

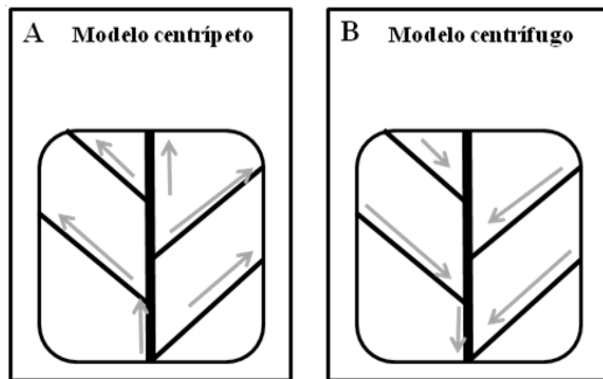


# MODELOS MECÂNICOS DE FLUXO DE NUTRIENTES EXPLICAM A DISTRIBUIÇÃO DE GALHAS SOBRE A SUPERFÍCIE FOLIAR DE *DALBERGIA ECASTOPHYLLUM* (FABACEAE)?

Miguel Loiola Miranda

## INTRODUÇÃO

Nas plantas, o fluxo de nutrientes e de água necessários para a construção e manutenção do aparato enzimático fotossintético, assim como de fotoassimilados redistribuídos para as folhas, ocorre em um sentido centrípeto via vasos de xilema, chegando às nervuras principais e alcançando as células fotossintetizantes das folhas a partir das nervuras secundárias (Larcher, 2006; Figura 1). Já os carboidratos produzidos nas superfícies foliares fotossintetizantes são distribuídos continuamente para outros locais da planta onde são consumidos ou estocados. Esse transporte de energia ocorre de forma lenta e geralmente passiva através dos vasos floemáticos. O sentido centrífugo desse fluxo energético ocorre a favor de um gradiente de concentração, partindo das nervuras secundárias das folhas e alcançando as outras partes da planta (Raven *et al.*, 2001; Figura 1).



**Figura 1.** (A) Esquema do modelo de fluxo centrípeto, representando a direção do fluxo de água, nutrientes e assimilados redistribuídos para as folhas que alcançam as nervuras secundárias a partir da nervura principal. (B) Esquema do modelo de fluxo centrífugo, representando a direção do fluxo de fotoassimilados que alcançam as nervuras secundárias e convergem para a nervura principal.

As galhas, estruturas de proteção e alimentação de larvas parasitas de alguns insetos, formadas a partir da multiplicação dos tecidos foliares (Strauss & Zangerl, 2002; Schoonhoven *et al.*, 2005; Schowalter, 2006), devem se distribuir nas folhas visando a otimização da obtenção dos recursos que são canalizados via fluxo centrípeto ou produzidos

nas próprias folhas e distribuídos pela planta via fluxo centrífugo. Nesse sentido, as nervuras da base foliar representam o melhor local para ser ocupado por galhadores, já que toda a seiva translocada para dentro ou para fora da folha obrigatoriamente flui por este local. Portanto, os galhadores devem disputar a oportunidade de ovipositar na base da folha onde a abundância de recursos deve maximizar a sobrevivência da prole (Whitham, 1979). Adicionalmente, as galhas são capazes de controlar o fluxo de fotoassimilados e nutrientes produzidos pelas plantas, funcionando como drenos fisiológicos (Schoonhoven *et al.*, 2005). De fato, uma análise de fluxo de fotoassimilados em *Taraxacum officinale* (Asteraceae) mostrou que, dependendo da densidade de galhas por planta, o dreno provocado pelas galhas pode direcionar até 70% do total de carbono produzido pelas plantas infestadas (Schoonhoven *et al.*, 2005).

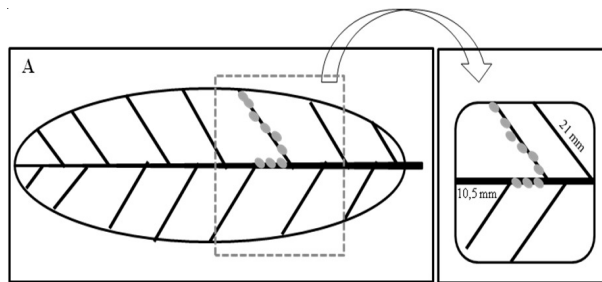
O marmeleiro, *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae), é uma planta arbustiva típica de restingas e dunas (Souza & Capellari Jr., 2004), comumente infestada por galhas que formam estruturas de aspecto liso e arredondado na superfície abaxial das folhas. As galhas se distribuem preferencialmente na base foliar (Loiola *et al.*, 2010), estando geralmente posicionadas sobre as nervuras central e secundárias (Cassano *et al.*, 2009). Dessa forma, as galhas mantêm um contato próximo com a energia produzida nas folhas e canalizada pelas nervuras, assim como com os nutrientes e açúcares que chegam primeiramente na nervura central da base foliar. Entretanto, para entendermos detalhadamente o padrão de distribuição das galhas sobre a superfície foliar, modelos mecânicos que qualifiquem posições das folhas de acordo com os gradientes de recursos estabelecidos pelo fluxo centrípeto e centrífugo podem ser ferramentas úteis. Nesse sentido, o objetivo deste estudo foi testar a hipótese de que as galhas de *D. ecastophyllum* se distribuem nas folhas otimizando o ganho energético, ocupando preferencialmente as posições que oferecem uma maior disponibilidade

de recursos. Para isso, testei se a distribuição espacial das galhas sobre as nervuras foliares da superfície abaxial de *D. ecastophyllum* é melhor descrita pelo modelo de fluxo centrípeto ou pelo modelo de fluxo centrífugo.

## MATERIAL & METÓDOS

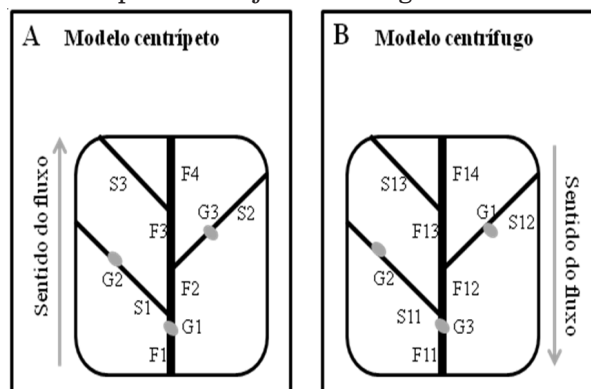
Amostrei uma faixa de aproximadamente 300 m de comprimento coberta por indivíduos de *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae) em uma vegetação de restinga localizada na praia do Guaraúzinho, localizada na Estação Ecológica Juréia-Itatins (24°32'S; 47°15'W), litoral sul de São Paulo. Nessa faixa amostral, coletei 32 folhas de tamanhos semelhantes, separadas por uma distância mínima de 5 m entre si e que estavam infestadas por 10 galhas localizadas, necessariamente, sobre as nervuras da superfície abaxial das folhas. Na população amostrada, a maioria das folhas infestadas possuía um número baixo de galhas, enquanto um número menor continha muitas, isto é, entre 10 e 50 galhas. Entretanto, optei por selecionar folhas com 10 galhas, pois em folhas que possuem poucas galhas não é possível investigar o padrão de distribuição em uma situação de competição por recursos. Em folhas com muitas galhas (> 20), por sua vez, o grande adensamento pode mascarar eventuais padrões de distribuição preferencial. Nesse caso, a disputa pelo recurso deve ser tão intensa que valeria a pena investir na oviposição em locais da folha que normalmente seriam preteridos por não disponibilizar grandes quantidades de recurso.

A partir do padrão das nervuras das folhas de *D. ecastophyllum* e também do diâmetro máximo das galhas observadas, construí um esquema das posições disponíveis da folha que poderiam ser ocupadas pelas galhas (Figura 2). Seguindo os dois modelos de fluxos propostos, estas posições diferem quanto à quantidade de alimento disponível. Tipicamente, as folhas de *D. ecastophyllum* possuem uma nervura principal e 14 nervuras secundárias dispostas de forma alternada em relação à nervura central. Dado que as nervuras secundárias possuem um comprimento médio de 21 mm e os fragmentos da nervura principal (definidos como o espaço entre duas nervuras secundárias consecutivas) possuem um comprimento de 10,5 mm, cada fragmento da nervura principal comporta três galhas com diâmetro médio de 3,5 mm, enquanto que nas nervuras secundárias cabem aproximadamente seis galhas (Figura 2).



**Figura 2.** (A) Esquema da superfície abaxial da folha de *Dalbergia ecastophyllum* mostrando a nervura principal e as nervuras secundárias. O quadro tracejado representa um corte transversal de uma parte da folha. (B) Destaque do corte transversal da folha, mostrando o comprimento das nervuras secundárias e também dos fragmentos da nervura principal entre duas nervuras secundárias consecutivas. Os fragmentos da nervura principal comportam três galhas de diâmetro médio equivalente a 3,5 mm, enquanto as nervuras secundárias comportam aproximadamente seis galhas cada uma.

Segundo o modelo de fluxo centrípeto, que descreve a chegada de água, nutrientes e assimilados redistribuídos para as folhas, a base da nervura principal concentra a maior quantidade de recursos (Figura 1). A partir dessa posição, os recursos vão se distribuindo entre as galhas e as nervuras secundárias de forma que, quanto mais distante da base da folha, menor é a disponibilidade de alimento (Figura 3A). Uma premissa importante desse modelo é que as galhas e as nervuras secundárias absorvem uma quantidade de recurso constante proveniente da base da nervura central. Portanto, à medida que a distância da base da folha aumenta, a disponibilidade de recursos na folha diminui proporcionalmente. O modelo de fluxo centrípeto prevê que as 10 primeiras galhas estabelecidas nas folhas devem ocupar sequencialmente os dois primeiros fragmentos da nervura central, as duas primeiras posições da primeira nervura secundária e as duas primeiras posições do terceiro fragmento da nervura principal. Esse arranjo possibilita a máxima captação de recursos por um conjunto de 10 galhas.



**Figura 3.** Esquema representando o sentido do fluxo dos modelos (A) centrípeto e (B) centrífugo. As siglas representam as posições das galhas e nervuras.

começando com “F” representam os fragmentos da nervura principal, as siglas começando com “S” representam as nervuras secundárias e as com “G” representam as galhas distribuídas sobre as nervuras da superfície abaxial das folhas de *Dalbergia ecastophyllum*. (A) De acordo com o modelo de fluxo centrípeto, a base foliar concentra o total dos recursos que chegam à folha. Desse total, uma quantidade de recurso é canalizada para S1, sobrando para F1 uma quantidade de recurso representada pelo total que chega na folha subtraído da fração interceptada por S1. Dessa quantidade de recurso em F1, G1 intercepta a mesma quantidade que foi canalizada por S1, já que o modelo parte da premissa que as galhas e as nervuras secundárias interceptam uma quantidade igual de alimento vindo da nervura principal. Dessa forma, à medida que o fluxo segue para o ápice foliar a quantidade de recurso vai diminuindo, sendo interceptado a uma taxa constante pelas galhas e nervuras seguintes. (B) De acordo com o modelo de fluxo centrípeto, nervuras S canalizam uma quantidade constante de alimento para F. Como a folha de *D. ecastophyllum* possui 14 nervuras S, cada uma canaliza a décima quarta parte do total de recursos que se concentra na base da folha. As galhas distribuídas sobre as nervuras interceptam uma quantidade também constante desses recursos. Como as posições definidas na folha possuem uma quantidade fixa de recursos, para cada modelo é possível obter o somatório do total de recurso interceptado por cada conjunto de galhas.

O modelo de fluxo centrífugo, que descreve a saída de fotoassimilados da folha a partir das nervuras secundárias, prevê que a base das folhas, para onde convergem todas as nervuras secundárias, representa o local onde existe a maior quantidade de recursos de recursos (Figura 1). Esse modelo parte da premissa que as 14 nervuras secundárias liberam na nervura principal uma quantidade de alimento constante, representada pela proporção do total de recursos produzidos a partir da fotossíntese e o número de nervuras secundárias (Figura 3B). Da mesma forma que o modelo centrípeto, a maior disponibilidade de recursos é encontrada na base da folha. De acordo com o modelo centrífugo, as galhas distribuídas pela superfície adaxial das folhas irão interceptar uma quantidade fixa de alimento, reduzindo a quantidade de recursos que alcançam a base da folha. Diferente do modelo de fluxo centrípeto, entretanto, o modelo centrífugo não prevê um posicionamento ótimo para um conjunto de 10 galhas. Apesar da base da folha representar o local onde se concentram os recursos canalizados pelas nervuras secundárias, a disponibilidade de recurso nesta posição dependerá da distribuição das galhas sobre as nervuras foliares. O posicionamento ótimo previsto pelo modelo centrífugo, portanto, depende da densidade de galhas presentes na superfície da folha.

Mapeei o posicionamento das 10 galhas em cada uma das 32 folhas selecionadas em campo. A partir

da posição de cada uma das galhas em cada folha estimei a quantidade de recursos interceptada pelo conjunto de galhas por folha de acordo com os dois modelos propostos. Considerando, por exemplo, a distribuição das galhas apresentada na Figura 3A e assumindo que o primeiro fragmento da nervura central da folha (F1) recebe uma quantidade R de recursos, a primeira galha (G1) intercepta uma proporção x do total. A primeira nervura secundária (S1) irá interceptar a mesma proporção x de recursos a partir da quantidade R – Rx que sobrou do total após a captação da primeira galha. Na primeira nervura secundária, que possui uma quantidade ((R – Rx)x) de recursos, a segunda galha (G2) irá interceptar uma proporção x dessa quantidade de recurso, equivalente a (((R – Rx)x)x). Voltando para a nervura principal, o segundo fragmento (F2) possui uma quantidade (R – Rx) – ((R – Rx)x), que representa o que sobrou após o fluxo de nutriente passar pela primeira galha e pela primeira nervura secundária. A segunda nervura secundária (S2) irá interceptar uma proporção x da quantidade de recursos presente no segundo fragmento, equivalente a ((R – Rx) – (R – Rx)x)x. Finalmente, a terceira galha (G3) intercepta uma proporção x de (((R – Rx) – (R – Rx)x)x)x. Para este conjunto de três galhas, portanto, a quantidade de recurso captada equivale à soma dos recursos interceptados por cada galha.

Considerando a distribuição das galhas apresentada na Figura 3B, assumindo que cada nervura secundária transfere uma proporção similar ( $\frac{1}{14}$ ) do total de recursos para a nervura central, o fragmento F14 da nervura central da folha apresenta uma quantidade de recursos equivalente a  $\frac{1}{14}R$ . O fragmento F13 apresenta uma quantidade  $\frac{2}{14}R$  de recursos, que representa a soma entre a quantidade de recursos do fragmento F14 e a quantidade de recursos canalizada pela nervura secundária S13, equivalente a  $\frac{1}{14}R$ . A primeira galha (G1) intercepta uma proporção x de ( $\frac{1}{14}R$ ), que representa o recurso produzido na nervura secundária S12. Portanto, o fragmento F12 possui uma quantidade de recursos equivalente a ( $\frac{2}{14}R + (\frac{1}{14}R)x$ ). A segunda galha (G2) intercepta a mesma proporção x de  $\frac{1}{14}R$  produzido na nervura secundária S11. Logo, no fragmento F11 chega uma quantidade ( $\frac{2}{14}R + (\frac{1}{14}R)2x$ ), referente à soma da quantidade de recurso do fragmento F12 e do que sobrou de recurso da nervura secundária S11 após a segunda galha (G2) interceptar x da quantidade de recursos produzida. Finalmente, a terceira galha (G3), localizada no fragmento F11, irá interceptar uma proporção x de ( $\frac{2}{14}R + (\frac{1}{14}R)2x$ ). Para este conjunto de três galhas, portanto, a quantidade de

recurso captada equivale à soma dos recursos interceptados por cada galha.

Para obter um valor numérico para a média da soma dos recursos captados pelos conjuntos de galhas de acordo com cada um dos modelos, assumi que: (1) tanto as nervuras quanto as galhas interceptam 25% do total de recursos disponíveis nas posições da folha ocupadas pelas mesmas (i.e.,  $x = 0.25$ ) e (2) que o total inicial de recursos que chegam na folha (i.e.,  $R$ ) é igual a 1. A partir da soma de recursos captados por cada conjunto de galhas nas folhas amostradas, obtive uma média da soma da quantidade de recursos captada pelos conjuntos de galhas das 32 amostras, tanto para o modelo centrípeto quanto para o modelo centrífugo. Essa média da soma da quantidade de recursos captados de acordo com cada um dos modelos foi utilizada como estatística de interesse. Para cada um dos modelos, foram feitas 5.000 permutações para gerar distribuições nulas segundo as quais as galhas se distribuem nas nervuras da superfície adaxial das folhas de forma aleatória. Para tanto, misturei a posição de um conjunto de dez galhas entre todas as posições possíveis gerando uma distribuição aleatória. A partir dessas permutações foram calculadas as somas da quantidade de recursos captados pelo conjunto de dez galhas distribuídas ao acaso de acordo com cada um dos modelos de fluxos de nutrientes. Comparando os valores da estatística calculada com os valores gerados pelas distribuições nulas, procurei o número de valores que eram maiores ou iguais ao valor observado para cada uma das duas médias calculadas. Por fim, calculei a probabilidade com que o valor da média da soma de recursos captados pelos conjuntos de galhas, de acordo com cada um dos modelos, foi encontrado em uma distribuição gerada ao acaso.

## RESULTADOS

Do total de galhas presentes na superfície abaxial das folhas amostradas de *D. ecastophyllum*, a maioria (54%) se concentrou na parte proximal das folhas, próxima à base foliar. Desse total de galhas, 61% estavam localizadas sobre as nervuras secundárias, enquanto apenas 39% das galhas estavam sobre a nervura principal. De acordo com o modelo de fluxo centrípeto, a média da soma da captação de recursos pelo conjunto de dez galhas das 32 folhas de *D. ecastophyllum* amostradas (média $\pm$ DP = 0,18 $\pm$ 0,07) não foi estatisticamente diferente da média gerada pela distribuição nula ( $p = 0,6$ ). Da mesma forma, de acordo com modelo centrífugo, a média da soma da captação de

recursos dos conjuntos de dez galhas das 32 folhas amostradas (0,34 $\pm$ 0,08) não foi estatisticamente diferente da média gerada a partir da distribuição nula gerada ao acaso por permutação ( $p = 0,5$ ).

## DISCUSSÃO

Os dois modelos mecânicos de fluxo de nutriente propostos neste trabalho não descrevem o padrão de distribuição das galhas sobre as nervuras das folhas de *D. ecastophyllum*. Talvez não seja possível definir posições ótimas para o ataque dos galhadores assumindo um único sentido de fluxo de recursos na folha. Segundo o modelo de fluxo centrípeto, a base da folha de *D. ecastophyllum* invariavelmente representa o local ideal quanto à disponibilidade de recursos, já que todo alimento que chega para as folhas passa obrigatoriamente por este local. Entretanto, segundo o modelo de fluxo centrífugo, a base da folha pode representar uma posição de risco, pois apesar de concentrar todo o alimento canalizado pelas nervuras secundárias, a quantidade de recursos que alcança a base foliar pode ser reduzida em grande parte dependendo da densidade de galhas que ocupem as posições mais afastadas da base, interceptando os recursos que seriam enviados à base foliar. Em situações de alta densidade de galhas sobre a superfície foliar, apenas as últimas posições das nervuras secundárias devem representar locais ótimos quanto à disponibilidade de recursos. Portanto, a posição ideal, que oferece uma quantidade máxima de benefícios nutricionais sobre a superfície foliar deve refletir um balanço entre o fluxo centrípeto e o fluxo centrífugo. O conhecimento sobre a capacidade real das galhas de interceptar os recursos, bem como sobre a forma como estes recursos são distribuídos entre os diferentes tipos de nervuras, poderiam tornar os modelos propostos aqui mais eficientes quanto ao poder de explicação do padrão de distribuição das galhas sobre a superfície foliar de *D. ecastophyllum*.

Alguns autores descrevem as galhas como bombas de sucção, capazes de alterar fortemente o fluxo de recursos das plantas (Turner, 2001; Schoonhoven *et al.*, 2005; Schowalter, 2006). As galhas, ao menos em situações de baixa densidade, atuando como bombas perfeitas que drenam os recursos e otimizam a captação do alimento, poderiam se distribuir de forma aleatória sobre a superfície das folhas, ignorando posições ótimas referentes à disponibilidade de recursos. De acordo com Cassano *et al.* (2009) e Loiola *et al.* (2010), o padrão de distribuição espacial das galhas sobre a

superfície foliar de *D. ecastophyllum* está intimamente associado à densidade. Em baixas densidades, o recurso não seria um fator limitante à sobrevivência das galhas, o que possibilitaria a distribuição aleatória sobre o limbo foliar. A construção de modelos mecânicos mais refinados que, além de considerar a existência de fluxos múltiplos de alimentos nas folhas, incluam o papel da densidade sobre a distribuição das galhas e também a capacidade das galhas de atuar como drenos, direcionando os recursos, podem ajudar a entender o padrão de distribuição das galhas na superfície foliar.

A validade dos dois modelos propostos neste estudo depende também de informações sobre a biologia dos insetos galhadores. Tanto o modelo de fluxo centrípeto quanto o centrífugo propõem que os galhadores contam com um intervalo de tempo suficientemente grande para possibilitar a escolha de locais apropriados para a oviposição que aumentem o sucesso de sobrevivência da prole no interior das galhas. Além de definir locais ótimos para a oviposição, os galhadores devem ser capazes de reconhecer a presença de outras galhas nas folhas, selecionando as posições que minimizem a competição com outras galhas e maximizem o fluxo de nutrientes para a sua prole. Infelizmente, entretanto, não existem informações sobre a identidade e o comportamento do inseto galhador e não é possível saber se os pressupostos biológicos dos modelos têm apoio. Portanto, a compreensão do padrão de distribuição das galhas na superfície foliar de *D. ecastophyllum* passa necessariamente por um estudo sobre a história natural da interação entre a planta e seu agente galhador.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço profundamente aos professores e monitores do curso de campo Ecologia da Mata Atlântica (2010), por construírem comigo as idéias que fundamentaram este trabalho. Um agradecimento especial ao Paulo Inácio Prado, que esteve presente em todos os momentos, participando de todas as etapas deste processo e ao Glauco por lapidar pacientemente as minhas idéias. Agradeço às amigas construídas durante ao curso, especialmente Davi, Paulo, Gustavo e Maurício. Por fim, um agradecimento também especial ao aluno Gustavo, que colaborou tanto na coleta e tratamento dos dados, como interpretação dos resultados obtidos. A todos estes muito obrigado.

## 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 eds.). USP, São Paulo.
- 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.
- Raven, P.H.; R.F. Evert & S.E. Gichhorn. 2001. *Biologia vegetal*. Editora Guanabara Koogan, São Paulo.
- Schoonhoven, L.M., J.J.A. van Loon & M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*. University of Oxford Press, Oxford.
- Schowalter, T.D. 2006. *Insect ecology: an ecosystem approach*. University of Oxford Press, Oxford.
- Strauss, Y.S. & A.R. Zangerl. 2002. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems, pp 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.
- Turner, I.M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. University of Cambridge Press, Cambridge.
- Whitham, T.G. 1978. Territorial behavior of *Pemphigus gall* aphids. *Nature*, 279:324-5.