



O PAPEL DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS NA DEFESA DE *HIBISCUS PERNAMBUCENSIS* (MALVACEAE) EM TRÊS AMBIENTES DE RESTINGA

Mathias Mistretta Pires

INTRODUÇÃO

Plantas possuem diversas estratégias que conferem defesa contra herbivoria. Defesa biótica é aquela na qual existência de abrigos na planta (domáceas) ou a produção de recompensas alimentares, como corpos de alimentação e nectários extraflorais, atraem outros organismos que protegem a planta de herbívoros (Coley & Barone, 2001). Os nectários extraflorais (NEFs) são estruturas produtoras de néctar que, ao contrário de nectários florais, não estão diretamente relacionados à polinização (Cogni & Freitas, 2002). NEFs representam uma fonte de recursos alimentares previsível e abundante e são visitados por diversas espécies de formigas que geralmente exibem comportamento agressivo contra herbívoros (Schultz & McGlynn, 2000; Cogni *et al.*, 2003). Apesar de alguns visitantes dos NEFs não serem defensores ativos das plantas (Tilberg, 2004), em geral, o resultado dessa interação culmina em benefícios tanto para os visitantes quanto para a planta, sendo considerado, portanto, um tipo de interação mutualística (Schultz & McGlynn, 2000).

O investimento em estruturas de atração de defensores como os NEFs é bastante custoso para a planta em termos de energia e recursos que poderiam ser investidos em crescimento e reprodução (Schowalter, 2006). O balanço entre os benefícios e os custos de estruturas de defesa depende das condições abióticas, como disponibilidade de luz, água e nutrientes, e das condições bióticas, como a abundância e composição local de herbívoros e dos próprios defensores (Schowalter, 2006). Logo, os resultados da interação entre as plantas e seus defensores podem variar de acordo com as condições locais e, portanto, com o tipo de habitat (Cogni *et al.*, 2003). Nas plantas que possuem NEFs, a herbivoria resultante (herbivoria percebida) é o resultado da interação entre a pressão local de herbivoria (herbivoria basal) e a defesa conferida por visitantes dos NEFs. Desse modo, plantas que possuem NEFs são importantes modelos para compreender a relação entre custos e benefícios do investimento

em defesas, bem como das interações mutualísticas entre plantas e formigas.

A espécie arbustiva *Hibiscus pernambucensis* (Malvaceae), abundante em áreas de mangue e restinga no litoral do Brasil (Cogni *et al.*, 2003), é um bom modelo para investigar questões sobre interações mutualísticas entre plantas e formigas. Diversas espécies de formigas já foram registradas visitando os NEFs de *H. pernambucensis*, sendo que metade dessas espécies parece defender ativamente as folhas (Cogni & Freitas, 2002). Suas folhas possuem entre um e cinco NEFs, e o número médio de NEFs varia de acordo com o habitat (Nishimura, 2009). Folhas de indivíduos que crescem em área de restinga alagada pela maré e no interior da mata de restinga têm, em média, duas vezes mais NEFs por folha do que indivíduos que crescem na interface entre restinga e duna em área não alagável (dos Santos *et al.*, 2009; Nishimura *et al.*, 2009). Adicionalmente, a herbivoria é maior nas folhas de indivíduos que crescem no interior da mata de restinga (Nishimura *et al.*, 2009) e na área alagável (dos Santos *et al.*, 2009) do que na borda não alagável.

O padrão de maior herbivoria em *H. pernambucensis* nos ambientes nos quais o número de NEFs é maior pode ser explicado por duas hipóteses: (1) a herbivoria basal é maior na mata de restinga e na área alagável; (2) o incremento em defesa por NEF é muito baixo nessas duas áreas quando comparado com a borda de restinga não alagável. Para testar a primeira hipótese seria necessário um estudo de longa duração que quantificasse a abundância de herbívoros em cada ambiente. A segunda hipótese, entretanto, pode ser facilmente testada comparando a herbivoria em folhas com diferentes número de NEFs em cada ambiente. Portanto, o objetivo do presente estudo foi avaliar se não há incremento em defesa por NEF adicional nos ambientes onde as folhas de *H. pernambucensis* possuem mais NEFs. A previsão decorrente dessa hipótese é que no interior da mata e na área alagável não deve haver diferença na porcentagem média de área foliar removida por herbivoria entre folhas com diferentes quantidades

de NEFs. Na área de borda não alagável, entretanto, folhas com diferentes quantidades de NEFs devem apresentar diferenças na porcentagem média de área foliar removida.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo

Realizei o estudo nas praias do Arpoador e na praia do Guarauzinho, localizadas no Núcleo Arpoador da Estação Ecológica da Jureia-Itatins (24°32'S; 47°15'W), no litoral sul do estado de São Paulo. Na praia do Arpoador, *H. pernambucensis* ocorre tanto na borda da restinga, se sobrepondo à região de dunas, quanto no interior da mata de restinga. Na praia do Guarauzinho, é possível encontrar *H. pernambucensis* em uma área que sofre alagamento por influência da maré alta. Essas duas áreas correspondem às mesmas áreas onde foram realizados os estudos previamente citados que reportam a variação em herbivoria e no número de NEFs na espécie (Nishimura, 2009; Nishimura *et al.*, 2009; dos Santos *et al.*, 2009).

Coleta de dados

Na praia do Arpoador, estabeleci três pontos de coleta onde havia indivíduos de *H. pernambucensis* tanto na borda quanto no interior da restinga. Em cada ambiente, coletei as 10 primeiras folhas que encontrei que tinham um, dois e três NEFs. Uma vez que somente em um dos pontos da borda havia folhas com dois NEFs, não considerei essas folhas nas análises. Para evitar que o acúmulo de herbivoria nas folhas velhas viesse a amostragem, coletei sempre a primeira folha expandida do ramo a fim de minimizar as diferenças entre folhas quanto ao tempo de exposição a herbívoros. Na praia do Guarauzinho, usei o mesmo

procedimento para coletar folhas de *H. pernambucensis* crescendo em área alagável. No entanto, só foi possível estabelecer um ponto de coleta dado que a área alagável na qual *H. pernambucensis* ocorre é pequena. Fotografei todas as folhas coletadas e usei o programa Image J para estimar a porcentagem de área removida por herbivoria.

Análise dos dados

Para testar se havia diferenças na herbivoria em folhas com diferentes números de NEFs usei uma análise de variância (ANOVA). Tratei cada ponto de coleta como um bloco nas análises. Como só havia um ponto de coleta na área alagada, usei uma ANOVA de um fator para analisar os dados coletados neste ambiente.

RESULTADOS

Em nenhum dos ambientes a relação entre o número de NEFs e porcentagem de área foliar removida diferiu entre os pontos de coleta ($p > 0,05$). Assim, os resultados apresentados referem-se ao conjunto de pontos de coleta em cada ambiente. Na área de borda de restinga não alagada não houve diferença na porcentagem de área removida entre folhas com um ou três nectários ($F_{35,1} = 0,924$; $p = 0,343$; Figura 1A). Já nos ambientes de interior de restinga e borda alagável, houve diferença na porcentagem de área removida em folhas com diferentes números de NEFs. As folhas do interior da restinga com um NEF tinham, em média, o dobro de área removida (8,2%) quando comparadas a folhas com dois (3,4%) ou três nectários (3,4%) ($F_{76,2} = 7,046$; $p = 0,001$; Figura 1B). No ambiente de borda alagável o padrão foi similar ao encontrado no interior da restinga. Folhas com um nectário tinham maior porcentagem de área

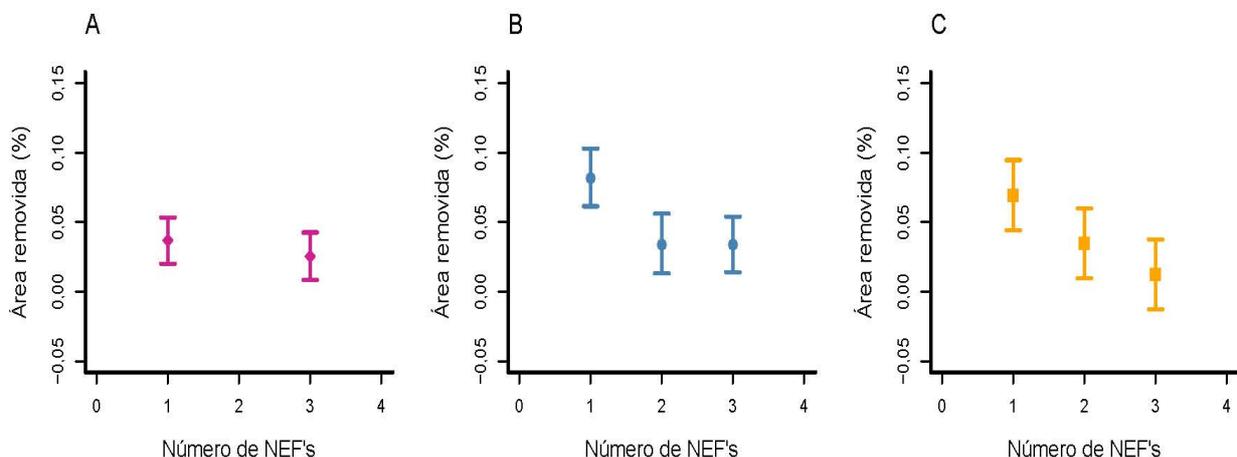


Figura 1. Porcentagem de área removida por herbivoria em folhas de *Hibiscus pernambucensis* de acordo com número de NEFs em três ambientes: (A) borda de restinga, (B) interior de restinga e (C) borda alagável. Pontos representam as médias e as barras, os intervalos de confiança (95%) das médias obtidos a partir da ANOVA.

removida (7%) em relação a folhas com dois (3,4%) e três NEFs (1,2%) ($F_{25,1} = 5,547$; $p = 0,010$; Figura 1C). Tanto no interior da restinga quanto na borda alagável só houve diferenças entre folhas com um NEF e as demais, não havendo diferença na porcentagem de área removida entre folhas com dois e três NEFs (Figuras 1B-C).

DISCUSSÃO

Os resultados encontrados refutam a hipótese de que o incremento em defesa por NEF adicional é menor nos ambientes onde as folhas de *Hibiscus pernambucensis* possuem mais NEFs. Na verdade, os resultados vão na direção oposta da hipótese testada, indicando que o incremento em defesa por NEF é maior nos ambientes onde o número médio de NEFs por folhas é maior. É possível inferir, portanto, que no interior da restinga e na área alagável, a herbivoria basal deve ser tão intensa que, mesmo com maior número de médio de NEFs por folha e maior ganho em defesa por NEF, a herbivoria percebida é maior do que na borda não alagável. Nesse sentido, o acréscimo de NEFs deve ser, portanto, um investimento importante nesses ambientes, mas pouco benéfico no ambiente de borda onde a pressão de herbivoria seria menor.

Na área alagada e no interior da restinga só houve diferença na porcentagem de área removida por herbivoria entre folhas com um NEF e folhas com mais de um NEF. Aparentemente, não há benefício adicional quando o número de NEFs é maior que dois. Apesar disso, tanto no interior da mata quanto na área alagável, o número médio de NEFs é próximo de três (dos Santos *et al.*, 2009; Nishimura *et al.*, 2009). Mesmo não havendo um ganho imediato em defesa por possuir mais de dois NEFs, tanto na área alagável quanto no interior da restinga os indivíduos de *H. pernambucensis* investem recursos na produção e manutenção de NEFs adicionais. Ter três ou mais NEFs pode ser uma estratégia que garante que haverá, no mínimo, dois NEFs em atividade uma vez que, em alguns casos, os NEFs podem tornar-se inativos por necrose do tecido (*obs. pess.*). Essa pode ser uma evidência adicional de que o número de NEFs nesses ambientes é bastante importante.

Em um estudo em área alagável que testou a relação entre o número de NEFs em *H. pernambucensis* e a atividade de defesa de formigas, não houve preferência das formigas por folhas com mais NEFs. No entanto, o número de formigas de espécies mais agressivas foi maior em folhas de indivíduos crescendo em área alagada do que em área não alagada (Nishimura, 2009). Meus

resultados indicam que, tanto em ambiente alagável quanto no interior da restinga, o número de NEFs é importante para a redução da herbivoria, uma vez que folhas com mais NEFs têm menor área removida por herbívoros. É possível, portanto, que o maior número de NEFs não esteja diretamente relacionado a um aumento no número de visitantes, mas leve ao recrutamento de espécies de formigas mais agressivas e, conseqüentemente, mais eficientes na defesa contra herbívoros. Outra possibilidade é que a riqueza, abundância e/ou composição da comunidade de formigas difira entre os ambientes. Diferenças nas comunidades de formigas podem acarretar em diferenças encontradas na remoção de herbívoros em folhas de *H. pernambucensis* em ambientes diferentes (Cogni *et al.*, 2003). O interior da restinga, por exemplo, representa um ambiente estruturalmente mais complexo do que a borda, sendo plausível considerar que a diversidade de formigas seria maior no interior da mata. Além disso, em áreas de mata muitas espécies estabelecem suas colônias sobre a vegetação, ao passo que, em áreas abertas predominam formigas de solo (Kaspari, 2000). Assim sendo, um NEF adicional no interior da restinga teria maior probabilidade de atrair mais defensores do que na borda. Quanto à área alagável, as formigas concentram-se principalmente sobre a vegetação, uma vez que a inundação pela maré torna o solo inabitável (Cogni *et al.*, 2003). Comparando a área alagável e não alagável, portanto, a probabilidade de recrutamento de formigas é maior na primeira onde as formigas já estão preferencialmente sobre as plantas.

Além das diferentes condições bióticas, as diferenças entre as condições abióticas dos três ambientes amostrados podem influenciar os padrões encontrados. O ambiente de interior da restinga é um ambiente com limitação de luz se comparado à borda da restinga. No ambiente alagado, as plantas estão expostas a um maior estresse de salinidade e à anóxia no solo. É razoável supor, portanto, que nesses dois ambientes o custo de estruturas vegetativas (como as folhas) seja maior quando comparado a indivíduos que crescem na borda da restinga. Espécies que ocorrem em ambientes estressantes ou com limitação de recursos tendem a ter maior investimento em defesa, uma vez que os custos de reposição de estruturas vegetativas são elevados (Coley & Barone, 1996). Contudo, em uma mesma espécie, espera-se que somente quando houver excedente de recursos ou condições favoráveis os indivíduos sejam capazes de investir na defesa de suas estruturas vegetativas (Coley & Barone, 1996;

Coley & Kursar, 1996). O padrão encontrado neste estudo se opõe a esse último cenário, pois indivíduos que ocorrem no interior da restinga e na área alagada parecem investir mais na defesa biótica apesar disso contrariar a expectativa de que haja investimento em defesa somente quando os recursos são abundantes. O maior número de nectários no interior da mata e na área alagada pode ser uma estratégia que minimiza os altos custos relacionados à reposição de folhas danificadas por herbivoria em ambientes onde a pressão de herbivoria é alta.

Em conclusão, os resultados obtidos neste estudo indicam que a relação entre custos e benefícios dos NEFs em *H. pernambucensis* difere entre os ambientes de restinga. A interação entre a comunidade de herbívoros, de formigas e as condições abióticas deve ser responsável pelas diferenças nos benefícios dos NEFs entre os ambientes. Os mecanismos responsáveis pelo padrão de maior herbivoria em *H. pernambucensis* em ambiente alagável e interior da mata de restinga permanecem uma questão em aberto. Uma forma de investigar essa questão seria comparar a abundância de herbívoros nos diferentes ambientes em um estudo de longa duração.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Paulo e ao Glauco pelas discussões. A todos que colaboraram com idéias relacionadas à amostragem e ajudaram na coleta dos dados. Ao Marcel e a Marie pelas dicas e pelas revisões do manuscrito.

REFERÊNCIAS

Cogni, R. & A.V.L. Freitas. 2002. The ant assemblage visiting extrafloral nectaries of *Hibiscus pernambucensis* (Malvaceae) in a mangrove forest in southeast Brazil (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 40: 373-383.

Cogni, R.; A.V.L. Freitas & P.S. Oliveira. 2003. Interhabitat differences in ant activity on plant foliage: ants at extrafloral nectaries of *Hibiscus pernambucensis* in sandy and mangrove forests. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107: 125-131.

Coley, P.D. & T.A. Kursar. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs, pp. 305-336. Em: *Tropical forest plant ecophysiology* (S.S.

Mulkey; R.L. Chazdon & A.P. Smith, eds.). Chapman and Hall, New York.

Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 305-335.

Coley, P.D. & J.A. Barone. 2001. Ecology of defenses, pp. 11-21. Em: *Encyclopedia of biodiversity*, Vol. 2. Academic Press, San Diego.

dos Santos, C.F.; P.Y. Nishimura; F.B. de Barros & F.M.D. Marquitti. 2009. Herbivoria em folhas de *Hibiscus pernambucensis* (Malvaceae) sob diferentes condições de Alagamento pela maré. Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado; P.I.K. Prado & A.A. Oliveira, eds.). USP, São Paulo.

Kaspari, M. 2000. A primer of ant ecology, pp. 9-24. Em: *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (D. Agosti; J.D. Majer; L.E. Alonso & T.R. Schultz, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington.

Nishimura, P.Y.; S. Boff, A. Fujikawa & R.S. Bovendorp. 2009. Alocação de recursos e herbivoria em *Hibiscus pernambucensis* (Malvaceae) em uma área de restinga. Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado; P.I.K. Prado & A.A. Oliveira, eds.). USP, São Paulo.

Nishimura, P.Y. 2009. Formigas ou esclerificação foliar: quem irá proteger *Hibiscus pernambucensis* (Malvaceae) do ataque de herbívoros? Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado; P.I.K. Prado & A.A. Oliveira, eds.). USP, São Paulo.

Schowalter, T.D. 2006. *Insect ecology: an ecosystem approach*. Elsevier, London.

Schultz, T.R. & T.P. McGlynn. 2000. The interactions of ants with other organisms, pp. 35-44. Em: *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (D. Agosti; J.D. Majer; L.E. Alonso & T.R. Schultz, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington.

Tilberg, C.V. 2004. Friend or foe? A behavioral and stable isotopic investigation of an ant-plant symbiosis. *Oecologia*, 140:506-515.