativamente entre plantas com formigas e formigas excluídas, a defesa química esteve relacionada com menores taxas de danos foliares. Plantas

com maiores concentrações de cumarinas e flavonoides foram menos danificadas pelos insetos herbívoros. Terpenos, saponinas e polifenóis também contribuíram para a redução da herbivoria, embora de modo menos significativo. A localização espacial da planta (borda ou interior da vegetação), não influenciou as concentrações de compostos.

O investimento muito alto em metabólitos secundários por *Inga* reflete como a corrida de armas químicas entre plantas e herbívoros têm influenciado as defesas de tecidos que são vulneráveis e de alto valor, particularmente folhas em expansão (BIXENMANN, 2011).

As associações entre plantas, predadores e herbívoros, podem ser moldadas por fatores bióticos e abióticos influenciando no ambiente (BRONSTEIN; BARBOSA, 2002; OLIVEIRA; DEL-CLARO, 2005; BRONSTEIN; HOLLAND, 2008). No sistema estudado, indivíduos da Fabaceae *Inga sessilis*, localizados em uma mata semidecídua, na periferia da cidade de Morrinhos, estiveram associados com formigas. Entretanto, as taxas de herbivoria relativamente baixas, anularam a ação de proteção promovida pelas formigas. Além disso, a intensidade da herbivoria não esteve relacionada com a disposição espacial da planta, se localizada no interior ou na borda da vegetação. Estresse gerado pelos fatores de borda não se expressaram como assimetria foliar. Assim, as plantas mostraram-se igualmente sujeitas ao ataque de herbívoros. Entretanto, as concentrações de alguns compostos secundários foram mais importantes e suficientes para a proteção da planta. Talvez, os impactos causados pela ação antrópica tenham afetado a abundância dos inimigos naturais de *I. sessilis*, tornando a herbivoria relativamente baixa na área de estudo. A influência dos impactos ambientais na conservação das relações estabelecidas entre as espécies ainda carece de mais estudos. Talvez, estes impactos estejam desequilibrando as relações, adquiridas ao longo de processos coevolutivos entre plantas e formigas (DEL-CLARO *et al.*, 2016), tornando a manutenção das colônias muito dispendiosas em habitats degradados.

5 CONCLUSÃO

Este estudo aborda as principais evidências de que os padrões espaço-temporais das relações entre uma população de *Inga sessilis* (Fabaceae, Mimosoideae), em resposta ao crescimento vegetativo da planta. Entretanto, as formigas atraídas pelos NEFs de *Inga* não protegeram efetivamente a planta contra a ação de herbívoros, havendo uma ausência de efeitos significativos na proteção gerada pelas formigas. A assimetria não indicou diferenças significativas na forma de assimetria entre os lados das folhas de *Inga sessilis* entre plantas localizadas no interior ou na borda da vegetação, porém, os resultados das análises indicaram que plantas localizadas na borda da vegetação possuíam folhas significativamente maiores do que aquelas localizadas no interior que plantas localizadas na borda da vegetação possuem folhas significativamente maiores do que aquelas localizadas no interior. Além disso, essas plantas são capazes de responder a danos defender contra o ataque de herbívoros, através do escape ao longo do tempo, por meio de defesas complementares da espécie, como a marcante variação nos compostos de defesa química. Por fim, o estudo mostra também que os efeitos de borda podem afetar drasticamente as relações entre as espécies, em especial aquelas envolvendo as relações mutualísticas entre plantas e formigas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRAWAL, A. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a Neotropical antplant. **Ecology**, v. 79, p. 2100-2112, 1998.
- AGRAWAL, A.; KARBAN, R. Why induced defenses may be favored over constitutive strategies in plants. Pp. 45–61 in R. Tollrian and C. D. Harvell ed. **The ecology and evolution of inducible defenses**. Princeton University Press, Princeton, 1999.
- AGUILAR, R., ASHWORTH, L., CAGNOLO, L., JAUSORO, M., QUESADA, M. and GALETTO, L. Dinamica de Interacciones mutualistas y antagonistas em ambientes fragmentados. In MEDEL, R., AIZEN, AM., AND ZAMORA, R. **Ecología y Evolucion de Interacciones Planta-Animal: Conceptos y Aplicaciones**. Editorial Universitaria S.A: Santiago de Chile, p.199-230, 2009.
- AGUIRRE, A.; COATES, R.; CUMPLIDO-BARRAGÁN, G.; CAMPOS-VILLANUEVA, A.; DÍAZ-CASTELAZO, C. Morphological characterization of extrafloral nectaries and associated ants in tropical vegetation of Los Tuxtlas, Mexico. **Flora**, v. 28, n. 2, p. 147–156, 2013.
- ALLENBACH, D. M. Fluctuating asymmetry and exogenous stress in fishes: A review. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 21, p. 355–376, 2011. doi:10.1007/s11160-010-9178-2.
- ALVES-SILVA, E.; BACHTOLD, A.; BARÔNIO, G. J.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Ant–herbivore interactions in an extrafloral nectaried plant: are ants good plant guards against curculionid beetles? **Journal Natural History**, v. 49, n. 13-14, p. 841-851, 2014.
- ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO, K. Effect of post-fire resprouting on leaf fluctuating asymmetry, extrafloral nectar quality, and ant–plant–herbivore interactions. **Naturwissenschaften**, v. 100, n. 525-532, 2013.
- ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO, K. Herbivory causes increases in leaf spinescence and fluctuating asymmetry as a mechanism of delayed induced resistance in a tropical savanna tree. **Plant Ecology and Evolution**, v. 149, n1: 73–80, 2016.
- ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO, K. Herbivory-induced stress: Leaf developmental instability is cause by herbivore damage in early stages of leaf development. **Ecological Indicators**, 2015b.
- ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO, K. On the inability of ants to protect their plant partners and the effect of herbivores on different stages of plant reproduction. **Austral Ecology**, 2015a.
- AMORIM, F. W.; GALETTO, L.; SAZIMA, M. Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). **Plant Biology**, v. 15, n. 2, p. 317–327, 2013.
- AMORIN, P. K.; BATALHA, M. A. Soil-vegetation relationships in hyperseasonal cerrado, seasonal cerrado, and wet grassland in Emas National Park (central Brazil). **Acta Oecologica**, v. 32, p. 319-327, 2007.
- 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, p. 121-134, 2007.
- AOAC. **Official methods of analysis of the association of official analytical chemists**. Disponível em: <<http://www.aoac.org/>>. Acesso em: 15 jan. 2016.

- APPLE, J. L.; FEENER, D. H. JR. 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, n. 3, p. 409-416, 2001.
- ASSUNÇÃO, M. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause an indirect cost of mutualism? **Flora**, v. 209, p. 244-249, 2014.
- AYOADE, A. A.; SOWUNMI, A. A.; NWACHUKWU, H. I. Gill asymmetry in *Labeo ogunensis* from Ogun River, Southwest Nigeria. **Revista de Biologia Tropical**, v. 52, n. 1, p. 171-175, 2004.
- BÄCHTOLD, A.; ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO. Ants, plant characteristics and habitat conservation status affect the occurrence of myrmecophilous butterflies on an extrafloral nectaried Malpighiaceae. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 2016. DOI: 10.1080/01650521.2016.1198192
- BARBOSA, B. C.; FAGUNDES, R.; SILVA, L. F.; TOFOLI, J. F.V.; SANTOS, A. M.; IMAI, B. Y. P.; GOMES, G. G.; HERMIDORFF, M. M.; RIBEIRO, S.P. Evidences that human disturbance simplify the ant fauna associated a *Stachytarpheta glabra* Cham. (Verbenaceae) compromising the benefits of ant-plant mutualism. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 1, p. 58-68, 2015.
- BARROSO, G. M.; GUIMARÃES, E. F.; ICHASO, C. L. F.; COSTA, C. G.; PEIXOTO, A. L. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. Rio de Janeiro: Livros Técnicos e Científicos Editora S.A., v. 1, 1978.
- BASSET, Y. Diversity and abundance of insect herbivores foraging on seedlings in a rainforest in Guyana. **Ecological Entomology**, v. 24, p. 245-259, 1999.
- BATALHA, M. A.; CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; DELITTI, W. B. C. Hyperseasonal cerrado, a new Brazilian vegetation form. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, n. 4, p. 735-738, 2005.
- BEATTIE, A. I. **Evolutionary ecology of ant-plant mutualisms**. Cambridge University Press, Cambridge Massachusetts, 1985.
- BECERRA, J. X.; VENABLE, D. L.; EVANS, P. H.; BOWERS, W. S. Interactions between chemical and mechanical defenses in the plant genus *Bursera* and their implications for herbivores. **American Zoologist**, v. 41, p. 865-876, 2001.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology**: from individuals to ecosystems. 4th ed. Malden, MA (USA): Blackwell Publishing Ltd. 759 p. 2006.
- BENTLEY, B. ELIAS, T. S. **The Biology of Nectaries**. New York: Columbia University Press, 1983.
- BENTLEY, B. L. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.8, p. 407-427, 1977.
- BIXENMANN, R.J.; COLEY, P. D. & KURSAR, T. A. Developmental Changes in Direct and Indirect Defenses in the Young Leaves of the Neotropical Tree Genus *Inga* (Fabaceae). **Biotropica**, v. 45, n. 2, p. 175-184, 2013.
- BIXENMANN, R.J.; COLEY, P. D. & KURSAR, T. A. Is extrafloral nectar production induced by herbivores or ants in a tropical facultative ant-plant mutualism? **Oecologia**, v. 165, p. 417-425, 2011.
- BLUTHGEN, N.; FIEDLER, K.; & BLUTHGEN, N. Competition for composition: lessons from nectar-feeding ant communities. **Ecology**, v. 85, p. 1479-1485, 2004.

- BLÜTHGEN, N.; VERHAAGH, M.; GOITIA, W.; JAFFE, K.; MORAWETZ, W.; BARTHLOTT, W. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. **Oecologia**, v. 125, n. 2, p. 229–240, 2000.
- BOOSMA, J. J.; VAN LOON, A. J. Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys. **Journal of Applied Ecology**, v. 51, p. 957–974, 1982.
- BOUCHER, D. H.; JAMES, S.; KEELER, K. H. The ecology of mutualism. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 13, p. 315–347, 1982.
- BRENES-ARGUEDAS, T.; COLEY, P. D.; KURSAR, T. A. Divergence and diversity in the defensive ecology of *Inga* at two Neotropical sites. **Journal of Ecology**, v. 96, p. 127–135, 2008.
- BRENES-ARGUEDAS, T.; HORTON, M. W.; COLEY, P. D.; LOKVAM, J.; WADDEL, R. A.; MEISOZO-O'MEARA, B. E.; KURSAR, T. A. Contrasting mechanisms of secondary metabolite accumulation during leaf development in two tropical tree species with different leaf expansion strategies. **Oecologia**, v. 149, p. 91–100, 2006.
- BRONSTEIN, J. L. & BARBOSA, P. **Multitrophic/multispecies mutualistic interactions:** The role of non-mutualists in shaping and mediating mutualisms, p.44-66. In T. Tscharntke & B.A. Hawkins (eds.), *Multitrophic level interactions*. Cambridge, Cambridge University Press, 587p., 2002.
- BRONSTEIN, J. L.; ALARCÓN, R.; & GEBER, M. The evolution of plant-insect mutualism. **New Phytologist**, v. 172, p. 412-428, 2006.
- BRONSTEIN, J. L.; and HOLLAND, J. N. **Mutualism**. *Encyclopedia of Ecology*, Vol. 3 (eds S. E. Jorgensen & B. D. Fath), pp. 2485-2491. Elsevier, Oxford, 2008.
- BROWN, B. J.; ALLEN, T. F. H. The importance of scale in evaluating herbivory impacts. **Oikos**, v. 54, n. 2, p. 189-194, 1989.
- BURKART, A. **Leguminosas-Mimosoideae. In Flora Ilustrada Catarinense.** (P.R. Reitz, ed.) Parte I, Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, p.66-78, 1979.
- BYK, J.; DEL-CLARO, K. Nectar- and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. **Acta Ethologica**, v. 13, p. 33–38, 2010. DOI 10.1007/s10211-010-0071-8
- CALIXTO, E. S.; LANGE, D.; DEL-CLARO, K. Foliar anti-herbivore defences in *Qualea multiflora* Mart. (Vochysiaceae): changing strategy according to leaf development. **Flora**, v. 209, p. 19-23, 2015.
- [CAMPOS, R. I.; CAMACHO, G. P. Ant-plant interactions: the importance of extrafloral nectaries versus hemipteran honeydew on plant defense against herbivores. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 8, p. 507–512, 2014.](#)
- CANELA, M. B. F.; SAZIMA, M. Florivory by the crab *Armases angustipes* (Grapsidae) influences hummingbird visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). **Biotropica**, v. 35, n. 2, p. 289-294, 2003.
- CARDOSO, G. L.; LOMÔNACO, C. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, p. 131-140, 2003.
- CARVALHO, K. S.; VASCONCELOS, H. L. Forest fragmentation and its effects on litter-dwelling ants. **Biological Conservation**, v. 91, p. 151–157, 1999.

- CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. 1. ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2003. v. 1, 1039 p.
- CARVALHO, P. E. R. **Ingá-Ferradura**. Embrapa Florestas, 1ª. Edição, Colombo, PR Dezembro, 2006.
- CERQUEIRA, R.; BRANT, A.; NASCIMENTO, M. T.; PARDINI, R. Fragmentação: alguns conceitos. In: RAMBALDI, D. M.; OLIVEIRA, D. A. S. **Fragmentação de Ecossistemas: Causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas**. Brasília: MMA/SBF, 2005.
- CHAGAS, A. P. **Ingeae Benth. (Leguminosae-Mimosoideae) no Espírito Santo, Brasil**. 2014, 93f. Dissertação (Mestrado em Botânica). Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-graduação em Botânica. Viçosa, Minas Gerais.
- CHANG, C.; YANG, M.; WEN, H.; CHERN, J. Estimation of total flavonoids content in propolis by two complementary colorimetric methods. **Journal of Food Drug Analysis**, Nangang District, Taipei City, v.10, n.3, p.178-182, 2002.
- CHRISTIANINI, A.V.; OLIVEIRA, P. S. Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 7, p. 191–199, 2013.
- COLEY, P. D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological Monographs**, v. 53, p.209-233, 1983.
- COLEY, P. D.; AIDE, M. T. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: Price P. W., Lewinson T. M., Fernandes GW, Benson W.W (eds) **Plant-animal interactions: evolutionary ecology and temperate regions**. Wiley, New York, pp 25–49, 1991.
- COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 305-335, 1996.
- COLEY, P. D.; BARONE, J.A. Ecology of Defenses, In: LEVIN, S.A. **Encyclopedia of Biodiversity**, New Jersey, v.2, p.11-21, 2001.
- COLEY, P. D.; LOKVAM, J.; RUDOLPH, K.; BROMBERG, K.; SACKETT, T. E.; WRIGHT, L.; BRENES-ARGUEDAS, T.; DVORETT, D.; RING, S.; CLARK, A.; BAPTISTE, C.; PENNINGTON, T.; KURSAR, T. A. Divergent defensive strategies of young leaves in two species of *Inga*. **Ecology**, v. 86, n. 10, p. 2633–2643, 2005.
- CORNELISSEN, T. Climate Change and Its Effects on Terrestrial Insects and Herbivory Patterns. **Neotropical Entomology**, v. 40, n. 2, p. 155-163, 2011.
- CORNELISSEN, T. G.; FERNANDES, G. W. Defence, growth and nutrient allocation in the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae). **Austral Ecology**, n.26, p.246-253, Australia, 2001.
- CORNELISSEN, T.; STILING, P. Perfect is best: low leaf fluctuating asymmetry reduces herbivory by leaf miners. **Oecologia**, v. 142, p. 46–56, 2005.
- CORNELISSEN, T.; STILING, P. Small variations over large scales: fluctuating asymmetry over the range of two oak species. **International Journal of Plant Sciences**, v. 171, n. 3, p. 303–309, 2010.
- COWART, N. M.; GRAHAM, J. H. Within- and among-individual variation in fluctuating asymmetry of leaves in the fig (*Ficus carica* L.). **International Journal of Plants Sciences**, v. 160, p. 116–121, 1999.

- CRUZ-NETO, O.; MACHADO, I. C.; DUARTE JR., J. A.; LOPES, J. A. Synchronous phenology of hawkmoths (Sphingidae) and *Inga* species (Fabaceae–Mimosoideae): implications for the restoration of the Atlantic forest of northeastern Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, p. 751–765, 2011.
- CUEVAS-REYES, P.; FERNANDES, G. W.; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A.; PIMENTA, M. Effects of generalist and specialist parasitic plants (Loranthaceae) on the fluctuating asymmetry patterns of ruprestrian host plants. **Basic and Applied Ecology**, v. 12, p. 449–455, 2011.
- DAJOZ, R. **Princípios de ecologia**. 7.ed. Porto Alegre: Artmed, 2005.
- DÁTILLO, W.; AGUIRRE, A.; FLORES-FLORES, R. V.; FAGUNDES, R.; LANGE, D.; GARCIA-CHAVEZ, J.; DEL-CLARO, K.; RICO-GRAY, V. Secretory activity of extrafloral nectaries shaping multitrophic ant-plant-herbivore interactions in an arid environment. **Journal of Arid Environments**, v. 114, p. 104–109, 2015.
- DAVIDSON, D. W.; MCKEY, D. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. **Journal of Hymenoptera**, v. 2, n.1, p. 13–83, 1993.
- DEL-CLARO, K.; BERTO, V.; RÉU, W. Herbivore deterrence by visiting ants increases fruit-set in an extrafloral nectary plant *Qualea multiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, p. 887–892, 1996.
- DEL-CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. **Oecologia**, v. 124, v. 2, p. 156–165, 2000.
- DEL-CLARO, K. & SANTOS, J. C. A função dos nectários extraflorais em plantas do cerrado. In: Cavalcanti, T.B.; Walter, B.M.T. (Orgs.). Tópicos Atuais em Botânica. Brasília: **Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia / Sociedade Brasileira de Botânica**, p.84-89, 2000.
- DEL-CLARO, K. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. **Neotropical Entomology**, v. 33, n. 6, p. 665–672, 2004.
- 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, p. 159–164, 2009.
- DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. **Ecologia das interações Animais-Plantas**: uma abordagem ecológico-evolutiva. 1. ed. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, 2012.
- DEL-CLARO, K.; GUILLERMO-FERREIRA, R.; ALMEIDA, E. M.; ZARDINI, H.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. Ants visiting the post-floral secretions of pericarpial nectaries in *Palicourea rigida* (Rubiaceae) provide protection against leaf herbivores but not against seed parasites. **Sociobiology**, v. 60, n. 3, p. 217–221, 2013.
- DEL-CLARO, K.; RICO-GRAY, V.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; ALVES-SILVA, E.; FAGUNDES, R.; LANGE, D.; DÁTILLO, W.; VILELA, A. A.; AGUIRRE, A.; RODRIGUEZ-MORALES, D. Loss and gains in ant-plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. **Insectes sociaux**, v. 63, p. 207–221, 2016.
- DÍAZ, M.; PULIDO, F. J.; MØLLER, A. P. Herbivore effects on developmental instability and fecundity of holm oaks. **Oecologia**, v. 139, p. 224–34, 2004.
- DÍAZ-CASTELAZO, C.; RICO-GRAY, V.; ORTEGA, F.; ÁNGELES, G. Morphological and Secretory Characterization of Extrafloral Nectaries in Plants of Coastal Veracruz, Mexico. **Annals of Botany**, v. 96, n. 7, p. 1175–1189, 2005.

- DICKE, M. and LORETO, F. Induced plant volatiles: from genes to climate change. **Trends in Plant Science**, v. 15, p. 115–117, 2010. doi: 10.1016/j.tplants.2010.01.007
- DINIZ, I. R.; BERNARDES, C.; RODOVALHO, S.; MORAIS, H. C. Biology and Occurrence of *Inga* Busk Species (Lepidoptera: Oecophoridae) on Cerrado Host Plants. **Neotropical Entomology**, v. 36, n. 4, 2007.
- DIXON, R. A.; PAIVA, N. L. Stress-Induced Phenylpropanoid Metabolism. **The Plant Cell**, v.7, p.1085-1097, Waterbury, 1995.
- DOBSON, H. E. M. Role of flower and pollen aromas in host-plant recognition by solitary bees. **Oecologia**, v. 72, n. 4, p. 618-623, 1987.
- 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.
- EDWARDS, P. J.; WRATTEN, S. D. **Ecologia das interações entre insetos e plantas**. São Paulo: EPU, 1981.
- EHRlich, P. R.; RAVEN, P. H.. Butterflies and plants: a study in plant coevolution. **Evolution**, v. 18, p. 586–608, 1964.
- EMMONS, L. H.; FEER, F. **Neotropical Rainforest Mammals: a Field Guide**. Chicago: University of Chicago Press, 1997.
- ENDARA, M. J.; WEINHOLD, A.; COX, J. E.; WIGGINS, N. L.; COLEY, P. D.; KURSAR, T. A. Divergent evolution in antiherbivore defences within species complexes at a single Amazonian site. *Journal of Ecology*, v. 103, p. 1107-1118, 2015.
- ERDOGMUS, G. D. V. M. **A perda de área foliar e sua relação com o gênero *Ectatomma* (Formicidae: Ectatomminae) em uma comunidade de cerrado**. 2010, 187 f. Tese (Doutorado em Ciências, Área: Entomologia) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2010.
- EVANS, D. M.; TURLEY, N. E.; TEWKSBURY, J. J. Habitat edge effects alter ant-guard protection against herbivory. **Landscape Ecology**, v. 28, p. 1743–1754, 2013.
- FADINI, M.A.M.; LEMOS, W.P.; PALLINI, A.; VENZON, M.; MOURÃO, S.A. Herbivoria de *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) induz defesa direta em morangueiro? **Neotropical Entomology**, v. 33, p. 293 297, 2004.
- FAIR, J. M.; BRESHEARS, D. D. Drought stress and fluctuating asymmetry in *Quercus undulata* leaves: confounding effects of absolute and relative amounts of stress? **Journal of Arid Environments**, v. 62, p. 235–249, 2005.
- FERNÁNDEZ, R. J. On the frequent lack of response of plants to rainfall events in arid areas. **Journal of Arid Environments**, v. 68, p. 688-691, 2007.
- FIALA, B.; GRUNSKY, H.; MASCHWITZ, U.; LINSENMAIR, K. E. Diversity of ant-plant interactions: protective efficacy in *Macaranga* species with different degrees of ant association. **Oecologia**, v. 97, p. 186-1 92, 1994.
- FLOREN, A.; BIUN, A.; LINSENMAIR, K. E. Arboreal ants as key predators in tropical lowland forest trees. **Oecologia**, v. 131, n. 1, p. 137–144, 2002.
- FOX, L. R. Defense and dynamics in plant-herbivore systems. **American Zoologist**, v. 21, n.4, p. 853-864, 1981.

- FRAENKEL, G. S. The raison d'être of secondary plant substances. **Science**, v. 129, p. 1466–1470, 1959.
- FRANCIS, G.; KEREM, Z.; MAKKAR, H. P. S.; BECKER, K. The biological action of saponins in animal systems: a review. **British Journal of Nutrition**, v. 88, p. 587-605, 2002.
- FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phonological studies in trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, p. 881-913, 1974.
- FREEMAN, D. C.; BROWN, M. L, DUDA, J.J; GRAHAM, J. H.; EMLLEN, J. M.; KRZYSIK, A. J.; BALBACH, H. E.; KOVACIC, D. A.; ZAK, J. C. Photosynthesis and Fluctuating Asymmetry as Indicators of Plant Response to Soil Disturbance in the Fall-Line Sandhills of Georgia: A Case Study Using *Rhus copallinum* and *Ipomoea pandurata*. **International Journal of Plant Sciences**, v. 165, p. 805–816, September, 2004.
- GALLETTI, M.; PIZO, M. A.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia, frugivoria e dispersão de sementes. In: CULLEN, L.; RUDRAN, R.; VALLDARES-Padua, C. (Eds.) **Métodos de Estudos em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre**. Curitiba, Paraná: Editora da UFPR, p. 395-422, 2004.
- GARCIA, F. C. P. **Relações sistemáticas e fitogeográficas de *Inga Miller* (Leguminosae-Mimosoideae) nas florestas da costa sul e sudeste do Brasil**. 1998. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 247p.
- GERSHENZON J.; CROTEAU, R. Terpenoids, pp. 165–219, in G. A. Rosenthal and M. R. Berenbaum (eds.). **Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites**, 2nd ed. Academic Press, Orlando, Florida, 1991.
- GONZÁLES-TEUBER, M.; HEIL, M. The role of extrafloral nectar amino acids for the preferences of facultative and obligate ant mutualists. **Journal of Chemical Ecology**, v. 35, n. 4, p. 459-68, April, 2009.
- GRAHAM, J. H.; EMLLEN, J. M.; FREEMAN, D. C.; LEAMY, L. J.; KIESER, J. A. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability. **Biological Journal of the Linnean Society**, 64, 1-16, 1998.
- GRASSO, D. A.; PANDOLFI, C.; NOCENTINI, D.; NEPI, M.; MANCUSO, S. Extrafloral-nectar-based partner manipulation in plant–ant relationships. **AoB PLANTS**, v. 7, plv002, 2015. doi:10.1093/aobpla/plv002
- GÜÇLÜ-USTÜNDAĞ, O.; MAZZA, G. Saponins: properties, applications and processing. **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, v. 47, p. 231–58, 2007.
- GUILLERMO-FERREIRA, R.; CARDOSO-LEITE, R.; GANDOLFO, R. First observation of alternative food usage (extrafloral nectar) by the assassin bug *Atopozelus opsimus* (Hemiptera, Reduviidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 56, n. 4, p. 489-491.
- GUIMARÃES, C. D. C.; VIANA, J. P. R.; CORNELISSEN, T. A Meta-Analysis of the Effects of Fragmentation on Herbivorous Insects. **Environmental Entomology**, v. 43, n. 3, p. 537-545, 2014.
- HANUS, L. O.; REZANKA, T.; DEMBITSKY, V. M. A trinorsesterterpene glycoside from the North American fern *Woodwardia virginica* (L.) Smith. **Phytochemistry**, v. 63, p. 869–875, 2003.
- HARBONE, J. B. **Introduction to ecological biochemistry**. 4^a ed. Academic Press, London. 318 pp. 1988.

- HARBORNE, J. B., WILLIAMS, A. C. Advances in flavonoid research since 1992. **Phytochemistry**, 55, p. 401 – 504, 2000.
- HARE, J. D.; ELLE, E.; & VAN DAM, N. M. Costs of glandular trichomes in *Datura wrightii*: a 3-year study. **Evolution**, v. 57, p. 793–805, 2003.
- HARPER, J. L. The value of leaf. **Oecologia**, v. 80, p. 53-58, 1989.
- HARPER, K. A.; MACDONALD, S. E.; BURTON, P. J., CHEN, J.; BROSOFSKE, K. D.; SAUNDERS, S. C.; EUSKIRCHEN, E.S.; ROBERTS, D.; JAITEH, M. S.; ESSEEN, P. Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. **Conservation Biology**, v.19, n.3, p.768-782, Davis, 2005.
- HEIL, M. Extrafloral Nectar at the Plant-Insect Interface: A Spotlight on Chemical Ecology, Phenotypic Plasticity, and Food Webs. **Annual Review of Entomology**, v. 60, p. 213–32, 2015.
- HEIL, M. Nectar: generation, regulation and ecological functions. **Trends in Plant Science**, v. 16, n. 4, April, 2011.
- HEIL, M.; KOCH, T.; HILPERT, A.; FIALA, B.; BOLAND, W.; LINSENMAIR, E. Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. **PNAS**, v. 98, n. 3, p. 1083–1088, 2001.
- HEIL, M.; MACKAY, D. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological evolutionary research. **Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 425-453, 2003.
- HENRY, M. Saponins and phylogeny: example of the “gypsogenin group” saponins. **Phytochemistry Reviews**, v. 4, p. 89–94, 2005.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1990. 732 p.
- HOSTETTMANN, K.; MARSTON, A. **Saponins (chemistry and pharmacology of natural products)**. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 1995.
- JAWAD, L.; AL-MAMRY, J.; AL-BUSAIDI, J.; AL-MAMARI, A.; AL-MAMRY, S.; AL-OWISI, K.; AL-RUBIEY, M. Asymmetry in some morphological characters of Indian Oil Sardine, *Sardinella Longiceps* Valenciennes, 1847 collected from Muscat Waters on the Sea of Oman. **Water Research and Management**, v.2, n. 1, p. 61-64, 2012.
- JANZEN, D. H. Coevolution of Mutualism Between Ants and Acacias in Central America. **Evolution**, v. 20, n. 3, p. 249-275, September, 1966.
- JOLY, A. B. **Botânica: Introdução à taxonomia vegetal**. 10. ed. São Paulo: Nacional, 1991.
- KARBAN, R.; MEYER, J. Induced plant responses to herbivory. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 20, p. 331 348, 1989.
- KARBAN, R.; BALDWIN, I.T. **Induce responses to herbivory**. Chicago, University of Chicago Press, 317p, 1997.
- KARBAN, R.; R.; AGRAWAL, A. A. and MANGEL, M. The benefits of induced defenses against herbivores. **Ecology**, n. 78, p. 1351-1355, 1997.
- KARK, S. Shifts in bilateral asymmetry within a distribution range: The case of the chucar partridge. **Evolution**, v. 55, p. 2088-2096, 2001.
- KEELER, K. H. The extrafloral nectaries of *Ipomoea leptophylla* (Convolvulaceae). **American Journal of Botany**, v. 67, p. 216-222, 1980.

- KEELER, K. H.; KAUL, R. B. Morphology and distribution of petiolar nectarines in *Ipomoea* (Convolvulaceae). **American Journal of Botany**, v. 66, n. 8, p. 946-952, 1979.
- KEELER, K.H. 2010. **World list of Angiosperm species with extrafloral nectaries**. Disponível em: <<http://www.biosci.unl.edu/emeriti/keeler/extrafloral/worldlistfamilies.htm>>. Acesso em: 14 set. 2014.
- KERSCH, M.; FONSECA, C. R. Abiotic factors and the conditional outcome of an ant–plant mutualism. **Ecology**, v. 86, n. 8, p. 2117–2126, 2005.
- KERSCH-BECKER.; BUSS, S. R.; FONSECA, C. R. Conservation of an Ant–plant Mutualism in Native Forests and Ecologically-managed Tree Monocultures. **Biotropica**, v. 45, n. 4, p. 520–527 2013.
- KHALIQ, A.; JAVED, M.; SOHAIL, M.; SAGHEER, M. Environmental effects on insects and their population dynamics. **Journal of Entomology and Zoology Studies**, v. 2, n. 2, p. 1-7, 2014.
- KLIEBENSTEIN, D. J.; KROYMANN, J.; BROWN, P.; FIGUTH, A.; PEDERSEN, D.; GERSHENZON, J.; MITCHELL-OLDS, T. Genetic control of natural variation in *Arabidopsis* glucosinolate accumulation. **Plant Physiology**, v. 126, p. 811-825, 2001.
- KONDO, T.; YOSHIDA, K.; NAKAGAWA, A.; KAWAI, T.; TAMURA, H.; GOTO, T. Structural basis of blue-color development in flower petals from commelina communis. **Nature**, v. 358, p. 515-518, 1992.
- KOPTUR, S. Alternative Defenses against Herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an Elevational Gradient. **Ecology**, v. 66, p. 1639-1650, October, 1985.
- KOPTUR, S. Experimental Evidence for Defense of *Inga* (Mimosoideae) Sapling by Ants. **Ecology**, v. 65, n. 6, p. 1787-1793, December, 1984.
- KOPTUR, S. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Bernays E (ed) *Insect–plant interactions*, v. 4. CRC Press, Boca Raton, p. 81–129, 1992.
- KOPTUR, S. Floral and extrafloral nectars of Costa Rican *Inga* trees: a comparison of their constituents and composition. **Biotropica**, v. 26, p. 276–284, 1994.
- KOPTUR, S. Flowering Phenology and Floral Biology of *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae). **Systematic Botany**, v. 8, n. 4, p. 354- 368, October-December, 1983.
- KOPTUR, S.; PALACIOS-RIOS, M.; DÍAZ-CASTELAZO, C.; MACKAY, W. P.; RICO-GRAY, V. Nectar secretion on fern fronds associated with lower levels of herbivore damage: field experiments with a widespread epiphyte of Mexican cloud forest remnants. **Annals of Botany**, v. 111, p.1277–1283, 2013.
- KOPTUR, S.; RICO-GRAY, V.; PALACIOS-RIOS, M. Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in Central Mexico. **American Journal of Botany**, v. 85, n. 5, p. 736–739, 1998.
- KÖRNDORFER, A. P.; DEL-CLARO, K. Ant defense versus induced defense in *Lafoensia pacari* (Lythraceae), a myrmecophilous tree of the Brazilian cerrado. **Biotropica**, v. 38, 786–788, 2006.
- KOZLOV, M. V.; , B. J.; KORICHEVA, J.; HAUKIOJA, E. Fluctuating asymmetry of birch leaves increases under pollution impact. **Journal of Applied Ecology**, v. 33, p. 1489–1495, 1996.
- KURSAR, T. A.; COLEY, P. D. Convergent defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 21, p. 929 – 949, 2003.

- KURSAR, T. A.; DEXTER, K. G.; LOKVAM, J.; PENNINGTON, R. T.; RICHARDSON, J. E.; MURAKAMI, E. T.; DRAKE, C.; MCGREGOR, R.; COLEY, P. D. The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. **PNAS**, v. 106, n. 43, p. 18073–18078, 2009.
- KUSTER, R. M.; ROCHA, L. M. Cumarinas, cromonas e xantonas. IN: Simões CMO (editor) **Farmacognosia: da planta ao medicamento**. 5ªed Porto Alegre: Ed. da UFRGS, p. 537-551, 2003.
- LACAILLE DUBOIS, M. A.; WAGNER, H. A review of the biological and pharmacological activities of saponins. **Phytomedicine**, v. 2, n. 4, p. 363-383, 1996.
- LANGE, D.; DÁTILLO, W.; DEL-CLARO, K. Influence of extrafloral nectary phenology on ant-plant mutualistic networks in a neotropical savanna. **Ecological Entomology**, v. 38, 463–469, 2013.
- LANGE, D.; DEL-CLARO, K. Ant-Plant Interaction in a Tropical Savanna: May the Network Structure Vary over Time and Influence on the Outcomes of Associations? **Oecologia**, v. 165, p. 417–425, 2014.
- LANGE, D.; VILELA, A. A.; NAHAS, L.; BELCHIOR, C. ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE FORMIGAS QUE FORRAGEIAM EM PLANTAS. IN: **TEMAS ATUAIS EM ETOLOGIA E ANAIS DO XXIX ENCONTRO ANUAL DE ETOLOGIA, 2011**. Helena Maura Torezan-Silingardi e Vanessa Stefani (organizadoras). - Uberlândia: UFU, 2011. 257 p.: il.
- LAURANCE, W. F.; YENSEN, E. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. **Biological Conservation**, v. 55, p. 77–92, 1991.
- LAURANCE, W. F, CAMARGO, J. L. C.; LUIZÃO, R. C. C.; LAURANCE, S. G.; PIMM, S. L.; BRUNA, E. M.; STOUFFER, P. C.; WILLIAMSON, G. B.; BENÍTEZ-MALVIDO, J.; VASCONCELOS, H. L.; VAN HOUTAN, K. S.; ZARTMAN, E.; BOYLE, S. A.; DIDHAM, R. K.; ANDRADE, A.; LOVEJOY, T. E. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. **Biological Conservation**, v. 144, p. 56–67, 2010.
- LAW, J. H.; REGNIER, F. E. Pheromones. **Annual Review of Biochemistry**, v. 40, p. 533–548, 1971.
- LEARY, R. F.; ALENDORF, F. W. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for Conservation Biology. **Tree**, v. 4, n. 7, 1989.
- LENS L, DONGEN S. Fluctuating and directional asymmetry in natural bird populations exposed to different levels of habitat disturbance, as revealed by mixture analysis. **Ecology Letters**, v. 3, p. 516-522, 2000.
- LEWIS, G. P.; SCHRIRE, B.; MACHINDER, B. & LOCK, M. **Legumes of the world**. Kew: Royal Botanic Gardens. 577p. 2005.
- LIMA, H. C. **Leguminosas arbóreas da Mata Atlântica: uma análise da riqueza, padrões de distribuição geográfica e similaridades florísticas em remanescentes florestais do Estado do Rio de Janeiro**. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2000.
- LOKVAM, J.; and KURSAR, T. A. Divergence in Structure and function of young leaf chemical defenses in two cooccurring *Inga* species. **Journal of Chemical Ecology**, v. 31, p. 2563–2580, 2005.

- LOKVAM, J.; BRENES-ARGUEDAS, T.; LEE, S. J.; COLEY, P.D.; KURSAR, T. A. Allelochemic function for a primary metabolite: the case of Ltyrosine hyper-production in *Inga umbellifera* (Fabaceae). **American Journal of Botany**, (in press), 2006.
- LOKVAM, J.; COLEY, P. D.; and KURSAR, T. A. Cinnamoyl glucosides of catechin and dimeric procyanidins from young leaves of *Inga umbellifera* (Fabaceae). **Phytochemistry**, v. 65, p. 351-358, 2004.
- LOMBARDERO, M. J.; AYRES, M. P.; AYRES, B. D. Effects of fire and mechanical wounding on *Pinus resinosa* resin defenses, beetle attacks, and pathogens. **Forest Ecology and Management**, v. 225, p. 349-358, 2006.
- 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.
- 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.
- MAGUIRE, D. Y.; BUDDLE, C. M.; BENNETT, E. M. Within and Among Patch Variability in Patterns of Insect Herbivory Across a Fragmented Forest Landscape. **PLOS ONE**, v. 11, n. 3, p. 150-843, 2016.
- MAGUIRE, D. Y.; JAMES, P. M. A.; BUDDLE, C. M. Landscape connectivity and insect herbivory: A framework for understanding tradeoffs among ecosystem services. **Global Ecology and Conservation**, v. 4, p. 73–84, 2015.
- MARAZZI, B.; BRONSTEIN, J.; KOPTUR, S. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. **Annals of Botany**, v. 111, n. 3, p. 1243–1250, 2013.
- MARKESTEIJN L, POORTER L, BONGERS F. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. **American Journal of Botany**, v. 94, p. 515-25, 2007.
- 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.
- MARQUIS, R. J. **Selective impact of herbivores**. In: FRITZ, R. S.; SIMMS, E. L. (Eds.) *Ecology and Plant Resistance to Herbivore and Pathogens*. Chicago: University of Chicago Press, 1992. p. 301-325.
- MARQUIS, R. J.; BRAKER, H. E. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact. In: MCDADE, L. A.; BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H. A.; HARTSHORN, G. S. (Eds.). **La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest**. Chicago: Chicago Press, 1994. p. 261-281.
- 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.
- MARTINS, R. A.; SANTOS, E. V.; FERREIRA, I. M.; Atualização do mapa remanescentes florestal do município de Morrinhos-GO: utilizando imagem LANDSAT-TM. In: **XI EREGEO Simpósio Regional de Geografia**. Universidade Federal de Goiás - Campus Jataí, 2009.
- MASCHINSKI; J.; WHITHAM; T. G. The Continuum of Plant Responses to Herbivory: The Influence of Plant Association, Nutrient Availability, and Timing. **The American Naturalist**, v. 134, n. 1, p. 1-19, July, 1989.

- MAZID, M.; KHAN, T. A.; MOHAMMAD, F. Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants. **Biology and Medicine**, v. 3, n. 2, p. 232-249, 2011.
- MENDES, G. M. **Assimetria Flutuante como bioindicadora de mudanças ambientais e interações tróficas em *Cecropia pachystachya* (Urticaceae)**. 2014, 53f. Dissertação (Mestrado em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais.
- MITHÖFER, A.; BOLAND, W. Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects. **Annual Review of Plant Biology**, v. 63, p. 431-450, June, 2012. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042110-103854
- MOLLER, A. P. Leaf-mining insects and fluctuating asymmetry in elm *Ulmus glabra* leaves. **Journal of Animal Ecology**, v. 64, p. 697–707, 1995.
- MORAIS, H. C. and DINIZ, I. R. Herbívoros e herbivoria no cerrado: lagartas como exemplo. In AGUIAR, LMS. and CAMARGO, A. J. A. **Cerrado ecologia e caracterização**. Embrapa Cerrados, Brasília, DF, p. 159-175, 2004.
- MORAN, N.; HAMILTON, W. D. Low Nutritive Quality as Defense Against Herbivores. **Journal of Theoretical Biology**, v. 86, p. 247-254, 1980.
- 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, 2005.
- MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas de floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 12, p. 85-98, 1990.
- MORIM, M. P.; BARROSO, G. M. Leguminosae arbustivas e arbóreas da floresta atlântica do Parque Nacional do Itatiaia, Sudeste do Brasil: Subfamílias Caesalpinioideae e Mimosoideae. **Rodriguésia**, v. 58, n. 2, p. 423-468, 2007.
- MORRINHOS 2007. Lei Municipal nº 2.386, de 23 de Novembro de 2007. "**Dispõe sobre a criação do Parque Natural de Morrinhos como Unidade de Conservação de Proteção Integral.**" Disponível em: <<http://www.morrinhos.go.leg.br/novo/wp-content/uploads/2014/01/2.386-Parque-Ecolgico.-Parque-Natural-de-Morrinhos.pdf>> Acessado em 21/05/2016.
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Tree, [S.I.]**, v. 10, n. 2, p. 58-62, Fevereiro, 1995.
- MURRAY, R. D. H.; MENDEZ J.; BROWN, S. A. **The natural coumarins**. Wiley, New York, 1982.
- NASCIMENTO, E. A.; DEL-CLARO, K. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. **Flora**, v. 205, n. 11, p. 754-756, 2010.
- NASCIMENTO, E. A.; DEL-CLARO, K. Floral Visitors of *Chamaecrista debilis* (Vogel) Irwin & Barneby (Fabaceae - Caesalpinioideae) at Cerrado of Estação Ecológica de Jataí, São Paulo State, Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 36, p. 4, July – August, 2007.
- NASCIMENTO, M. A. S. Geomorfologia do Estado de Goiás. **Boletim de Geografia**, v. 12, p. 1-22, 1992.
- NOGUEIRA, M. R.; LIMA, I. P.; PERACCHI, A. L.; SIMMONS, N. B. New genus and species of Nectar-feeding bat from the Atlantic Forest of Southeastern Brazil (Chiroptera: Phyllostomidae: Glossophaginae). **American Museum Novitates**, v. 3747, p. 1-30, 2012.

- OKAMOTO, J. M.; JOLY, C. A. Ecophysiology and respiratory metabolism during the germination of *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (Mimosaceae) seeds subjected to hypoxia and anoxia. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n.1, p. 51-57, 2000.
- OLIVEIRA, P. S. & BRANDÃO, C. R. F. The-ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. Pp. 182-212 in Huxley, C. R. & Cutler, D. F. (eds). **Ant-plant interactions**. Oxford University, Press, Oxford, 1991.
- 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.
- OLIVEIRA, P. S.; & LEITÃO-FILHO, H. F. Extrafloral nectaries: Their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, n. 27, v. 2, p. 161-176, 1987.
- OLIVEIRA, P. S.; DEL-CLARO, K. Multitrophic interactions in a Neotropical savanna: ant-hemiptera 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. 414-438.
- OLIVEIRA, P. S.; RICO-GRAY, V.; DÍAZ-CASTELAZO, C.; CASTILLO-GUEVARA, C. Interaction between ants, extrafloral nectaries, and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). **Functional Ecology**, v. 13, p. 623-631, 1999.
- OSBOURN, A. E. Saponins in cereals. **Phytochemistry**, v. 62, p. 1-4, 2003.
- OXNEVAD, S. A., HEIBO, E., VOLLESTAD, L. A. Is there a relationship between fluctuating asymmetry and reproductive investment in perch (*Perca fluviatilis*)? **Canadian Journal of Zoology**, v. 80, p. 120-125, 2002.
- PACHECO, PSMJr. & DEL-CLARO, K. Nestmate Recognition in the Amazonian Myrmecophyte Ant *Pseudomyrmex concolor* Smith (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 62, n., p. 356-363, September, 2015.
- PALMER, A. R.; STROBECK, C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 17, p. 391-421, 1986.
- PALMER, A. R. Symmetry breaking and the evolution of development. **Science**, v. 306, n. 5697, p. 828-33, 2004.
- PANDA, N.; KHUSH, G. S. **Host plant resistance to insects**. CAB International, Wallingford, 1995.
- PARÉ, P. W.; TUMLINSON, J. H. Plant Volatiles as a Defense against Insect Herbivores. **Plant Physiology**, v. 121, p. 325-331, October, 1999.
- PARSONS, P. A. Fluctuating asymmetry - a biological monitor of environmental and genomic stress. **Heredity**, v. 68, p. 361-364, 1992.
- PENNINGTON, T. D. **The Genus Inga**. Botany. Royal Botanical Garden, 1997.
- PEREYRA, M.; POL, R. G.; GALETTO, L. Does edge effect and patch size affect the interaction between ants and *Croton lachnostachyus* in fragmented landscapes of Chaco forest? **Arthropod-Plant Interactions**, v. 9, p. 175-186, 2015. DOI 10.1007/s11829-015-9361-4
- PESQUERO, M. A.; TEIXEIRA-FILHO, J. C.; JUNQUEIRA, D. I. Desafios da sociedade na produção de alimentos. In: PESQUERO, M. A.; SILVA, M. V. (Org.). **Caminhos**

- Interdisciplinares pelo Ambiente, História e Ensino: o Sul Goiano no contexto.** 1. ed. Uberlândia: Assis, 2012. p. 87-104.
- POSSETTE, R. F.; RODRIGUES, W. A. O gênero *Inga* Mill. (Leguminosae – Mimosoideae) no estado do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 2, p. 354-368, 2010.
- POURMORAD, F.; HOSSEINIMEHR, S. J., SHAHABIMAJD, N. Antioxidant activity, phenol and flavonoid contents of some selected Iranian medicinal plants. **African Journal of Biotechnology**, v. 5, n. 11, p. 1142-1145, Bowie, 2006.
- PRATT A. E.; MCLAIN D. K. Antisymmetry in male fiddler crabs and the decision to feed or breed. **Functional Ecology**, v. 16, n. 89-98, 2002.
- RADHIKA, V.; KOST, C.; MITHÖFER, A.; BOLAND, W. Regulation of extrafloral nectar secretion by jasmonates in lima bean is light dependent. **PNAS**, v.107, n. 40, 2010.
- RAGUSA-NETTO, J.; FECCHIO, A. Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the southern Pantanal (Brazil). **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 4, p. 1021-1032, 2006.
- RICHARDSON, J. E.; PENNINGTON, R. T.; PENNINGTON, T. D.; HOLLINGSWORTH, P. M. Rapid diversification of a species-rich genus of Neotropical rain forest trees. **Science**, v. 293, p. 2242–2245, 2001.
- RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions.** Chicago: The University of Chicago Press, 2007. 346 p.
- ROBBERS, J. E.; SPEEDIE, M. K.; TYLER, V. E. **Farmacognosia e farmacobiocologia.** São Paulo: Premier, 1997.
- ROCHA, C. F. D. **Biologia da conservação: essências.** São Carlos, SP: RiMA, 2006.
- ROCHA-FILHO, L.C.; RINALDI, I. M. P. Crab spiders (Araneae: Thomisidae) in flowering plants in a Brazilian “Cerrado” ecosystem. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, n. 2, p. 359-364, 2011.
- RODRIGUES, P. J. F. P.; NASCIMENTO, M. T. Fragmentação florestal: breves considerações teóricas sobre Efeitos de borda. **Rodriguésia**, v. 57, n. 1, p. 63-74, Rio de Janeiro, 2006.
- ROSENTHAL, G. A.; BERENBAUM, M. R. **Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites, Vol II Ecological and evolutionary processes, 2ª edition academic press, San Diego, 1992.**
- ROSUMEK, F. B.; SILVEIRA, F. A. O.; NEVES, DE S. F.; BARBOSA, DE U. N. P.; DINIZ, L.; OKI, Y.; PEZZINI, F.; FERNANDES, G. W.; CORNELISSEN, T. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. **Oecologia**, v. 160, p. 537–549, 2009.
- RUDGERS, J. A. Enemies of herbivores can shape plant traits: selection in a facultative ant–plant mutualism. **Ecology**, v. 85, p. 195–205, 2004.
- RUDGERS, J. A.; GARDENER, M. C. Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. **Ecology**, v. 85, n. 6, p. 1495–1502, June, 2004.
- SAKAI K-I, SHIMAMOTO Y. Developmental instability in leaves and flowers of *Nicotiana tabacum*. **Genetics and Molecular Research**, v. 51, p. 801-813, 1965.
- SANSEVERINO, A. M.; NESSIMIAN, J. L. Larvas de Chironomidae (Diptera) em depósitos de folhoso submerso em um riacho de primeira ordem da Mata Atlântica (Rio de Janeiro, Brasil). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 52, n. 1, p. 95–104, 2008.

- SCHULDT, A.; STAB, M. Tree Species Richness Strengthens Relationships between Ants and the Functional Composition of Spider Assemblages in a Highly Diverse Forest. **Biotropica**, v. 47, n. 3, p. 339–346, 2015.
- SCHULDT, A.; STAB, M. Tree Species Richness Strengthens Relationships between Ants and the Functional Composition of Spider Assemblages in a Highly Diverse Forest. **Biotropica**, v. 47, n. 3, p. 339–346, 2015.
- SHARAF, K. E.; PRICE, M.V. Does pollination limit tolerance to browsing in *Ipomopsis aggregata*? **Oecologia**, v.138, n.3, p.396-404, 2004.
- SILVA, G. T. **Influência do efeito de borda sobre a herbivoria e a composição química de *Miconia cabucu* Hoehne (Melastomataceae) em diferentes estágios de desenvolvimento em um remanescente de floresta ombrófila densa do Parque Estadual da Serra Furada, Orleans, SC.** 2012, 76 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Universidade do Extremo Sul Catarinense, Criciúma, Santa Catarina, 2012.
- SIMÕES, C. M. O.; SCHENKEL, E. P.; GOSMANN, G.; MELLO, J. C. P.; MENTZ, L. A.; PETROVICK, P. R. **Farmacognosia: da planta ao medicamento.** Porto Alegre: UFRGS, 5.ed., 2003.
- SINGLETON, V. L.; ROSSI, J. A. JR. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents. **American Journal of Enology and Viticulture**, v. 16, p. 144-158, Davis, 1965.
- SOMARAKIS, S.; KOSTIKAS, I.; PERISTERAKI, N.; TSIMENIDES, N. Fluctuating asymmetry in the otoliths of larval anchovy *Engraulis encrasicolus* and the use of developmental instability as an indicator of condition in larval fish. **Marine Ecology Progress Series**, v. 51, p. 191-203, 1997.
- SOUZA, V.C. & LORENZI, H. **Botânica sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II.** Plantarum, Nova Odessa, 2005.
- SPARG, S. G.; LIGHT, M. E.; VAN STADEN, J. Biological activities and distribution of plant saponins. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 94, p. 219-243, 2004.
- STEFANI, V.; PIRES, T. L.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Beneficial Effects of Ants and Spiders on the Reproductive Value of *Eriotheca gracilipes* (Malvaceae) in a Tropical Savanna. **PLOS ONE**, v. 10, n. 7, 2015.
- STRONG, D. R., LAWTON, J. H. and SOUTHWOOD, R. **Insects on plants: community patterns and mechanisms.** Blackwell Scientific. Oxford. England, 1984.
- SZAKIEL, A.; PĄCZKOWSKI, C.; HENRY, M. Influence of environmental abiotic factors on the content of saponins in plants. **Phytochemistry Reviews**, v. 10, p. 471–91, 2011.
- TELHADO, C.; SILVEIRA, F. A. O.; FERNANDES, G. W.; CORNELISSEN, T. Fluctuating asymmetry in leaves and flowers of sympatric species in a tropical montane environment. **Plant Species Biology**, 2016. doi:10.1111/1442-1984.12122
- THEIS, N.; LERDAU, M. The evolution of function in plant secondary metabolites. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. 3, p. S93-S102, 2003.
- THOMAZINI, M. J.; THOMAZINI, A. P. B. W. A fragmentação florestal e a diversidade de insetos nas florestas tropicais úmidas. Rio Branco: Embrapa Acre, 2000. 21p. (**Embrapa Acre. Documentos, 57**).

- THOMPSON, J. N. Conserving interaction biodiversity. In: Pickett, S. A.; Oestfeld, R. S.; Shachak, M.; Likens, G. E. (Eds.). **The ecological basis of conservation: Heterogeneity, ecosystems, and biodiversity**. Chapman & Hall, New York, 1997. p. 285-293.
- THOMPSON, J. N. **The Coevolutionary Process**. University of Chicago Press, Chicago, 1994.
- THOMPSON, J. N. The Geographic Mosaic of Coevolution. **Mastozoología Neotropical**, v. 14, n. 1, p. 133-141, 2005.
- TONHASCA, JR. A. **Ecologia e História Natural da Mata Atlântica**. Rio de Janeiro: Interciência, 2005.
- TOREZAN-SILINGARDI, H. M. Predatory behavior of *Pachodynerus brevithorax* (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae) on endophytic herbivore beetles in the Brazilian Tropical Savanna. **Sociobiology**, v. 57, n. 1, p. 181-189, 2011.
- TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; OLIVEIRA, P. E. A. M. Phenology and reproductive ecology of *Myrcia rostrata* and *M. tomentosa* (Myrtaceae) in Central Brazil. **Phyton (Horn Austria)**, v. 44, p. 2-43, 2004.
- VALENCIA, R.; BALSLEV, H.; MIÑO, G. P. High tree diversity in Amazonian Ecuador. **Biodiversity and Conservation**, v. 3, p. 21–28, 1994.
- VALKAMA, J.; KOZLOV, M. V. Impact of climatic factors on the developmental stability of mountain birch growing in a contaminated area. **Journal of Applied Ecology**, v. 38, p. 665–673, 2001. doi: 10.1046/j.1365-2664.2001.00628.x
- VAN DONGEN, S.; LENS, L.; MOLENBERGHS, G. Mixture analysis of asymmetry: Modelling directional, asymmetry, antisymmetry and heterogeneity in fluctuating asymmetry. **Ecology Letters**, v. 2, p. 387-396, 1999.
- VAN VALEN, L. A Study of Fluctuating Asymmetry. **Evolution**, v. 16, n. 2, p. 125-142, 1962.
- VAN ETTEN, H.; TEMPORINI, E.; WASMANN, C. Phytoalexin (and phytoanticipin) tolerance as a virulence trait: why is it not required by all pathogens? **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 59, p. 83-93, 2001.
- VELASQUE, M. & DEL-CLARO, K. Host plant phenology may determine the abundance of an ecosystem engineering herbivore in a tropical savanna. **Ecological Entomology** (2016). DOI: 10.1111/en.12317
- VENÂNCIO, H.; ALVES-SILVA, E.; SANTOS, J. C. Leaf phenotypic variation and developmental instability in relation to different light regimes. **Acta Botanica Brasilica**, v. 30, n. 2, p. 296-303. April-June, 2016. doi: 10.1590/0102-33062016abb0081
- VICKERS, C. E.; GERSHENZON, J.; LERDAU, M. T. & LORETO, F. A unified mechanism of action for volatile isoprenoids in plant abiotic stress. **Nature Chemical Biology**, v.5, n.5, p. 283-291, 2009.
- VILELA, A. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Conditional outcomes in ant-plant-herbivore interactions influenced by sequential flowering. **Flora**, v. 209, p. 359-366, 2014.
- VINCKEN, J. P.; HENG, L.; DE GROOT, A.; GRUPPEN, H. Saponins, classification and occurrence in the plant kingdom. **Phytochemistry**, v. 68, p. 275–97, 2007.
- WHITE, T. C. R. An Index to Measure Weather-Induced Stress of Trees Associated With Outbreaks of Psyllids in Australia. **Ecology**, v. 50, p. 905–909, 1969.

- WHITE, T. C. R. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. **Oecologia**, v. 63, p. 90–105, 1984.
- WHITEHEAD, A.; LYVER, P. O'B.; JONES, C. J.; BELLINGHAM, P. J.; MACLEOD, C. J.; COLEMAN, M.; KARL, B. J.; DREW, K.; PAIRMAN, D.; GORMLEY, A. M.; DUNCAN, R. P. Establishing accurate baseline estimates of breeding populations of a burrowing seabird, the grey-faced petrel (*Pterodroma macroptera gouldi*) in New Zealand. **Biological Conservation**, v. 169, p. 109–116, 2014.
- WIGGINS, N. L.; FORRISTER, D. L.; ENDARA, M. J.; COLEY, P. D.; KURSAR, T. A. Quantitative and qualitative shifts in defensive metabolites define chemical defense investment during leaf development in *Inga*, a genus of tropical trees. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 2, p. 478–492, 2016.
- WILL K. W.; LIEBHERR, J. K. Antisymmetric male genitalia in Western Australian populations of *Mecyclothorax punctipennis* (Coleoptera: Carabidae: Moriomorphini). **Insect Systematics & Evolution**, v. 46, p. 393–409, 2015.
- WILSEY, B. J.; HAUKIOJA E.; KORICHEVA, J.; SULKINOJA, M. Leaf fluctuating asymmetry increases with hybridization and elevation in tree-line birches. **Ecology**, v. 79, p. 2092–2099, 1998.
- WINK, M. Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective. **Phytochemistry**, v. 64, p. 3–19, 2003.
- WITTSTOCK, U.; GERSHENZON, J. Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 5, p. 300–307, 2002.
- WU, D. & NIELSEN, I.C. Tribe Ingeae. In: Wu, Z. Y.; Raven, P. H. & HONG, D. Y. (eds.), **Flora of China**, 10: 60–71, 2010.
- WUYTS, N.; DE WAELE, D.; SWENNEN, R. Extraction and partial characterization of polyphenol oxidase from banana (*Musa acuminata* grand naine) roots. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 44, p. 308–314, 2006.
- WYBOUW, N.; BALABANIDOU, V.; BALLHORN, D. J.; DERMAUW, W.; GRBIĆ, M.; VONTAS, J.; LEEUWEN, T. V. A horizontally transferred cyanase gene in the spider mite *Tetranychus urticae* is involved in cyanate metabolism and is differentially expressed upon host plant change. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, v. 42, p. 881–889, 2012.
- ZANGERL, A. R.; HAMILTON, J. G.; MILLER, T. J.; CROFTS, A. R.; OXBOROUGH, K.; BERENBAUM, M. R. and DE LUCIA, E. H. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. **Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)**, v. 99, p. 1088–1091, 2002.
- ZARIN, D. J.; ALAVALAPATI, J. R. R.; PUTZ, F. E.; SCHMINK, M. **As florestas produtivas nos neotrópicos: conservação por meio do manejo sustentável?** São Paulo: IEB – Instituto Internacional de Educação do Brasil, 2005.