



A HORA CERTA DE COMER FOLHAS DE *MONSTERA ADANSONII* (ARACEAE)

Flávia Maria Darcie Marquitti

INTRODUÇÃO

A herbivoria exerce impacto negativo sobre o crescimento e a reprodução das plantas (Coley 1983), já que o consumo da produção vegetal por herbívoros em comunidades naturais pode chegar em 10% ao ano (Coley *et al.* 1985). Existem diversas estratégias de defesas contra herbívoros em diferentes espécies de plantas, e um mesmo indivíduo pode ter formas diferenciadas de defesa para folhas novas, velhas ou outras estruturas (Dalin *et al.* 2008, Müller 2008).

Se uma planta não apresenta defesa diferenciada em folhas de diferentes idades, não deverá existir preferência do herbívoro das folhas mais novas ou mais velhas. Assim, folhas de diferentes idades teriam o mesmo risco de ataque por herbívoros e, como as folhas mais velhas permanecem expostas por mais tempo aos herbívoros, devem acumular mais sinais de herbivoria. No entanto, se a planta possui folhas mais velhas com mais defesas, estas se tornam mais difíceis de serem consumidas, e os herbívoros devem selecionar folhas mais novas. Nesta situação, as folhas irão acumular os sinais de herbivoria durante um período curto, no início de seu desenvolvimento. Em um cenário oposto, a planta pode investir menos defesas em folhas maduras, e assim os ataques dos herbívoros seriam mais concentrados em folhas mais velhas. Neste último caso, espera-se encontrar maior proporção de folhas com sinais de herbivoria entre as folhas velhas.

Para testar os cenários propostos acima, escolhi *Monstera adansonii* (Araceae), uma hemi-epífita comum na Mata Atlântica, que cresce a partir do chão unidirecionalmente, apoiada em outra planta (forófito). Ela lança suas folhas alternadamente ao longo deste único eixo, de modo que as folhas mais próximas do chão são mais velhas e as mais distantes do chão são mais novas (Mayo *et al.* 1997). Este fato torna *Monstera adansonii* um bom organismo modelo para estudo de herbivoria, por meio de modelos matemáticos que incorporem diferentes probabilidades das folhas de diferentes idades sofrerem ataque.

Meu objetivo foi buscar entre três cenários hipotéticos aquele que melhor descreva a variação

na proporção de folhas de diferentes idades relativas com marca(s) de herbivoria. Em todos eles, a proporção de folhas mais velhas consumidas nunca será menor que a proporção de folhas mais novas, já que as mais velhas estão expostas há mais tempo. Portanto, estes cenários diferem quanto à velocidade do acúmulo de riscos (figura 1.b, 1.d e 1.f). O primeiro cenário, que denominei hipótese do risco constante, é que a probabilidade da folha ser atacada é igual para todas as idades (Figura 1a). Dessa forma, as folhas mais velhas acumulam riscos de sofrer ataque sempre de mesma probabilidade (Figura 1b). A hipótese 2, que denominei hipótese do risco crescente, é que a probabilidade da folha ser atacada cresce conforme a folha fica mais velha (Figura 1c). Isso poderia ocorrer no caso em que as folhas novas têm maior concentração de defesas. Nesse caso, a previsão é que a velocidade com que a proporção chega à proporção máxima de folhas com sinal de herbivoria é mais lenta nas primeiras classes de idade, mas a partir de uma certa idade esta velocidade é maior que na hipótese anterior (Figura 1d). A hipótese 3, que denominei hipótese do risco decrescente, é que a probabilidade da folha ser atacada diminui conforme ela fica mais velha (Figura 1e). Isso poderia ocorrer no caso em que a folha mais velha é de pior qualidade para o herbívoro que a folha mais nova. Nesse caso, a proporção de folhas com sinal de herbivoria chega mais rapidamente ao patamar de proporção máxima do que as hipóteses anteriores (Figura 1f).

MÉTODO

Realizei o estudo na Estação Ecológica da Juréia-Itatins (EEJI), Núcleo Arpoador (24°17'-35"S; 47°00'-30'O), localizada no litoral sul do estado de São Paulo. As fisionomias vegetais da EEJI compreendem basicamente floresta ombrófila densa e formações herbáceo-arbustivas sobre restingas e dunas (Mamede *et al.* 2004, Souza & Capellari 2004). Coletei os dados na trilha da Mangueira, que cruza a floresta de encosta da praia do Guarauzinho. Selecionei arbitrariamente 24 indivíduos de *Monstera adansonii* entre os que

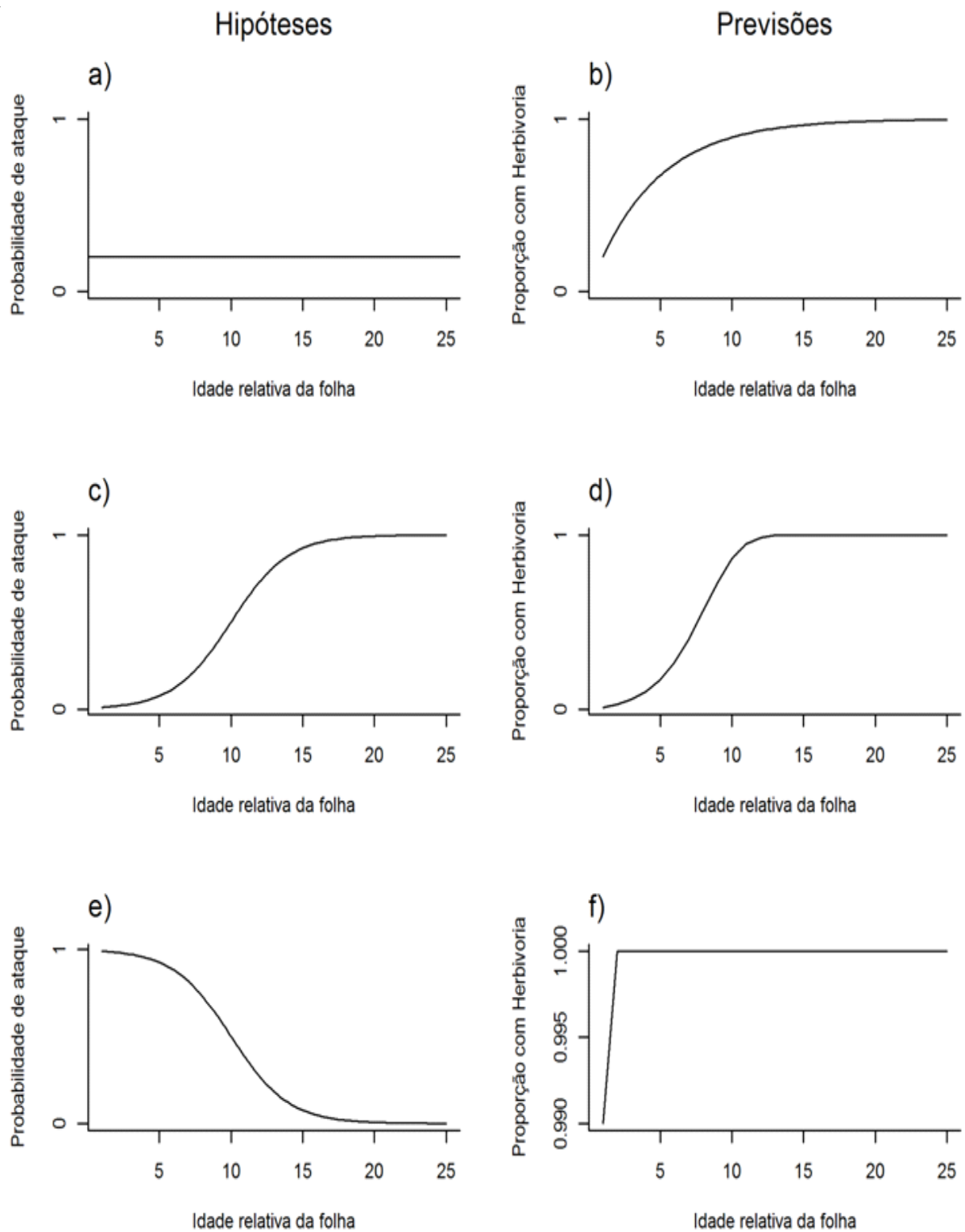


Figura 1: Três modelos de variação de risco de uma folha sofrer herbivoria em função da sua idade, expresso como a probabilidade da folha ser atacada por herbívoro conforme a idade (a, c, e) e a proporção esperada de folhas na planta com sinal de herbivoria em cada idade de folha (b, d, f), para cada modelo. Os gráficos a e b se referem à hipótese de risco constante, c e d à risco crescente e e f à de risco decrescente.

ocorriam em uma faixa de 10 m de largura a partir de cada lado da trilha. Para cada indivíduo amostrado, registrei a presença de sinais de herbivoria em cada uma das 25 primeiras folhas, contadas a partir do chão.

Para cada uma das hipóteses citadas na introdução, desenvolvi modelos de probabilidade de herbivoria (p) ao longo do tempo, que resultam em diferentes curvas de proporção de folhas com herbivoria (PH) por idade da folha (i). Considerei que a expansão de uma nova folha ocorre a uma taxa constante de tempo i . Sob estas premissas, a posição de cada folha relativa à mais nova coletada ($i = 1$) expressa sua idade relativa.

Para o teste da hipótese de risco constante, o modelo tem somente um parâmetro, que é probabilidade constante de ataque (c); para o teste de hipótese de risco crescente, o modelo tem dois parâmetros (a e b), que descrevem p como uma função logística crescente; para o teste de hipótese

de risco decrescente, o modelo tem também dois parâmetros (a e b) que descrevem p como uma função logística decrescente (Anexo). Para escolha do modelo mais plausível, estimei seus parâmetros por máxima verossimilhança, com rotinas de otimização para encontrar os valores dos parâmetros que minimizam a log-verossimilhança negativa, com o pacote `bbfme` (Bolker 2008), executado no ambiente R 2.7.0 (R Development Core Team 2008). Para a comparação entre os modelos, utilizei diferenças entre os critérios de informação de Akaike (AIC) de cada modelo, que mede a distância relativa entre os modelos. O modelo com menor valor de AIC é escolhido como modelo mais plausível e modelos com diferenças de AIC d^2 são considerados igualmente plausíveis (Johnson & Omland 2004).

RESULTADOS

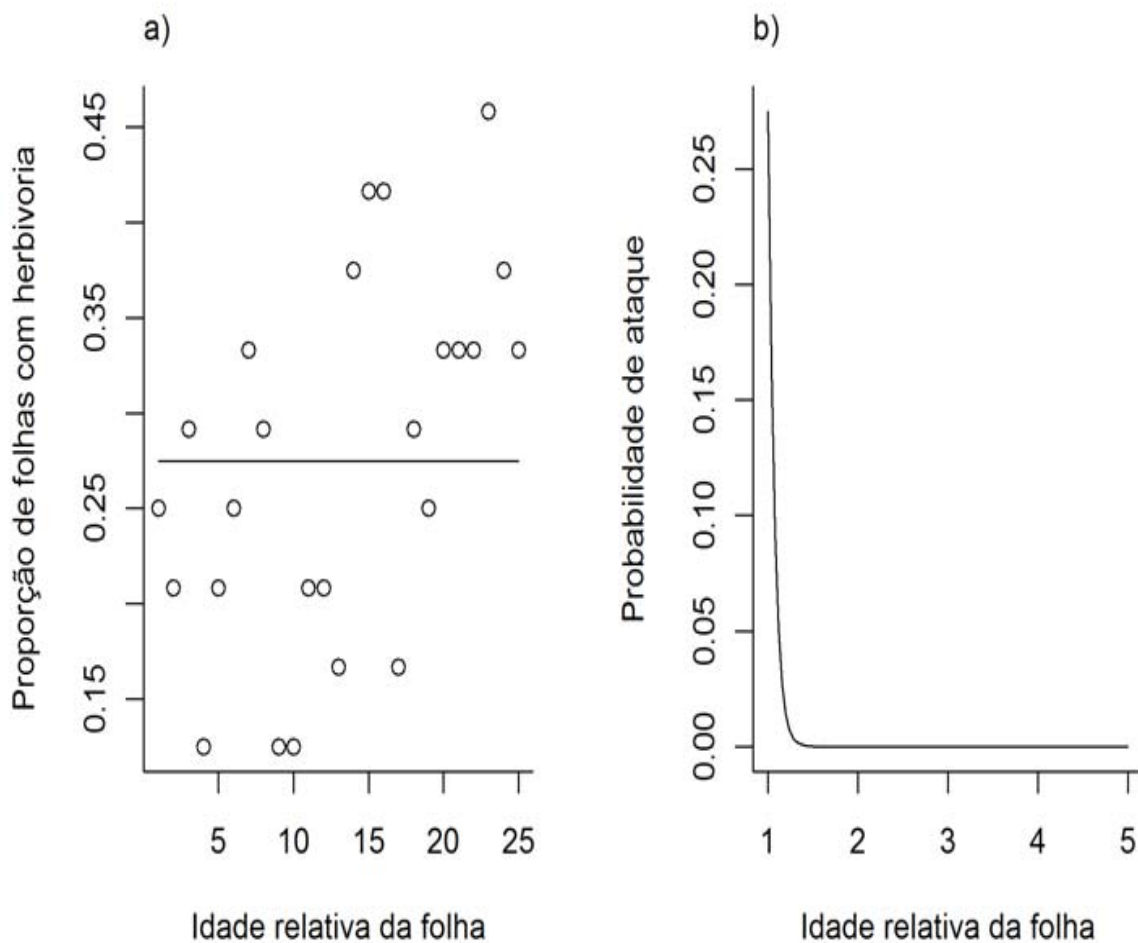


Figura 2: Proporção de folhas com sinal de herbivoria observada em campo (círculos vazados) ajustada ao modelo 3 (linha) (a) e a probabilidade decrescente da folha ser atacada por herbívoro em idades relativas da folha (b) que prevê os dados.

O máximo e o mínimo da proporção de folhas atacadas por idade foram de 0,46 e 0,125. No entanto, os valores de proporção entre folhas de diferentes idades observados parecem não apresentar nenhum padrão de resposta à idade da folha (Figura 2a). O modelo de probabilidade decrescente (Figura 1e) foi o modelo mais plausível para descrever os dados observados ($AIC_{\text{modelo1}} = 743,8$; $AIC_{\text{modelo2}} = 745,8$; $AIC_{\text{modelo3}} = 709,8$). Neste modelo, o valor estimado da probabilidade da folha ser atacada na idade relativa i é dada por:

$$p(i) = \frac{e^{15,3-16,3i}}{1 + e^{15,3-16,3i}}$$

Nesta expressão, a probabilidade de ataque cai rapidamente de 0,28 na idade $i = 1$ para zero na idade $i = 2$ (Figura 2b), o que prevê uma proporção constante de folhas atacadas em todas as idades i , já que elas seriam atacadas somente na idade $i = 1$.

DISCUSSÃO

Apesar da aparente falta de padrão dos dados, identifiquei um processo determinístico plausível que pode gerá-lo. Este processo prevê o ataque de herbívoros em um curto intervalo de tempo em relação à duração da folha, que estimei ser somente enquanto a folha é nova (idade $i = 1$). De acordo com este modelo, todas as marcas de herbivoria observadas nas folhas foram feitas antes que atingissem a idade $i = 2$.

O risco de ataque por herbívoro ocorre em um intervalo de tempo muito curto e logo se torna uma constante nula para folhas de idades $i \geq 2$. O ataque restrito às folhas novas é plausível para espécies do gênero *Monstera*, que acumulam cristais de oxalato de cálcio em suas folhas (Mayo *et al.* 1997). Este cristal é considerado deletério para herbívoros (Schoonhoven *et al.* 2005, Souza & Lorenzi 2005) e o modelo indica que seu acúmulo em folhas novas deve ser baixo e se intensificar com a idade da folha. Além disso, a esclerificação da folha aumenta com sua idade, dificultando ainda mais seu consumo pelos herbívoros como ocorre com a maioria das plantas (Coley 1983).

Concluo que deve existir uma mudança da qualidade da folha para o herbívoro com a idade da folha, que pode ser uma defesa contra ataques e que deve ser suficiente pouco tempo depois de sua expansão. Proponho que futuros estudos quantifiquem a herbivoria em indivíduos dessa espécie em intervalos regulares de tempo de seu

desenvolvimento. Espero que se o modelo proposto for uma boa descrição do processo, as folhas de *M. adansonii* que apresentarem sinais de herbivoria logo no início da expansão da folha continuem com os mesmos sinais ou aumentem em baixa frequência. Já as folhas que não foram atacadas logo no início de sua expansão, deverão continuar livres de ataques de herbívoros.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao professor Paulo Inácio por toda ajuda no trabalho computacional e de modelos, ao professor Glaucio Machado pelas discussões de como conciliar campo e teoria, à Paula Valdujo pelos empréstimos de câmera para o projeto anterior e pelas idéias novas para deixar o novo projeto mais legal, ao Tenente Murilo pela ajuda com parcelas, criação do “Elevador M&M” e na procura de um novo projeto, ao Dito por também ajudar nas parcelas e não me deixar sozinha em campo, à Paula M. pelo empréstimo de premissa e ajuda em campo, à Paula C.S. e Moni pelo apoio moral na execução de todos os projetos (ou tentativa de), à Camila por ter topado pensar sobre modelos à meia noite, ao Gutinho pela ajuda em eixos de R, ao JohnSea por não ter reclamado da minha voz lá no escritório, ao Rafa por ser grande companheiro da madrugada, ao Chubirubi por fazer a gente rir nos momentos tensos, à Bel pela músicas da balada, à Sheshe pelos elogios para elevar a auto-estima, ao Samu pelos abraços de apoio moral, ao Fábio por não teimar tanto comigo, ao Charles por teimar tanto comigo, ao Ric pelo sorriso aberto todo dia cedinho e ao Tom pelas dicas de campo e companheirismo. Agradeço ainda aos que passaram pelo curso e contribuíram para minha formação: Marcão, Paulinho, Roberto, Adriano, Alê, Billy e Camila; e também aos funcionários da EEJI: Dri, Val, Edi, Bia, Dona Maria, Pezão, Seu Chico e todos os guardas-parque.

REFERÊNCIAS

- Bolker, B. 2008. bbmle: Tools for general maximum likelihood estimation. R package version 0.9.0.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowload tropical forest. *Ecological Monographs*, 53:209-233.
- Coley, P.D., J.P. Bryant & F.S. Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230:895-899.
- Dalin, P., J. Agren, C. Björkman, P. Huttunen & K. Kärkkäinen. 2008. Leaf trichome formation

and plant resistance to herbivory, pp. 89-106. In: Induced plant resistance to herbivory (A. Schaller, ed.). Stuttgart: Springer.

Johnson, J.B. & Omland, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology and evolution*, 19:101-108.

Mamede, M.C.H., I. Cordeiro, L. Rossi, M.M.R.F. Melo & R. J. Oliveira. 2004. Mata Atlântica, pp. 115-132. In: Estação Ecológica Juréia-Itatins – ambiente físico, flora e fauna (O.V. Marques & W. Duleba, eds.). Ribeirão Preto: Editora Holos.

Mayo, S.J., J. Bogner & P.C. Boyce. 1997. The genera of Araceae. Belgium: Continental Printig.

R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Souza, V.C. & L. Capellari Jr. 2004. A vegetação de dunas e restingas da Estação Ecologia da Juréia-Itatins, pp. 103-114. In: Estação Ecológica Juréia-Itatins – ambiente físico, flora e fauna (O.V. Marques & W. Duleba, eds.). Ribeirão Preto: Editora Holos.

Souza, V.C. & H. Lorenzi. 2005. Botânica sistemática. Nova Odessa: Instituto Plantarum.

Schoonhoven, L.M., J.J.A. van Loon & M. Dicke. 2005. Insect-plant Biology. New York: Oxford University Press.

Mayo, S.J., J. Bogner & P.C. Boyce. 1997. The genera of Araceae. Belgium: Continental Printig.

Müller, C. 2008. Resistance at the plant cuticle, pp. 107-130. In: Induced plant resistance to herbivory (A. Schaller, Ed.). Stuttgart: Springer.

ANEXO

Os três modelos se baseiam na função de probabilidade binomial, em que a proporção de folhas com herbivoria (PH) no instante i de idade relativa da planta é dada por:

$$PH(i) = 1 - \prod_i (1 - p)^i$$

em que p é o parâmetro de risco de herbivoria, que dá a probabilidade da folha ser atacada na idade

relativa i . Os modelos diferem quanto ao tratamento dado a este parâmetro de risco.

- Modelo 1: Hipótese do risco constante de ataque p é dado por:

$$p = c,$$

onde c é uma constante e o único parâmetro do modelo.

- Modelo 2: Hipótese da probabilidade crescente da folha ser atacada na idade relativa da folha em que p é dado pela equação logística crescente:

onde a e b são parâmetros do modelo.

- Modelo 3: Hipótese da probabilidade decrescente da folha ser atacada na idade relativa da folha em que p é dado pela equação logística decrescente:

$$p(i) = \frac{e^{a-bi}}{1 + e^{a-bi}}$$

onde a e b são parâmetros do modelo.

$$p(i) = \frac{e^{a+bi}}{1 + e^{a+bi}}$$