



EFEITOS LOCAIS E SISTÊMICOS DE GALHAS SOBRE A HERBIVORIA

Gustavo de Oliveira

INTRODUÇÃO

Um tipo particular de interação entre plantas e insetos herbívoros é definida por modificações do tecido foliar da planta hospedeira mediada pela presença de estágios larvais dos insetos parasitas no mesófilo da folha (Schoonhoven *et al.*, 2005). Estas estruturas são denominadas galhas, que são compostas pelo tecido vegetal modificado e pela larva do inseto residente, sendo este último beneficiado pelo aporte de nutrientes e proteção ao longo do seu desenvolvimento (Schoonhoven *et al.*, 2005; Strauss & Zangerl, 2002).

Não apenas o desenvolvimento da estrutura da galha, mas também a alocação de assimilados e nutrientes da planta pode ser controlada pelos insetos galhadores (Schoonhoven *et al.*, 2005). Assim, as galhas podem funcionar como drenos fisiológicos para a planta, aumentando o fluxo de nutrientes em direção as partes afetadas em benefício do desenvolvimento do inseto (Schoonhoven *et al.*, 2005, Schowalter, 2006). Esta hipótese é de certa maneira corroborada pelo fato de que as galhas ocorrem preferencialmente próximas a base da folha (Loiola *et al.*, 2010), nervura principal e nervuras secundárias (Cassano *et al.*, 2009), áreas com suposto maior aporte de nutrientes.

As plantas, por sua vez, podem se defender ao ataque de herbívoros através de estruturas morfológicas pré-existentes (espinhos, tricomas, substâncias tóxicas) ou pela produção de alguns compostos químicos de defesa após a planta ter sido atacada (Herrera & Pellmyr, 2002, Schaller, 2008). Estas respostas de defesa das plantas ocorrem em um nível local quando são enviadas para o local exato do ataque (Schoonhoven *et al.*, 2005), ou em um nível sistêmico quando fornecem proteção a outras partes da planta que não foram afetadas. As respostas sistêmicas podem variar entre indivíduos de uma mesma espécie e até entre ramos de um mesmo indivíduo (Schoonhoven *et al.*, 2005), e para que elas ocorram deve existir mecanismos para transportar e perceber sinais de alarme que são gerados no local de ataque (Schaller, 2008). Assim, através das respostas locais e sistêmicas, a planta pode combater

diretamente os galhadores e indiretamente outros inimigos naturais (Schoonhoven *et al.*, 2005).

Dado que insetos galhadores podem funcionar como drenos aumentando a qualidade nutricional das folhas e que as plantas podem reagir através da produção de compostos químicos de defesa, é possível levantar duas questões relacionadas aos efeitos das respostas localizadas e/ou sistêmicas. A primeira, com relação à resposta local: existe diferença na herbivoria de folhas galhadas e não galhadas em um mesmo ramo? Foram testadas duas hipóteses alternativas: (1) Folhas galhadas são mais consumidas do que folhas não galhadas, dado o maior aporte de nutrientes alocado pela planta (dreno); (2) Folhas galhadas são menos consumidas do que folhas não galhadas, já que induzem a produção de compostos químicos de defesa pela planta. A segunda questão, com relação à resposta sistêmica: existe diferença na herbivoria entre ramos com folhas galhadas e ramos com folhas não galhadas? Foram testadas duas hipóteses alternativas: (1) Ramos com folhas galhadas são mais consumidos do que ramos com folhas não galhadas, dado o maior aporte de nutrientes alocados pela planta (dreno); (2) Ramos com folhas galhadas são menos consumidos que ramos com folhas não galhadas, já que induzem a produção de compostos químicos de defesa pela planta.

MATERIAL & MÉTODOS

Para testar as hipóteses deste estudo, utilizei indivíduos de *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae), planta arbustiva com folhas alternas dísticas, típica das vegetações de transição entre dunas e restinga (Souza & Capellari, 2004), e que é comumente infestada por galhas. Realizei o estudo na vegetação de restinga da praia do Guarauzinho, na Estação Ecológica de Juréia Itatins (24°32'S 47°15'W).

Amostrei 30 ramos com folhas galhadas (ramos infestados) e 30 ramos com folhas sem galhas (ramos sadios) de *D. ecastophyllum* alternadamente, e distantes 5 m um do outro ao longo de uma transeção de aproximadamente 300 m. Em cada ramo infestado selecionei as duas folhas adjacentes

mais próximas da base do ramo, sendo a folha mais basal a folha galhada e seu par alternado sem galhas. Para que as galhas funcionassem como dreño ou induzissem alguma resposta da planta, estabeleci que todas as folhas coletadas deveriam conter 10 galhas, já que segundo Schoonhoven *et al.*, (2005) galhas podem funcionar como drenos dependendo do número de galhas na planta. Para os ramos saudáveis selecionei duas folhas alternas dísticas, que estavam na mesma posição que as folhas dos ramos infestados. Estes procedimentos amostrais resultaram na coleta de 120 folhas, sendo 60 folhas de ramos infestados e 60 folhas de ramos saudáveis.

Como variável operacional dos efeitos da herbivoria sobre as folhas amostradas, utilizei a porcentagem de área foliar consumida pelos herbívoros em cada folha. Para tanto, cada folha foi fotografada em uma escala fixa e conhecida, e analisada em um programa de análise de imagens, onde foi quantificada a porcentagem de área consumida.

Os testes de hipóteses dos efeitos locais e sistêmicos seguiram procedimentos de análises similares. No primeiro caso, as comparações foram realizadas entre as folhas dos ramos infestados. Dado que não foram observadas diferenças nos efeitos locais (vide resultados), as abordagens sistêmicas foram realizadas entre as duas folhas dos ramos infestados em relação às duas folhas dos ramos saudáveis.

A estatística de interesse para ambos os testes foi a diferença entre as médias das porcentagens de área foliar removida dos conjuntos de folhas em comparação. Em seguida, fiz 10000 permutações entre os grupos de comparação, com a finalidade de gerar uma distribuição sob a hipótese nula de que não há diferença entre as médias. Por fim, contei os valores iguais e mais extremos do que o valor da diferença das médias observadas e dividi pelo número de permutações, a fim de determinar a probabilidade com que o valor obtido poderia ser encontrado ao acaso.

RESULTADOS

Não encontrei diferença quanto à resposta local. Apesar de as folhas galhadas terem sido menos atacadas em média do que as folhas não galhadas, a diferença entre as porcentagens médias de área foliar removida entre as folhas não foi significativa ($p = 0,24$; Figura 1).

Em relação aos efeitos sistêmicos, a porcentagem média da área foliar removida diferiu entre as folhas dos ramos infestados e as folhas dos ramos saudáveis ($p = 0,03$; Figura 2). Folhas dos ramos infestados

apresentaram valores médios de consumo mais elevados que as folhas dos ramos saudáveis.

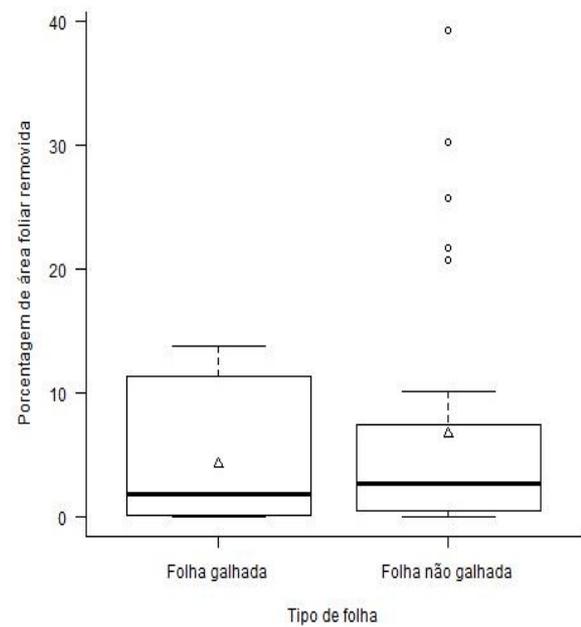


Figura 1. Porcentagem de área foliar removida das folhas galhadas e não galhadas dos ramos infestados (nível local) de *Dalbergia ecastophyllum*. As caixas representam 50% dos dados. As barras horizontais dentro das caixas representam as medianas, as linhas tracejadas representam o 1º e o 4º quartis, e os triângulos representam as médias.

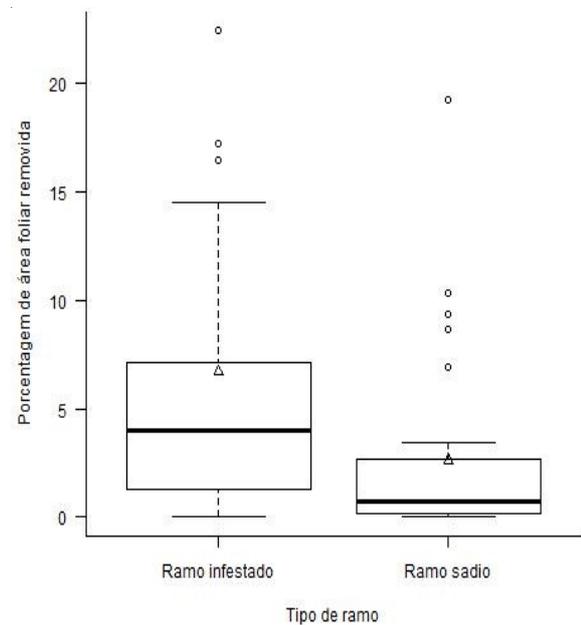


Figura 2. Porcentagem de área foliar removida das folhas não galhadas dos ramos infestados, e das folhas dos ramos saudáveis (nível sistêmico) de *Dalbergia ecastophyllum*.

As caixas representam 50% dos dados. As barras horizontais dentro das caixas representam as medianas, as linhas tracejadas representam o 1º e o 4º quartis, e os triângulos representam as médias.

DISCUSSÃO

Em relação aos efeitos locais, as duas hipóteses testadas não foram corroboradas, já que não houve diferença entre a porcentagem média da área foliar consumida entre folhas galhadas e não galhadas de ramos infestados. Uma possível explicação, é que galhadores estão funcionando como drenos fisiológicos aumentando o fluxo de nutrientes e assimilados de maneira sistêmica, ou seja, em direção a todas as folhas do ramo da planta, e não apenas para a folha galhada. Assim, tanto as folhas galhadas e não galhadas teriam a mesma qualidade nutricional e seriam igualmente consumidas por herbívoros (Schoonhoven *et al.*, 2005).

Quanto à falta de evidências da produção local de compostos químicos de defesa contra a herbivoria neste trabalho, isto pode ser devido à falta da reação de hipersensibilidade nas folhas galhadas em resposta ao parasitismo causado pelos galhadores. Mesmo que estejam sendo produzidos compostos químicos de defesa pela planta em resposta aos galhadores, estes seriam enviados de maneira sistêmica a todas as folhas do ramo e não apenas a folha atacada (Schoonhoven *et al.*, 2005), e por isso folhas galhadas e não galhadas seriam igualmente consumidas. Outra possível explicação é que os compostos químicos produzidos são efetivos apenas no combate aos galhadores, já que diferentes espécies de herbívoros podem ser sensíveis a diferentes tipos de compostos químicos (Schoonhoven *et al.*, 2005), o que também poderia explicar porque os ramos infestados não foram mais protegidos do que os ramos sadios.

Apesar de não ter ocorrido resposta local, houve resposta sistêmica. Encontrei diferença entre a porcentagem média da área foliar consumida entre ramos infestados e ramos sadios, e assim, a hipótese de que ramos infestados são mais consumidos do que ramos sadios foi corroborada. Sendo assim, os galhadores podem estar funcionando como drenos, aumentando o fluxo de nutrientes sistemicamente para todo ramo infestado. Dessa maneira, a maior herbivoria em ramos infestados pode ser explicada, já que o aumento da qualidade nutricional das folhas pode atrair herbívoros que terão uma maior taxa de crescimento e sobrevivência consumindo estas folhas (Gurevitch *et al.*, 2006). Por fim, os galhadores além de não estarem induzindo as plantas a produzirem compostos químicos de defesa que possam protegê-la do ataque de outros herbívoros, estão atraindo mais herbívoros, já que estão aumentando a qualidade nutricional das folhas de ramos infestados.

Trabalhos futuros podem verificar se o processo inverso está ocorrendo, ou seja, se os galhadores estão sendo atraídos por folhas injuriadas que estariam emitindo voláteis capazes de atrair outras espécies de herbívoros (Schoonhoven *et al.*, 2005). Um acompanhamento temporal também pode verificar se galhadores escolhem folhas já consumidas para ovipositar, já que estas têm uma maior qualidade nutricional devido ao aumento da razão entre nutriente e defesa, e que galhadores ovipositam preferencialmente em áreas da folha com maior fluxo de nutrientes (Cassano *et al.*, 2009; Loiola *et al.*, 2010).

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao Glauco, Paulo Inácio, Paulo (Miúdo), Alê, Leda, Marcelo, Cristina, Pedro (Peu), Ernesto, Mari-Claire e Marcel por toda a ajuda durante o curso de campo, pela paciência que tiveram em responder a todas as questões independentes do tema, do grau de dificuldade, e do horário. Agradecer também ao Dito e Marquinho pela ajuda em campo, a Adriana (Dri) por suas comidas sensacionais. Agradeço a todos os membros dos grupos que participei, principalmente ao Davi (tiozão), Miguel (baiano), Paulo (cavalo de fogo), Maurício (gaúcho) que fizeram com que os dias em campo fossem descontraídos e divertidos.

REFERÊNCIAS

- Cassano, C.R.; M.T. Cerezin; R.S. Bovendorp & A.P. Aguiar. 2009. Seleção de locais de oviposição por insetos galhadores em folhas de marmeleiro *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae). Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado, P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira ed.). USP, São Paulo.
- Gurevitch, J.; S.M. Scheiner & G.A. Fox. 2006. Herbivory and plant-pathogen interaction. Em: *The ecology of plants*. Sinauer Associate Inc., Massachusetts.
- Herrera, C.M. & O. Pellmyr. 2002. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Cornwall.
- Loiola, M.M; A.M. Nieves; D.R. Nascimento; G. Oliveira & P.A. Bogiani. 2010. Oviposição preferencial de insetos galhadores em *Dalbergia ecastophyllum* (FABACEAE). Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado, P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). USP, São Paulo.

- Schoonhoven, L.M., J.J.A. van Loon & M. Dicke. 2005. *Insect-Plant Biology*. Oxford, University Press, Oxford.
- Schaller, A. 2008. *Induced plant resistance to herbivory*. University of Hohenheim Press, Stuttgart.
- Schowalter, T.D. 2006. *Insect ecology: an ecosystem approach*. Oxford, Academic Press, Oxford.
- Strauss, Y.S. & A.R. Zangerl. 2002. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems, 77-106. Em: *Plant-animal interactions: an evolutionary approach* (M.C. Herrera & O. Pellmyr, eds.). Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Souza, C.R.G. & L. Capellari Jr. 2004. A vegetação das dunas e restingas da Estação Ecológica Juréia-Itatins, pp. 103-114. Em: *Estação Ecológica Juréia-Itatins - Ambiente físico, flora e fauna* (O.A.V. Marques & W. Duleba, eds.). Holos Editora, Ribeirão Preto.