



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA - DBI**

HIANA CARLA LIMA MELO

**INTERAÇÃO PLANTA-FORMIGA: MODULAÇÃO DA
PRODUÇÃO DE NÉCTAR EXTRAFLORAL E RESPOSTA
DEFENSIVA POR FORMIGA**

São Cristóvão

2019



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA - DBI**

HIANA CARLA LIMA MELO

**INTERAÇÃO PLANTA-FORMIGA: MODULAÇÃO DA
PRODUÇÃO DE NÉCTAR EXTRAFLORAL E RESPOSTA
DEFENSIVA POR FORMIGA**

Orientadora

Prof.^a Dr.^a Ana Paula Albano Araújo

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao Departamento de Biologia da Universidade Federal de Sergipe como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Biologia.

São Cristóvão

2019

Hiana Carla Lima Melo

**INTERAÇÃO PLANTA-FORMIGA: MODULAÇÃO DA
PRODUÇÃO DE NÉCTAR EXTRAFLORAL E RESPOSTA
DEFENSIVA POR FORMIGA**

Monografia apresentada à Universidade Federal de Sergipe, como parte das exigências do Bacharelado em Biologia, para obtenção do título de “Bacharel em Biologia”.

APROVADA: em 04 de abril de 2019.

Ane Caroline Celestino Santos
Msc. Ane Caroline Celestino Santos
Pós-graduação em Agricultura e Biodiversidade
Universidade Federal de Sergipe

Marcos Leandro da Cruz Rocha
Msc. Marcos Leandro da Cruz Rocha
Universidade Federal de Sergipe

Ana Paula Albano Arêjo
Prof.ª Dr.ª Ana Paula Albano Arêjo
Universidade Federal de Sergipe
(Orientadora)

Aos meus pais Eliana e Augusto
À minha família e amigos
Ao meu chameguinho Mickey

Dedico

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao universo e a Deus por todo seu equilíbrio e busca por harmonia, onde tudo acontece no seu tempo e a principal lei é a Lei do Amor.

Às plantas e às formigas que me ajudaram na realização dos experimentos, pois mesmo devolvendo as plantas para a Casa de Vegetação e tendo conseguido devolver a maioria das formigas para os seus ninhos, foram retiradas de seu habitat natural.

Aos meus pais Eliana e Augusto, por estarem sempre ao meu lado e por acreditarem tanto em mim, sou muito grata e feliz por ser a filha de vocês.

Aos meus familiares: meus avós Zé Melo, Lourdinha, Zuzu e Luiz (*in memoriam*), minhas tias Ana, Nancy, Aliana e Adriana, meus tios Hélder e Júnior, meus primos Bibi, Lusca, Juliana, Layane, Alice, Luana, Heldinho e Caio, por todo carinho, amor e cuidado, como também meu padrasto Bosco e a minha madrasta Grace.

Ao meu chameguinho Mickey Mendonça, por esse relacionamento cheio de amor, respeito, cuidado e carinho, muito obrigada por tudo que construímos até hoje e que ainda vamos construir juntos, como também aos seus pais Ozair e Milton e familiares.

Ao meu terapeuta Douglas Nascimento por toda ajuda e cuidado, sou infinitamente grata por termos cruzado nossos caminhos. Ao meu terapeuta Werbson Alves, por todo auxílio e carinho. À equipe e a todos que participam do ELO, muito obrigada por existirem.

Às minhas amigas Gabi, Lari, Mari, Ju, Nanda, Sami, Caca, pelo carinho e compreensão. Aos meus amigos Audi, Claudinho, Hector, Gabriel, Ian, Tiago, Fábio, Marcelo e Neres, pela confiança e respeito.

Aos meus colegas da UFS, por termos estado juntos nessa, estou na torcida por cada um de vocês. Aos meus professores da UFS por serem guias tão cheios de cuidado e atenção.

À minha orientadora Ana Paula, pelos ensinamentos, carinho e confiança. Ao meu coorientador Leo, por toda ajuda e amizade. Aos meus colegas do Labintera, Amanda, Jorge, Bruna, Dani, Paulo, Dina e Josy, por tudo que vivemos juntos.

À banca pelas considerações e presença.

À Oficina de Improvisadores, ao Teatro Esporte e ao Grupo Raízes de Teatro, por todos que conheci, por terem ensinado a pensar fora da caixa e a acreditar mais em mim.

À minha cachorrinha Arietti, por ser tão presente e despirocada.

E, a todas as pessoas que conheci, porque como diz Hayao Miyazaki, do Studio Ghibli, “Uma vez que você conhece alguém, você nunca as esquece de verdade.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	iv
RESUMO	v
1. INTRODUÇÃO	6
2. MATERIAL & MÉTODOS.....	8
2.1. Área de estudo e cultivo da planta hospedeira	8
2.2. Formiga.....	8
2.3. Delineamento experimental.....	9
2.4. Análises Estatísticas	10
3. RESULTADOS	12
3.1 Efeito das formigas na ativação dos nectários extraflorais	12
3.2 Modulação da defesa das formigas a partir da oferta de néctar extrafloral.....	13
4. DISCUSSÃO.....	15
5. REFERÊNCIAS	18

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Proporção de nectários extraflorais ativos (%) em *Turnera subulata* após serem submetidas aos tratamentos: com remoção de néctar por formiga, remoção manual e controle.

Fig. 2. Tempo gasto (s) para a ativação dos nectários extraflorais em *T. subulata* submetidas aos tratamentos: com remoção de néctar por formiga, remoção manual e controle.

Fig. 3. Proporção de defesas (%) realizada pela formiga *Dorymyrmex* sp.1 ao longo do tempo (s) em plantas de *T. subulata* com e sem néctar extrafloral.

RESUMO

Melo, Hiana Carla Lima. **Interação planta-formiga: modulação da produção de néctar extrafloral e resposta defensiva por formiga.** São Cristóvão: UFS, 2019. 23p. (Monografia – Bacharelado em Biologia).

Plantas apresentam uma ampla gama de mecanismos de defesa direta ou indireta contra o ataque de herbívoros. Nos ambientes tropicais, muitas plantas mantêm associação com formigas através da oferta de alimento ou abrigo. Em troca, as formigas podem defender a planta contra herbivoria. Embora estas relações sejam consideradas mutualismo, onde há benefícios mútuos para ambas as espécies envolvidas, também existem custos associados. As plantas possuem o custo da produção de néctar extrafloral, enquanto as formigas têm o custo do patrulhamento. Sendo assim, espera-se que hajam mecanismos capazes de reduzir o custo para ambas as partes envolvidas na interação. *Turnera subulata* é um arbusto ruderal, ou seja, é amplamente distribuído em áreas antropizadas. Essa planta apresenta um par de nectários extraflorais na base de cada folha e normalmente está associado com diferentes espécies de formigas. Aqui testamos se as plantas de *T. subulata* podem ativar a produção de néctar extrafloral quando há atividade de formigas removendo esse recurso. Em contrapartida, testamos se a defesa realizada pela formiga associada – *Dorymyrmex* sp. – é dependente da oferta de néctar extrafloral pela planta. Bioensaios comportamentais foram conduzidos a fim de avaliar se há variação na produção de néctar extrafloral ao longo do tempo em plantas com e sem formigas; e para analisar se a defesa da formiga varia em plantas com e sem néctar extrafloral. Nossos resultados mostram que a produção de néctar extrafloral não é ativada por pela remoção desse recurso pela formiga. Por outro lado, houve um maior número de defesas quando as formigas estavam na presença de néctar extrafloral. Este estudo pode auxiliar no entendimento acerca das interações facultativas inseto-planta.

Palavras-chave: inseto-planta, nectário extrafloral, interação planta-formiga, Turneraceae, formiga predadora, defesa induzida, defesa constitutiva.

1. INTRODUÇÃO

Os resultados das interações ecológicas dependem do balanço entre custos e benefícios para as espécies envolvidas, o qual pode variar dependendo do contexto ecológico (Chamberlain *et al.* 2014). Nesses tipos de interação, uma das espécies envolvidas fornece um produto ou serviço ao seu parceiro que, em troca, recebe algum tipo de recompensa (Hoeksema & Bruna 2000). Muitas plantas, por exemplo, oferecem recompensas alimentares (ex. néctar extrafloral - NE) que atraem espécies de formigas que realizam defesa contra herbívoros. Alguns estudos demonstram benefícios mútuos para ambas as partes envolvidas nestas relações. Byk & Del-Claro (2011), por exemplo, mostraram o impacto significativo da oferta de NE sobre o *fitness* de formigas; enquanto outros estudos relatam que plantas produtoras de NE associadas com formigas apresentam não apenas diminuição da herbivoria, como também aumento na produção de frutos (Oliveira *et al.* 1999). No entanto, custos sempre estão presentes, mesmo nas interações tradicionalmente consideradas como mutualismo (Dátilo *et al.* 2009). Para a planta, os custos consistem na produção de NE, enquanto para as formigas existe o custo de patrulhamento e defesa contra herbívoros (Cruz *et al.* 2018). Desta forma, espera-se que ambas as partes apresentem estratégias que minimizem os custos envolvidos nestas interações.

Dentre as estratégias de defesa adotadas pelas plantas, as defesas induzidas (mediante ataque) têm sido consideradas como uma estratégia de redução dos custos (Agrawal & Fordyce 2000). Embora a produção de NE (envolvida na defesa indireta) seja produzida continuamente pela planta, alguns estudos já demonstraram que sua produção também pode ser induzida (ex. mediante ataque de herbívoros - (Pulice &

Packer 2008, Bixenmann *et al.* 2011)). Por outro lado, pouco é conhecido sobre o papel da atividade das formigas na ativação de nectários extraflorais de plantas.

A atividade defensiva das formigas associadas com plantas também pode variar dependendo da espécie e das recompensas oferecidas pela planta. De forma geral, as formigas tendem a ser mais defensivas em associações mais íntimas (Heil *et al.* 2004) ou quando há oferta de NE em maior quantidade ou de melhor qualidade (Cruz Rocha, 2019). Por outro lado, muitas vezes os recursos que são disponibilizados pelas plantas atraem espécies oportunistas, que não realizam defesa e consequentemente não compensam o investimento energético das plantas (Cruz *et al.* 2018). Estudos demonstraram que em plantas de *Turnera ulmifolia* (Cuautle *et al.* 2005), por exemplo, muitas das espécies de formigas associadas não estão envolvidas em relações mutualísticas (Torres-Hernández *et al.* 2000), Cuautle *et al.* 2005).

Plantas do gênero *Turnera* L. (Turneraceae) são constantemente associadas com formigas, por possuírem nectários extraflorais. *Turnera subulata* é um arbusto ruderal amplamente distribuído no nordeste brasileiro (Arbo 2005). Experimentos anteriores, realizados com *T. subulata*, mostraram sua associação com pelo menos 21 espécies de formigas (Cruz *et al.* 2019). Nestas associações facultativas, foi observado que a presença de formigas pode contribuir para aumento da reprodução, redução da herbivoria (Cruz *et al.* 2019) e para a dispersão de sementes desta planta (Cruz Rocha, 2017).

Considerando-se que a associação planta-formigas envolve custos para ambas as partes, aqui analisamos se o investimento de cada parceiro é modulado de forma a minimizar tais custos. Por um lado, a produção de NE pela planta poderia ser dependente da presença de formigas associadas, ou seja, investiriam em defesa quando houvesse organismos aptos a defendê-la. Por outro lado, a defesa das formigas seria

dependente da oferta de NE pela planta hospedeira. Para isso, estudamos a interação entre *T. subulata* e a formiga *Dorymyrmex* sp. Especificamente testamos as hipóteses de que: (i) as plantas ativam maior número de NE quando há presença de formigas; e que (ii) as formigas defendem mais prontamente a planta quando há oferta de NE. Os resultados desse estudo podem auxiliar no entendimento da dinâmica dos custos-benefícios que permeiam as interações ecológicas.

2. MATERIAL & MÉTODOS

2.1. Área de estudo e cultivo da planta hospedeira

O estudo foi realizado na Universidade Federal de Sergipe ($10^{\circ}55'35"S$, $37^{\circ}6'14"E$), localizada no município de São Cristóvão, Sergipe, Brasil, durante o período de abril a novembro de 2018. O clima da região é caracterizado como tropical seco e úmido (Aw), de acordo com o Sistema Köppen (Pidwirny 2011).

A planta foi cultivada em casa de vegetação, utilizando-se sementes de 25 plantas de *T. subulata* que foram semeadas em bandejas de isopor (uma semente/célula) contendo uma mistura de húmus de minhoca e areia (1:1). As plântulas foram mantidas com irrigação diária de 5 mL de água/célula por 45 dias. Após esse período, as mudas foram transplantadas para vasos, com irrigação diária de 100mL de água. As plantas utilizadas estavam no estágio de floração (90 dias desde a semeadura) e foram mantidas sem contato com quaisquer organismos, até a realização dos bioensaios.

2.2. Formiga

A espécie de formiga utilizada nos experimentos, *Dorymyrmex* sp., é frequentemente associada à *T. subulata* (Cruz *et al.* 2019). Esta formiga utiliza o NE de

T. subulata como alimento e já foi observada realizando a defesa desta planta (Cruz *et al.* 2018). Os indivíduos utilizados foram coletados diretamente dos ninhos ($N = 3$) e foram mantidos por 24 h sem alimento, à 26°C, em B.O.D., até a realização dos bioensaios.

2.3. Delineamento experimental

Efeito da remoção de néctar por formigas na ativação dos nectários extraflorais

Plantas de *T. subulata* foram submetidas aos seguintes tratamentos: (i) com remoção do NE por formigas; (ii) com remoção manual do NE; e (iii) sem remoção de NE (controle). O NE de todas as plantas foi totalmente removido 24h antes do estabelecimento dos tratamentos a fim de padronizar sua quantidade inicial em todas as plantas. Para o tratamento 'com remoção de NE por formigas', foram adicionados 30 indivíduos de *Dorymyrmex* sp./ planta, os quais foram substituídos a cada 8 h. No tratamento 'com remoção manual do NE', as remoções foram feitas a cada 8h, utilizando água destilada para lavar os nectários e papel toalha para secagem dos mesmos (Yamawo *et al.* 2012). As plantas ficaram sob efeito dos tratamentos durante 24h. Foram feitas 30 repetições para cada tratamento, totalizando 90 plantas amostradas.

Foi registrado o número de nectários extraflorais ativos no terço apical de cada uma das plantas, ao longo do tempo: 1h, 6h, 12h, 24h e 48h após a interrupção dos tratamentos. Em todas as avaliações as observações foram feitas com o uso de estereomicroscópio.

Influência do néctar extrafloral na agressividade das formigas.

Para analisar o comportamento de defesa das formigas em *T. subulata*, as plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: (i) plantas sem NE e (ii) plantas com NE.

No tratamento 'plantas sem NE', este foi removido imediatamente antes da realização do experimento. Plantas sob o tratamento 'com NE' foram suspensas em potes com água, a fim de evitar a entrada de formigas e permitir acúmulo do NE, durante 48 h antes da realização do experimento. Foram utilizadas 15 plantas por tratamento, totalizando 30 plantas.

Para simulação de um possível invasor na planta, um operário do cupim *Nasutitermes* sp. foi utilizado como isca e afixado no caule de cada planta, à 1 cm do ápice, utilizando-se uma fita dupla face. Imediatamente após a fixação da isca, um indivíduo de *Dorymyrmex* sp foi liberado a 15 cm acima da base de cada planta. As observações consistiram em registrar o tempo gasto para atacar a isca e o número de chegadas das formigas até as iscas.

2.4. Análises Estatísticas

Os dados foram analisados no software estatístico R (R Development Core Team 2015) através de Modelagem Linear Generalizada (GLM), seguido por análises de resíduos para verificar a adequabilidade das distribuições e dos modelos utilizados. Em todos os casos, as diferenças entre os tratamentos foram verificadas por meio de Análise de Contraste (Crawley 2007).

Análise de sobrevivência, com distribuição de Weibull (pacote *survival*) foi realizada, para cada planta separadamente, a fim de estimar o tempo médio gasto para a ativação dos nectários extraflorais. Em seguida, Análise de Deviância (ANODEV) foi conduzida a fim de verificar a variação no tempo médio gasto para ativação dos nectários extraflorais (variável *y*) entre os tratamentos (variável *x* = tratamentos: remoção de néctar por formiga, remoção manual e controle). Análise similar foi

conduzida para verificar a relação entre o número de nectários extraflorais ativos após 48h (y) em função dos tratamentos (x).

O tempo médio gasto para o ataque das formigas também foi calculado em cada planta utilizando-se distribuição de Weibull. Esses valores foram utilizados para verificar se o tempo médio para ataque (y) difere entre plantas com ou sem NE (x), através de ANODEV. Análise similar foi conduzida para testar se o número de ataques e o número de chegadas da formiga até a isca de cupim difere entre os tratamentos (x).

3. RESULTADOS

3.1 Efeito das formigas na ativação dos nectários extraflorais

A proporção de nectários extraflorais ativos não foi influenciada pela remoção de NE por formigas ou de forma manual (deviance= 5,34, g.l.= 2, 87; $P=0,06$; Fig. 1). Resultado similar foi observado em relação ao tempo gasto para a ativação nos nectários extraflorais entre os tratamentos (deviance= 2,40; g.l.= 2, 78; $P=0,40$; Fig. 2).

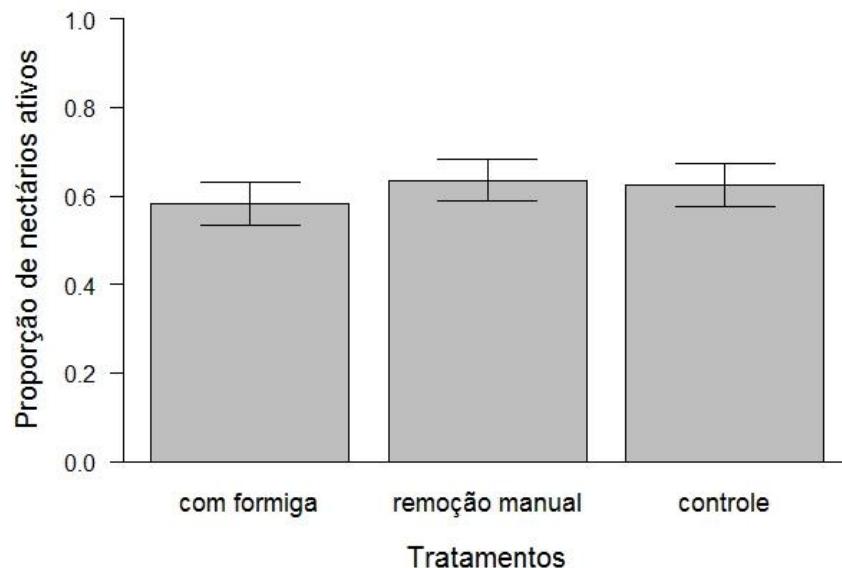


Fig. 1. Proporção de nectários extraflorais ativos (%) em *Turnera subulata* após serem submetidas aos tratamentos: com remoção de néctar por formiga, remoção manual e controle.

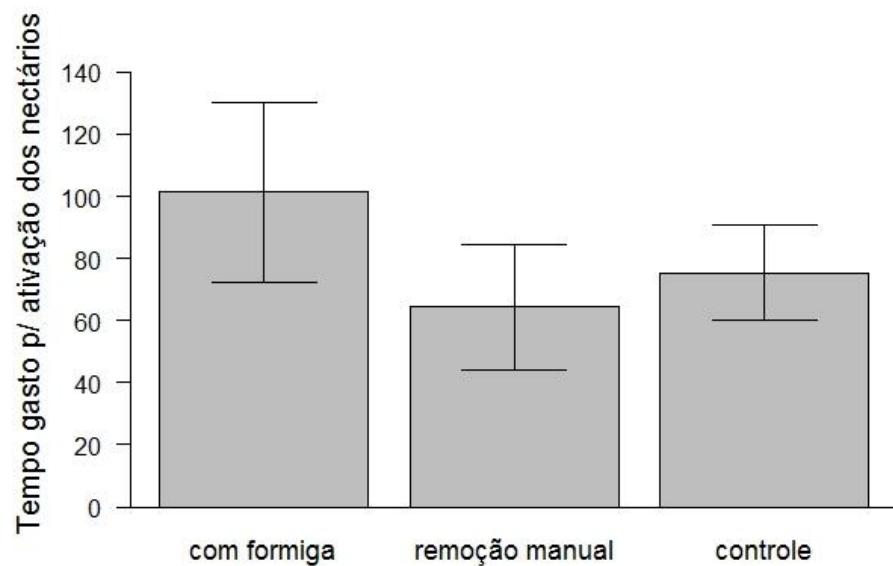


Fig. 2. Tempo gasto (s) para a ativação dos nectários extraflorais em *T. subulata* submetidas aos tratamentos: com remoção de néctar por formiga, remoção manual e controle.

3.2 Modulação da defesa das formigas a partir da oferta de néctar extrafloral

O número de vezes em que os indivíduos da formiga *Dorymyrmex* sp. reconheceram e chegaram às iscas de cupim não diferiu significativamente em plantas com e sem néctar extrafloral (deviance= 1,69; g.l.=1, 28; $P=0,28$).

Por outro lado, a defesa realizada pelas formigas variou significativamente entre os tratamentos (deviance= 4,64, g.l.= 1, 28; $P=0,03$). Em plantas com néctar extrafloral houve maior proporção e mais rápido ataques às iscas pela formiga, do que em plantas sem néctar (Fig. 3).

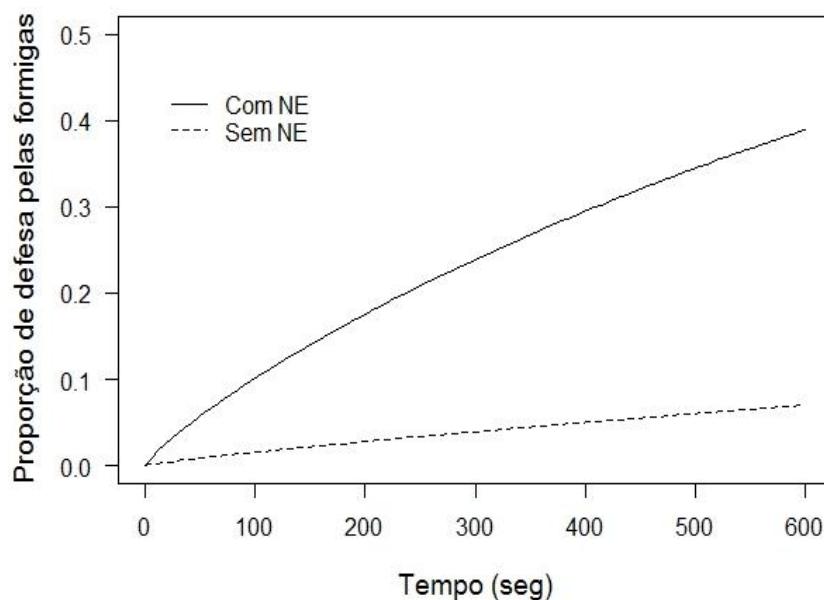


Fig. 3. Proporção de defesas (%) realizada pela formiga *Dorymyrmex* sp. ao longo do tempo (s) em plantas de *T. subulata* com e sem néctar extrafloral.

4. DISCUSSÃO

A produção de NE por plantas determina uma série de associações tradicionalmente consideradas como mutualismo, nas quais as plantas fornecem alimento e as formigas realizam a defesa contra herbívoros. No entanto, tais interações envolvem custos para ambas as partes. Por um lado, as plantas têm o custo da produção de NE, enquanto as formigas têm o custo do patrulhamento e defesa. Nossos resultados mostram que a produção de NE pelas plantas de *T. subulata* não é modulada pela atividade das formigas (Fig. 1 e 2). No entanto, a oferta de NE pelas plantas interfere diretamente na resposta defensiva das formigas (Fig. 3).

A defesa indireta de plantas, como por ex. a produção de NE, é reconhecida por ser uma estratégia para minimização de custos, uma vez que as plantas não precisam destinar energia em situações onde a defesa não é necessária. Embora o NE seja produzido de forma contínua pelas plantas, vários estudos já demonstraram que esta produção é ativada mediante herbivoria (Pulice & Packer 2008, Bixenmann *et al.* 2011). Por outro lado, o papel da atividade das formigas na ativação do NE ainda é pouco explorado. Ao contrário do observado no presente estudo, Bixenmann *et al.* (2011) mostraram que a presença de formigas induziu maior ativação dos nectários extraflorais. No entanto, outros estudos mostraram que o efeito das formigas na ativação dos nectários extraflorais ocorreu devido ao fato de algumas espécies de formiga mastigarem os tecidos da planta, um comportamento semelhante ao executado pelos herbívoros (Young *et al.* 1997, Palmer *et al.* 2008). Aqui, o fato da remoção por formigas ou de forma manual, não terem ativado a produção de NE, pode ser explicado pela baixa fidelidade das formigas associadas, como demonstrado por Cruz *et al.* (2019). Adicionalmente estudos apontam que normalmente há grande variação espacial (Barton 1986) e temporal nas espécies de formigas associadas com plantas contendo

nectários extraflorais (Bronstein 1994) e muitos dos organismos associados são oportunistas, ou seja, se beneficiam do NE porém não realizam a defesa da planta (Del-Claro *et al.* 2016). Desta forma, a ativação de nectários extraflorais em decorrência da atividade de formigas poderia não ser uma resposta adaptativa para as plantas. Assim, pode-se hipotetizar que a resposta das plantas à atividade de formigas seja esperada apenas em casos onde as associações planta-formiga são mais íntimas, assim como ocorre nos casos de ativação por herbívora. De fato, em *T. subulata*, a ativação da produção de NE ocorre com mais intensidade quando as plantas são atacadas por um herbívor especialista (Wang *et al.* 2013). A produção de NE por *T. subulata*, pode ainda ser modulada não apenas fatores bióticos, como também por fatores abióticos (ex. déficit hídrico) (Cruz Rocha, 2019).

Embora a produção de NE por *T. subulata* não tenha sido modulada pela atividade da *Dorymyrmex* sp., a disponibilidade deste recurso exerce efeito direto na resposta defensiva destes inimigos naturais. Alguns estudos demonstram que a qualidade e a quantidade de NE podem interferir no comportamento de patrulha (Bluthgen *et al.* 2004, Rudgers 2004, Rudgers & Gardener 2004, Bronstein *et al.* 2006), no número de visitações por formigas (Bixenmann *et al.* 2011) e no padrão de forrageio e agressividade das formigas (González-Teuber & Heil 2009). A maior oferta de recursos (ex. NE) pode resultar em aumento da agressividade e dominância de espécies de formigas (Gilbert n.d., Davidson 2003), o que pode ter consequências para a assembleia de outros organismos associados às plantas, influenciando assim na estrutura das comunidades (Rico-Gray & Oliveira 2007, Geange *et al.* 2011).

Este aumento da agressividade das formigas em plantas com NE por um lado pode aliviar as pressões de herbivoria na planta hospedeira. Porém, estudos mostram que a agressividade de formigas pode, paralelamente, também reduzir as taxas de

visitação das plantas do gênero *Turnera* por organismos benéficos, como, por exemplo, polinizadores (Altshuler 1999, Junker *et al.* 2007). Assim, os resultados destas interações para ambas as partes (plantas *x* formigas) devem ser analisados de acordo com o contexto ecológico envolvido.

Concluindo, nossos resultados mostram que as plantas de *T. subulata* não modulam a produção de NE de acordo com atividade de formigas; porém a disponibilidade deste recurso é fundamental para o comportamento defensivo das formigas. Este estudo pode auxiliar no entendimento acerca das interações facultativas inseto-planta.

5. REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, A. A., and J. A. FORDYCE. 2000. Induced indirect defence in a lycaenid-ant association: the regulation of a resource in a mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267: 1857–1861.
- ALTSHLER, D. L. 1999. Novel interactions of non-pollinating ants with pollinators and fruit consumers in a tropical forest. *Oecologia* 119: 600–606.
- ARBO, M. M. 2005. ESTUDIOS SISTEMÁTICOS EN TURNERA (TURNERACEAE). III. SERIES ANOMALAE Y TURNERA. 204.
- BARTON, A. M. 1986. Spatial Variation in the Effect of Ants on Extrafloral Nectary Plant. *Ecology* 67: 495–504.
- BIXENMANN, R. J., P. D. COLEY, and T. A. KURSAR. 2011. Is extrafloral nectar production induced by herbivores or ants in a tropical facultative ant–plant mutualism? *Oecologia* 165: 417–425.
- BLUTHGEN, N., G. GOTTSBERGER, and K. FIEDLER. 2004. Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. *Austral Ecology* 29: 418–429.
- BRONSTEIN, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 214–217.
- BRONSTEIN, J. L., R. ALARCÓN, and M. GEBER. 2006. The evolution of plant?insect mutualisms. *New Phytologist* 172: 412–428.
- BYK, J., and K. DEL-CLARO. 2011. Ant–plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Population Ecology* 53: 327–332.
- CHAMBERLAIN, S. A., J. L. BRONSTEIN, and J. A. RUDGERS. 2014. How context dependent are species interactions? R. Etienne (Ed.). *Ecology Letters* 17: 881–890.
- CRAWLEY, M. J. 2007. The R book. Wiley, Chichester, England ; Hoboken, N.J.
- CRUZ, N. G., C. S. ALMEIDA, L. BACCI, P. F. CRISTALDO, A. S. SANTANA, A. P. OLIVEIRA, E. J. M. RIBEIRO, and A. P. A. ARAÚJO. 2019. Ant associations in the Neotropical shrub *Turnera subulata* (Turneraceae): Costs or benefits to the host plant? *Austral Ecology* 44: 60–69.
- CRUZ, N. G., P. F. CRISTALDO, L. BACCI, C. S. ALMEIDA, G. P. CAMACHO, A. S. SANTANA, E. J. M. RIBEIRO, A. P. OLIVEIRA, A. A. SANTOS, and A. P. A. ARAÚJO. 2018. Variation in the composition and activity of ants on defense of host plant *Turnera subulata* (Turneraceae): strong response to simulated herbivore attacks and to herbivore's baits. *Arthropod-Plant Interactions* 12: 113–121.
- CUAUTLE, M., V. RICO-GRAY, and C. DIAZ-CASTELAZO. 2005. Effects of ant behaviour and presence of extrafloral nectaries on seed dispersal of the Neotropical myrmecochore *Turnera*

- ulmifolia L. (Turneraceae): SEED DISPERSAL OF T. ULMIFOLIA. Biological Journal of the Linnean Society 86: 67–77.
- DÁTTILO, W., E. DA C. MARQUES, J. C. DE F. FALCÃO, and D. D. DE O. MOREIRA. 2009. Interações mutualísticas entre formigas e plantas. EntomoBrasilis 2: 32–36.
- DAVIDSON, D. W. 2003. Explaining the Abundance of Ants in Lowland Tropical Rainforest Canopies. Science 300: 969–972.
- DEL-CLARO, K., V. RICO-GRAY, H. M. TOREZAN-SILINGARDI, E. ALVES-SILVA, R. FAGUNDES, D. LANGE, W. DÁTTILO, A. A. VILELA, A. AGUIRRE, and D. RODRIGUEZ-MORALES. 2016. Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. Insectes Sociaux 63: 207–221.
- GEANGE, S. W., S. PLEDGER, K. C. BURNS, and J. S. SHIMA. 2011. A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types: Unified niche overlap. Methods in Ecology and Evolution 2: 175–184.
- GILBERT, L. I. Department of Neurophysiology, University of Southampton, UK. 3.
- GONZÁLEZ-TEUBER, M., and M. HEIL. 2009. Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. Plant Signaling & Behavior 4: 809–813.
- HEIL, M., A. HILPERT, R. KRÜGER, and K. E. LINSENMAIR. 2004. Competition among visitors to extrafloral nectaries as a source of ecological costs of an indirect defence. Journal of Tropical Ecology 20: 201–208.
- HOEKSEMA, J. D., and E. M. BRUNA. 2000. Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches. Oecologia 125: 321–330.
- JUNKER, R., A. Y. C. CHUNG, and N. BLÜTHGEN. 2007. Interaction between flowers, ants and pollinators: additional evidence for floral repellence against ants. Ecological Research 22: 665–670.
- OLIVEIRA, P. S., V. RICO-GRAY, and C. D.-C. AND C. CASTILLO-GUEVARA. 1999. 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 13: 623–631.
- PALMER, T. M., M. L. STANTON, T. P. YOUNG, J. R. GOHEEN, R. M. PRINGLE, and R. KARBAN. 2008. Breakdown of an Ant-Plant Mutualism Follows the Loss of Large Herbivores from an African Savanna. Science 319: 192–195.
- PIDWIRNY, M. 2011. Köppen Climate Classification System. Available at: <http://www.eoearth.org/view/article/162263>.
- PULICE, C. E., and A. A. PACKER. 2008. Simulated herbivory induces extrafloral nectary production in *Prunus avium*. Functional Ecology 22: 801–807.
- RICO-GRAY, V., and P. S. OLIVEIRA. 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press, Chicago.

- ROCHA, M. L. C., A. P .A. ARAÚJO (2019). Plasticidade na produção de néctar extrafloral em *Turnera subulata* (Turneraceae) mediada por fatores abióticos e bióticos. Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão.
- ROCHA, M. L. C. (2017). Formigas associadas à *Turnera subulata* (Turneraceae): Atração pelo elaiossomo e papel na germinação das sementes. Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão.
- RUDGERS, J. A. 2004. ENEMIES OF HERBIVORES CAN SHAPE PLANT TRAITS:: SELECTION IN A FACULTATIVE ANT-PLANT MUTUALISM. *Ecology* 85: 192–205.
- RUDGERS, J. A., and M. C. GARDENER. 2004. EXTRAFLORAL NECTAR AS A RESOURCE MEDIATING MULTISPECIES INTERACTIONS. *Ecology* 85: 1495–1502.
- TORRES-HERNÁNDEZ, L., V. RICO-GRAY, C. CASTILLO-GUEVARA, and J. A. VERGARA. 2000. Effect of nectar-foraging ants and wasps on the reproductive fitness. 9.
- WANG, Y., J. CARRILLO, E. SIEMANN, G. S. WHEELER, L. ZHU, X. GU, and J. DING. 2013. Specificity of extrafloral nectar induction by herbivores differs among native and invasive populations of tallow tree. *Annals of Botany* 112: 751–756.
- YAMAWO, A., Y. HADA, and N. SUZUKI. 2012. Variations in direct and indirect defenses against herbivores on young plants of *Mallotus japonicus* in relation to soil moisture conditions. *Journal of Plant Research* 125: 71–76.
- YOUNG, T. P., C. H. STUBBLEFIELD, and L. A. ISBELL. 1997. Ants on swollen-thorn acacias: species coexistence in a simple system. *Oecologia* 109: 98–107.