



TRICOMAS GLANDULARES CONFEREM DEFESA CONTRA HERBIVORIA EM *CLIDEMIA* SP. (MELASTOMATACEAE)

Joyce Marques Barbosa, Débora Goedert, Maurício Beux dos Santos, Miguel Loiola & Thaís Kubik Martins

INTRODUÇÃO

As plantas são atacadas por uma grande diversidade de insetos herbívoros (Turner, 2001; Strauss & Zangerl, 2002), que consomem as suas superfícies fotossintetizantes, seus órgãos de reservas e/ou suas estruturas reprodutivas (Pinto-Coelho, 2000; Raven *et al.*, 2001; Romero & Vasconcellos-Neto, 2007). Dessa forma, os herbívoros podem comprometer o crescimento, a reprodução e a sobrevivência das plantas (Pinto-Coelho, 2000; Raven *et al.*, 2001; Begon *et al.*, 2007). Para se defender do ataque de herbívoros, as plantas comumente investem em mecanismos de defesas físicas que tendem a reduzir a digestibilidade das estruturas vegetais e também dificultar a mastigação e a acessibilidade dos herbívoros ao recurso alimentar. Dentre os compostos estruturais que dificultam a digestão, podemos citar a lignina, a celulose e as ceras, que são ricos em carbono e, portanto, apresentam uma baixa qualidade nutricional. Já os espinhos e os tricomas são exemplos de estruturas físicas que podem dificultar a mastigação e o acesso dos herbívoros ao alimento (Howe & Wesley, 1998; Turner, 2001; Strauss & Zangerl, 2002).

O investimento na produção de tricomas foliares pelas plantas geralmente está associado à pressão de herbivoria. Onde há mais ataques de herbívoros, há maior alocação de energia para produção destas estruturas de defesa (Romero & Vasconcellos-Neto, 2007; Dalin *et al.*, 2008). Alguns tricomas têm glândulas secretoras, que liberam compostos viscosos. Possivelmente este tipo de estrutura requer um investimento energético ainda maior que aquele necessário para produção de tricomas simples (Hulme & Benkman, 2002; Romero & Vasconcellos-Neto, 2007). As substâncias viscosas secretadas pelos tricomas glandulares podem potencializar a defesa mecânica, dificultando ainda mais a mobilidade dos herbívoros (Hulme & Benkman, 2002).

Uma forma de testar o efeito dos tricomas glandulares sobre a herbivoria é investigar, em

uma mesma espécie, a habilidade de locomoção dos herbívoros sobre folhas onde a secreção viscosa foi removida e comparar com a habilidade de locomoção desses animais sobre folhas onde a substância viscosa está presente. Um bom modelo para este tipo de teste é *Clidemia* sp. (Melastomataceae), uma espécie característica de bordas de matas ombrófilas densas, que apresenta tricomas glandulares nas superfícies foliares. Outra maneira de testar o efeito dos tricomas glandulares sobre a herbivoria é a quantificação de herbívoros, ou da taxa de herbivoria, sobre folhas de espécies relacionadas filogeneticamente que diferem quanto à presença e ao tipo de tricoma foliar. A família Melastomataceae é um bom modelo para este tipo de estudo, já que em um mesmo habitat, como a borda de uma mata ombrófila, são encontradas espécies que não apresentam tricomas, como *Tibouchina* sp., com presença de tricomas simples, como *Leandra* sp., e com tricomas glandulares, como *Clidemia* sp..

O presente estudo objetivou responder se a presença de tricomas glandulares em folhas de *Clidemia* sp. conferem uma defesa contra herbivoria maior do que aquela conferida por tricomas simples. Prevemos que a secreção viscosa de *Clidemia* sp. dificulta a locomoção e, conseqüentemente, a fuga de insetos herbívoros. Comparando três espécies de Melastomataceae, diferentes quanto à presença de tricomas glandulares, respectivamente, *Clidemia* sp. (com tricoma glandular), *Leandra* sp. (com tricoma simples) e *Tibouchina* sp. (sem tricomas), hipotetizando que folhas com tricomas glandulares sofrem menos herbivoria do que folhas sem esse tipo de estrutura. Esperamos que: (1) a densidade de insetos mortos sobre as folhas de *Clidemia* sp. é maior do que a densidade de insetos mortos sobre folhas de *Leandra* sp. e *Tibouchina* sp.; (2) folhas de *Clidemia* sp. serão menos consumidas por herbívoros que folhas de *Leandra* sp. e *Tibouchina* sp..

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o trabalho em uma borda de mata ombrófila densa, próxima ao núcleo Arpoador, situado na Estação Ecológica Juréia-Itatins, no sul do estado de São Paulo (Marques & Duleba, 2004). Nas bordas de matas ombrófilas e em áreas abertas os indivíduos de *Leandra* sp. e *Tibouchina* sp. são pouco freqüentes, mas é marcante a presença de adensamentos de *Clidemia* sp., que apresenta um hábito arbustivo e geralmente uma distribuição agregada.

Coleta de dados

Em um adensamento de *Clidemia* sp. de 120 m² na borda da mata, selecionamos 40 folhas íntegras desta espécie. Destas folhas cortamos discos foliares de 19 cm². Dividimos os discos em dois grupos experimentais, cada um contendo 20 repetições. No grupo controle mantivemos as glândulas intactas e no tratamento experimental removemos a secreção viscosa das réplicas por fricção com papel-toalha durante cinco minutos. No centro do disco foliar de cada réplica colocamos um cupim operário (Termitidae) como modelo de inseto herbívoro. A facilidade de coleta, o tamanho reduzido e a boa capacidade de locomoção justificam a escolha dos cupins como modelo de herbívoro. Mensuramos o tempo gasto pelo herbívoro para atingir a borda do disco, e também a freqüência com que esse evento ocorreu. Para contabilizar a freqüência de fuga dos herbívoros nas folhas, o tempo máximo de observação da superfície foliar foi de 5 min.

Para a comparação da densidade de herbívoros mortos e do índice de herbivoria entre as folhas de *Clidemia* sp., *Leandra* sp. e *Tibouchina* sp. realizamos uma coleta sistemática de folhas de *Clidemia* sp., no mesmo adensamento, começando a partir do início da moita e coletando um ramo a cada metro. Já para as espécies *Leandra* sp. e *Tibouchina* sp., que são pouco abundantes na borda da mata, coletamos um ramo de cada arbusto encontrado. Em seguida, sorteamos três folhas por ramo, até totalizar 50 folhas de cada espécie de Melastomataceae.

Estimamos a densidade de herbívoros na superfície adaxial das folhas das três espécies amostradas, calculando a área foliar e contando o número de insetos mortos aderidos à folha com uso de lupas binoculares. Para padronizar a amostragem da densidade dos herbívoros, adotamos um intervalo

de observação de um minuto por folha. Estimamos o índice de herbivoria foliar dos três tipos de folhas amostradas, seguindo as classes definidas por Dirzo & Dominguez (1995). Por essa classificação, os valores dos índices representam: (0) folhas em que não há evidências de herbivoria; (1) de 1 a 6% de área foliar removida por herbivoria; (2) de 7 a 12% de área foliar removida por herbivoria; (3) 13 a 25% de área foliar removida por herbivoria; (4) de 26 a 50% de área foliar removida por herbivoria e (5) mais de 50% da área da folha removida por herbivoria. Para cada uma das espécies, estimamos a herbivoria a partir da média dos valores do índice de herbivoria das 50 folhas.

Análise dos dados

Para testar se o tempo de permanência dos herbívoros na espécie *Clidemia* sp. difere em folhas com e sem secreção glandular, usamos como estatística de interesse a diferença entre as médias dos tempos de permanência de herbívoros sobre os discos foliares dos dois tratamentos. Já para testar se existia diferença entre a freqüência de permanência do herbívoro em cada um dos tratamentos usamos a diferença da soma dos valores de freqüência de permanência do herbívoro de cada um dos tratamentos. Para cada estatística, fizemos 5.000 permutações dos valores observados de tempo de permanência e de freqüência de fuga para gerar distribuições nulas. Por fim, dividimos o número de valores gerados pelas permutações que foram maiores ou iguais aos valores observados para as estatísticas calculadas, para determinar a probabilidade com que o valor obtido poderia ser encontrado em uma distribuição gerada ao acaso.

Para testar se a densidade de insetos presos nas folhas é maior em *Clidemia* sp. que em *Leandra* sp. e *Tibouchina* sp., usamos como estatística de interesse as diferenças entre as médias de densidade de insetos mortos sobre as folhas de *Clidemia* sp. e *Leandra* sp. e de *Clidemia* sp. e *Tibouchina* sp.. Em seguida, fizemos 5.000 permutações das diferenças entre as densidades médias de insetos mortos de *Clidemia* sp. e *Leandra* sp. e de *Clidemia* sp. e *Tibouchina* sp., para gerar distribuições nulas, nas quais não há diferença entre as médias. Finalmente, dividimos o número de valores que foram maiores ou iguais à diferença observada pelo número de permutações, para determinar a probabilidade com que o valor obtido poderia ser encontrado ao acaso. Para testar se existe diferença entre o índice de área foliar removida entre *Clidemia* sp. e *Leandra* sp. e *Clidemia* sp. e *Tibouchina* sp., utilizamos o mesmo procedimento de permutação, sendo a estatística

de interesse as diferenças entre as médias dos índices de herbivoria de *Clidemia* sp. e *Leandra* sp. e entre *Clidemia* sp. e *Tibouchina* sp..

RESULTADOS

Os herbívoros sobre os discos foliares experimentais de *Clidemia* sp. com secreção glandular tiveram um tempo médio de permanência sobre a superfície foliar 1,62 vezes maior do que nos discos foliares em que a secreção viscosa foi removida ($p < 0,01$; Figura 1). A maioria dos herbívoros (95%) ficaram aderidos à secreção viscosa presente no tratamento e apenas um indivíduo conseguiu escapar em um tempo inferior a cinco minutos. Em folhas cuja secreção viscosa foi removida apenas 30% dos herbívoros permaneceram sobre a superfície foliar. Assim a frequência de permanência dos cupins sobre discos com secreção viscosa é 14 vezes maior do que em discos cuja secreção foi removida ($p < 0,01$).

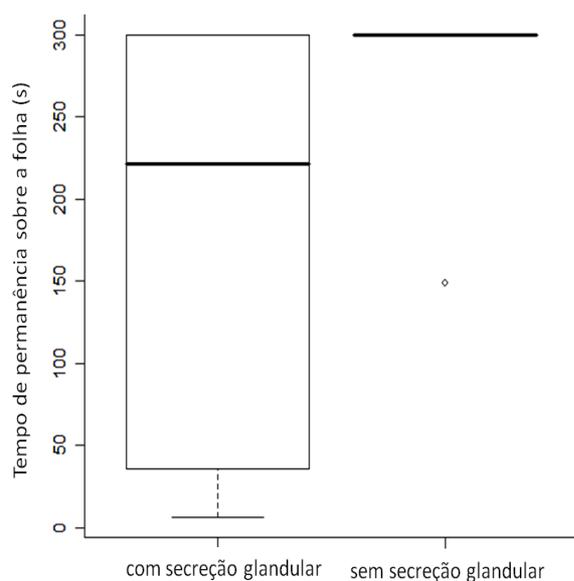


Figura 1. Tempo de permanência de cupins (modelo de inseto herbívoro) nas folhas de *Clidemia* sp. com secreção glandular e sem secreção glandular. O tempo máximo de observação para cada folha foi de 300 segundos (5 min). A linha central da caixa representa a mediana da distribuição. A caixa contém 50% dos dados, a barra vertical pontilhada representa o primeiro quartil e o ponto representa um valor extremo.

A densidade de insetos mortos encontrados na superfície adaxial das folhas de *Clidemia* sp. foi maior quando comparada às densidades de insetos encontrados nas folhas de *Leandra* sp. e de *Tibouchina* sp. ($p < 0,01$ para as duas comparações; Figura 2). O índice de herbivoria encontrado para *Clidemia* sp. foi menor quando comparado aos

índices de herbivoria de *Leandra* sp. e *Tibouchina* sp. ($p < 0,01$ para as duas comparações; Figura 3).

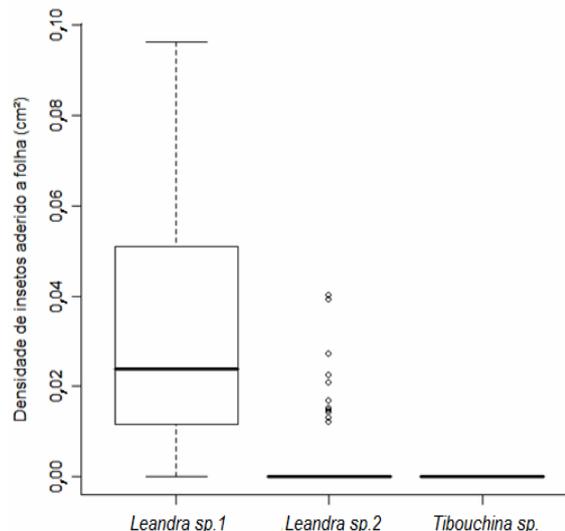


Figura 2. Densidade de insetos mortos encontrados na região adaxial das folhas de *Clidemia* sp. (com tricoma glandular), *Leandra* sp. (com tricoma não glandular) e *Tibouchina* sp. (sem tricomas). A linha central da caixa representa a mediana da distribuição. A caixa contém 50% dos dados, as barras verticais pontilhadas representam o primeiro e o terceiro quartis e os pontos representam valores extremos.

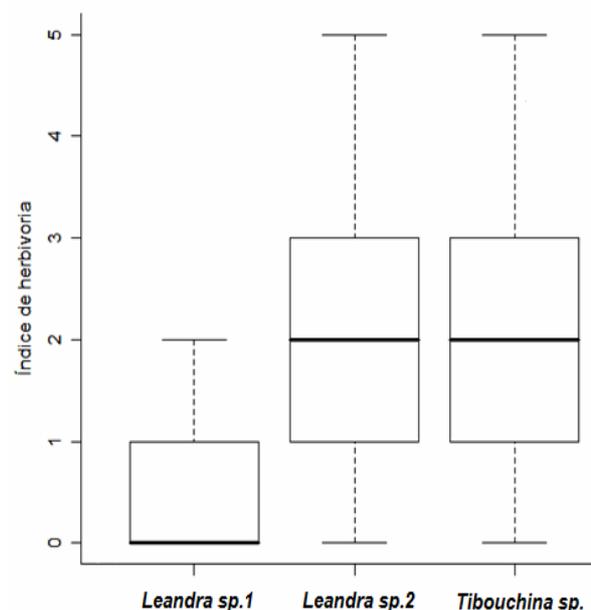


Figura 3. Índice de herbivoria para folhas de *Clidemia* sp. (com tricoma glandular), *Leandra* sp. (com tricoma não glandular) e *Tibouchina* sp. (sem tricomas). A linha central da caixa representa a mediana da distribuição. A caixa contém 50% dos dados e as barras verticais pontilhadas representam o limite superior e inferior.

DISCUSSÃO

Os tricomas glandulares presentes nas folhas de *Clidemia* sp. são uma defesa física eficiente desta planta contra insetos herbívoros. A capacidade de locomoção dos herbívoros se torna limitada em

superfícies foliares com tricomas glandulares. Segundo Schoonhoven *et al.* (2005), os tricomas não glandulares representam uma barreira estrutural contra herbívoros pequenos, dificultando o acesso à epiderme foliar, ou seja, os tricomas impedem o alcance do limbo foliar pelo o aparelho bucal dos herbívoros. Dessa forma, plantas com tricomas glandulares possuem dois tipos de defesa, a secreção da glândula e a defesa estrutural dos tricomas. As folhas sem tricomas não contam com defesa física nas folhas, e por isso são mais atingidas pela herbivoria. Nossos resultados demonstram uma tendência crescente nas estratégias de defesa da planta, indo da menos atacada por herbívoros, *Clidemia* sp., até a mais atacadas por herbívoros, *Tibouchina* sp. e *Leandra* sp..

Algumas espécies de predadores são beneficiadas pela defesa imposta pelos tricomas glandulares (Hulme & Benkman, 2002). O aprisionamento dos herbívoros na superfície foliar facilita a captura das presas e, portanto aumenta a remoção de herbívoros potenciais das superfícies das folhas por parte dos predadores. Algumas espécies de plantas com tricomas glandulares apresentam uma associação mutualística com aranhas da família Oxyopidae (Hulme & Benkman, 2002). Em *Clidemia* sp., observamos a presença de *Peucetia rubrolineata* (Oxyopidae). Portanto, há condições para o estabelecimento de uma relação de mutualismo entre ambas as espécies, no qual a aranha se beneficia da presença dos tricomas glandulares por aumentar sua eficiência de forrageamento, e a planta se aproveita da predação de herbívoros pelas aranhas, potencializando a eficiência da defesa física imposta pelos tricomas glandulares das folhas (Hulme & Benkman, 2002).

Uma questão a ser levantada em estudos futuros diz respeito à natureza da substância secretada pelas glândulas associadas aos tricomas foliares de *Clidemia* sp.. Alguns tricomas glandulares secretam compostos químicos nocivos, que repelem a atividade de herbívoros, ou seja, além do efeito de aprisionamento, a substância química pode também provocar a morte desses herbívoros (Strauss & Zangerl, 2002). A partir da identificação deste tipo de substância associada aos tricomas glandulares de *Clidemia* sp. poderíamos conhecer o seu efeito sobre diferentes herbívoros, elucidando mais ainda como se dá a defesa física contra a herbivoria imposta pelos tricomas glandulares.

REFERÊNCIAS

- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Editora Artmed, São Paulo.
- Daly, H.V.; J.T. Doyen & A.H. Purcell. 1998. *Introduction to insect biology and diversity*. Oxford University Press, Nova Iorque.
- Dirzo R. & C.A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in mesoamerican tropical dry forest, pp. 305-325. Em: *Seasonally dry tropical forest* (S.H. Bullock, A. Mooney & E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Howe, H.F. & L.C. Westley. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York.
- Hulme, P.E. & C.W. Benkman. 2002. Granivory, pp. 132-156. Em: *Plant-animal interactions: an evolutionary approach* (C.M. Herrera & O. Pellmyr, eds). Blackwell Science, Cornwall.
- Marques, O.A.V. & W. Duleba. 2004. *Estação ecológica da Juréia-Itatins: ambiente físico, fauna e flora*. Editora Holos, Ribeirão Preto.
- Pinto-Coelho, R.M. 2000. *Fundamentos em ecologia*. Artmed Editora, São Paulo.
- Raven, P.H.; R.F. Evert & S.E. Gichhorn. 2001. *Biologia vegetal*. Editora Guanabara Koogan, São Paulo.
- Romero, G.Q. & J. Vasconcellos-Neto. 2007. Interações bióticas entre plantas, herbívoros e aranhas, pp. 277-300. Em: *Ecologia e comportamento de aranhas* (M.O. Gonzaga, A.J. Santos & H.F. Japyassú, eds.). Editora Interciência, Rio de Janeiro.
- Schoonhoven, L.M., J.J.A. van Loon & M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*, pp. 29-44. Oxford University Press, Nova Iorque.
- Strauss, S.Y. & A.R. Zangerl. 2002. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems, pp. 107-130. Em: *Plant-animal interactions: an evolutionary approach* (C.M. Herrera & O. Pellmyr, eds). Blackwell Science, Cornwall.
- Turner, I.M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge.

Orientação: Glauco Machado & Marcelo N. R