



Folhas caras ou baratas? Estratégias de aquisição e uso de recursos de uma hemiepífita

Paula Lemos, Sheina Koffler, Marcos Samuel Macedo & Solimary García

RESUMO: *Monstera adansonii* é uma hemiepífita que emite folhas pequenas no sub-bosque e folhas grandes no sub-dossel. Devido à menor disponibilidade de luz nos estratos inferiores das florestas, o custo de produção das folhas no sub-bosque é maior que no sub-dossel. Assim, espera-se um maior investimento em massa foliar por área (MFA) nas folhas do sub-bosque quando comparadas com folhas do sub-dossel. Neste estudo, testamos a hipótese de que as folhas do sub-bosque teriam estratégia de aquisição e uso de recursos conservativa, com maior MFA, e as folhas do sub-dossel teriam estratégia aquisitiva, com menor MFA. Coletamos folhas basais e apicais de *M. adansonii* apoiadas em 23 forófitos. Encontramos maior MFA em folhas do ápice, refutando nossa hipótese. O padrão observado pode ser devido à alocação preferencial de recursos nas folhas apicais, priorizando o investimento na região da planta com maior atividade fotossintética.

PALAVRAS-CHAVE: atributos foliares, economia foliar, gradiente de luz, heteroblastia, massa foliar específica

INTRODUÇÃO

De forma geral, plantas possuem duas estratégias de aquisição e uso de recursos: a conservativa e a aquisitiva (Donovan *et al.*, 2011). Em locais com baixa disponibilidade de recursos, prevalece a estratégia conservativa, caracterizada por crescimento lento, proteção dos tecidos, órgãos de reserva, folhas de vida longa e com baixa concentração de nutrientes, baixa taxa fotossintética, baixa taxa de respiração e alto investimento em massa seca por área. Em locais com alta disponibilidade de recursos, prevalece a estratégia aquisitiva, caracterizada por crescimento rápido, folhas com tempo de vida curto, alta concentração de nutrientes, alta taxa fotossintética, alta taxa de respiração e baixo investimento em massa seca por área (Wright *et al.*, 2004; Donovan *et al.*, 2011). Sendo o investimento da planta o balanço entre o custo de produção de folhas e o benefício que uma folha fornece na forma de fixação de carbono, a estratégia conservativa possui retorno lento do investimento, enquanto a estratégia aquisitiva possui retorno rápido do investimento (Donovan *et al.*, 2011).

As estratégias conservativa e aquisitiva foram descritas para uma ampla gama de espécies de plantas e constituem padrões extremos do espectro de economia foliar (Wright *et al.*, 2004). O espectro de economia foliar relaciona valores dos seguintes atributos funcionais de uma planta, incluindo a

massa foliar por área, capacidade fotossintética, quantidade de nitrogênio por folha, quantidade de fósforo por folha, taxa de respiração noturna e tempo de vida da folha. Assim, cada combinação de valores dos atributos funcionais dentro do espectro de economia foliar permite avaliar o investimento de recursos nas folhas de uma planta e definir sua estratégia de aquisição e uso de recursos (Wright *et al.*, 2004).

Indivíduos de espécies hemiepífitas possuem as duas estratégias de aquisição e uso de recursos simultaneamente. Após germinarem no solo, os indivíduos crescem apoiando-se em outra planta (forófito) (Lüttge, 1997). No início do ciclo de vida, portanto, os indivíduos estão sujeitos à baixa intensidade luminosa característica do estrato próximo ao solo. Com o incremento em altura, os indivíduos crescem em direção ao sub-dossel, onde a disponibilidade de luz é maior (Lüttge, 1997). Considerando a diferença na disponibilidade de luz a que hemiepífitas estão sujeitas nos estratos de sub-bosque e sub-dossel, uma questão que merece ser investigada é se folhas de plantas hemiepífitas localizadas em estratos diferentes podem ter diferentes estratégias de aquisição e uso de recursos.

O objetivo deste trabalho foi testar a hipótese de que folhas basais de uma hemiepífita, localizadas no sub-bosque, teriam estratégia conservativa, enquanto

folhas apicais, localizadas no sub-dossel, teriam estratégia aquisitiva. Para testar essa hipótese, trabalhamos com a hemiepífita *Monstera adansonii* (Araceae), que apresenta heteroblastia, ou seja, folhas morfologicamente distintas em um mesmo indivíduo (Mayo *et al.*, 1997). As folhas de *M. adansonii* localizadas próximas ao solo são pequenas e possuem coloração mais escura que folhas localizadas no sub-dossel. O tamanho reduzido e a coloração escura provavelmente estão associados a um maior custo para a produção de folhas quando próximas ao solo, devido à menor disponibilidade de luz (Martin *et al.*, 2009). Quando atingem o sub-dossel, as folhas de *M. adansonii* são maiores, possuem fenestras e coloração mais clara. A maior disponibilidade de luz no sub-dossel possivelmente reduz o custo de produção de folhas (Martin *et al.*, 2009).

MATERIAL & MÉTODOS

Coleta de dados

Realizamos o estudo na Trilha do Fundão, no Núcleo Arpoador da Estação Ecológica Juréia-Itatins (EEJI), localizada no município de Peruíbe, no litoral sul do estado São Paulo. As fisionomias vegetais da EEJI compreendem basicamente florestas ombrófilas densas, restingas e dunas (Mamede *et al.*, 2004). Coletamos as folhas de *M. adansonii* em uma área de mata de encosta de floresta ombrófila densa. Para isso, selecionamos forófitos que possuíam indivíduos de *M. adansonii* associados.

Os indivíduos de *M. adansonii* selecionados deveriam ter folhas próximas ao solo e folhas com fenestras à altura do sub-dossel. Devido ao padrão de crescimento de *M. adansonii* sobre o forófito, não foi possível discriminar se as folhas de *M. adansonii* pertenciam ao mesmo indivíduo. Por esse motivo, nossa unidade amostral foi o forófito. Amostramos todos os forófitos encontrados durante 2 h, em uma faixa de 3 m de largura de cada lado da trilha. Nesse período, amostramos 23 forófitos, totalizando 46 amostras pareadas de folhas. Coletamos a primeira folha basal e a primeira folha apical que apresentasse fenestras. Sempre coletamos as folhas a partir do solo em direção ao sub-dossel e só amostramos folhas íntegras.

Massa foliar por área (MFA)

A MFA é a massa seca por unidade de área ($\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$), estimativa que permite inferir a taxa fotossintética da planta e seu investimento em folhas (Cornelissen *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004). Para testarmos a hipótese que as folhas da base possuem estratégia conservativa e que as folhas do ápice possuem

estratégia aquisitiva, utilizamos a MFA como variável operacional. Para obtenção da MFA, cortamos uma superfície de área padronizada (1 x 3 cm) de cada folha, evitando a nervura principal. Secamos as amostras por 1 h e pesamos o grupo de amostras da base e o grupo de amostras do ápice com precisão de duas casas decimais.

Análise de dados

Para testar a previsão de que a MFA de folhas do sub-bosque seria maior que a MFA de folhas do sub-dossel, nossa estatística de interesse foi a diferença entre a MFA das folhas da base e das folhas do ápice. Esperávamos que essa diferença fosse positiva. Para gerar um cenário nulo em que não existem diferenças de MFA entre as folhas da base e do ápice, agrupamos todas as 46 amostras, sorteamos dois grupos de 23 amostras, pesamos as amostras e calculamos a diferença entre os grupos. Repetimos esse processo de aleatorização 20 vezes, gerando uma distribuição da nossa estatística de interesse.

RESULTADOS

A soma da MFA das amostras de folhas próximas ao solo (MFAs) foi de $7,7 \text{ mg}/\text{mm}^2$. A soma da MFA das amostras de folhas do sub-dossel (MFAd) foi de $10,3 \text{ mg}/\text{mm}^2$. A diferença entre o valor de MFAs e MFAd foi de $-2,6 \text{ mg}/\text{mm}^2$. A diferença encontrada mostra que a MFA das folhas do sub-dossel é maior que a MFA das folhas do sub-bosque, contrariando nossa previsão. Com este resultado, rejeitamos a hipótese de que folhas de *M. adansonii* do sub-bosque teriam maior MFA do que folhas do sub-dossel.

DISCUSSÃO

No presente trabalho, refutamos a hipótese de que a estratégia de aquisição e uso de recursos em *M. adansonii* seria conservativa em folhas do sub-bosque e aquisitiva nas folhas do sub-dossel. O padrão de MFA observado é oposto ao inicialmente esperado e pode ser devido a uma estratégia de alocação preferencial de recursos em *M. adansonii* (Baraloto *et al.*, 2010). As folhas do sub-bosque devem ser usadas preferencialmente para o crescimento em altura, minimizando o sombreamento da planta, e para a produção de raízes, maximizando a captação de recursos do solo. As folhas do sub-dossel devem ser usadas preferencialmente para a construção de tecido fotossintético, devido à maior disponibilidade de luz no sub-dossel. Além de produzir uma maior área fotossintética, a planta deve investir mais em sustentação e estrutura, para sua manutenção no sub-dossel e na proteção contra herbívoros. Esse

maior investimento estrutural em folhas mais robustas (Hallik *et al.*, 2009; Baraloto *et al.*, 2010) e espessas, com células pequenas e de paredes grossas (Wright *et al.*, 2004), resultaria em maior MFA.

A alocação preferencial de recursos para as folhas do sub-dossel da planta também pode estar relacionada à reprodução em *M. adansonii*. Plantas da família Araceae investem muito em estruturas reprodutivas, que produzem calor para volatilizar substâncias que atraem seus polinizadores (Mayo *et al.*, 1997). Aparentemente, a alta demanda energética para reprodução é suprida pela fotossíntese realizada nas folhas do sub-dossel. Para isso, as folhas do sub-dossel demandam maior investimento para maximizar sua produção fotossintética e garantir o sucesso reprodutivo da planta.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos funcionários da Estação Ecológica da Juréia por todo apoio e atenção durante a execução do projeto, especialmente ao Dito pelas sábias palavras ditas em campo. Agradecemos à equipe organizadora do curso de campo 2011, principalmente ao Albino, Babi e Mathias. Agradecemos especialmente à Leda Lorenzo por sua orientação e pelos momentos de descontração.

REFERÊNCIAS

- Baraloto, C.; C.E.T. Paine; L. Pooter; D. Bonal; A. Domenach; B. Hérault; S. Patino; J. Roggy & J. Chave. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters*, 13:1338-1347.
- Cornelissen, J.H.C.; S. Lavorel; E. Garnier; S. Diaz; N. Buchman; D.E. Gurvich; P.B. Reich; H. Steege; H.D. Morgan, M.G.A. van der Heijden; J.G. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51:335-380.
- Donovan, L.A.; H. Maherali; C.M. Caruso; H. Huber & H. Kroon. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution*, 26:88-95.
- Hallik, L.; U. Niinemets & I.J. Wright. 2009. Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora? *New Phytologist*, 184:257-274.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Mamede, M.C.H.; I. Cordeiro; L. Rossi; M.M.R.F. Melo & R.J. Oliveira. 2004. Mata Atlântica, pp. 115-132. Em: *Estação Ecológica Juréia-Itatins – ambiente físico, flora e fauna* (O.V. Marques & W. Duleba, eds.). Editora Hollos, Ribeirão Preto.
- Martin, P.S.; F.M.D. Marquitti; R. Taminato & A.P. Aguiar. 2009. Para o alto e avante! Quanto mais próxima do dossel, maior a folha de *Monstera* sp. (Araceae). Em: *Livro do curso de campo Ecologia da Mata Atlântica* (G. Machado, A.A. Oliveira & P.I. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Mayo, S.J.; J. Bogner & P.C. Boyce. 1997. *The genera of Araceae*. Continental Printig, London.
- Wright I.J.; P.B. Reich; M. Westoby; D.D. Ackerly; Z. Baruch; F. Bongers; J. Cavender-Bares; T. Chapin; J.H.C. Cornelissen; M. Diemer; J. Flexas; E. Garnier; P.K. Groom; J. Gulias; K. Hikosaka; B.B. Lamont; T. Lee; W. Lee; C. Lusk; J. J. Midgley; M. Navas; J. Oleksyn; N. Osada; H. Poorter; P. Poot; L. Prior; V. I. Pyankov; C. Roumet; S.C. Thomas; M.G. Tjoelker; E. J. Veneklaas & R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428:821-827.

Orientação: Leda Lorenzo