



Cada herbívoro no seu galho? Competição interespecífica entre hemípteros fitófagos em *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae)

Sheina Koffler

RESUMO: A competição interespecífica pode ser um fator estruturador em diferentes comunidades. Nesse sentido, se a competição é de fato importante, a escolha de sítios de oviposição por insetos fitófagos, evitando plantas já ocupadas por outros herbívoros, maximizaria o sucesso da prole. Para testar essa hipótese, utilizei um sistema no qual duas espécies de hemípteros são encontradas, sendo um galhador e um membracídeo sugador. Amostrei o número de galhas e de massas de ovos de membracídeos em ramos de *Dalbergia ecastophyllum* e não encontrei um padrão de evitação de oviposição em ramos galhados. Concluo assim, que a competição interespecífica não é o fator determinante na organização da comunidade, sendo que a competição intraespecífica e a regulação das populações por outros níveis tróficos podem ser mais relevantes nesse sistema.

PALAVRAS-CHAVE: herbivoria, Hipótese do Vigor da Planta, insetos galhadores, membracídeos

INTRODUÇÃO

A competição interespecífica ocorre quando indivíduos de uma das espécies que interagem sofre redução em fecundidade, crescimento ou sobrevivência (Begon *et al.*, 2006). Esse processo pode resultar da exploração de um recurso ou por interferência no acesso a um recurso e é intensificado com o aumento da densidade, co-ocorrência espacial e similaridade ecológica entre as espécies competidoras (Begon *et al.*, 2006; Kaplan & Denno, 2007). Segundo a Teoria Clássica de Competição, duas espécies não podem ocupar o mesmo nicho ecológico e a coexistência só é possível quando há divergência no uso de recursos (Denno *et al.*, 1995). Embora a ocorrência de competição seja amplamente aceita, algumas evidências questionam sua importância como elemento fundamental na estruturação de comunidades e na regulação de populações (Kaplan & Denno, 2007).

Em particular para insetos fitófagos, o papel da competição interespecífica na organização de comunidades consiste em um debate longo e controverso (Denno *et al.*, 1995; Kaplan & Denno, 2007). O estudo realizado por Hairstorn *et al.* (1960) trouxe uma importante contribuição a esse debate, ao propor que devido à sua grande abundância, plantas não constituiriam um recurso limitante aos herbívoros e que a regulação das populações de herbívoros ocorreria pela ação de seus predadores ou parasitas (efeito *top-down*). Dessa forma, a competição entre herbívoros seria rara. Em uma

recente revisão sobre as interações entre insetos fitófagos, Kaplan & Denno (2007) mostraram que em 73% dos 333 trabalhos analisados havia indícios de interações interespecíficas, sendo 62% referentes à competição. Esses resultados contrariam a hipótese de Hairstorn ao atribuir a maior parte das interações à competição, porém, também indicam a importância de outros mecanismos na regulação das populações.

Em insetos fitófagos de baixa mobilidade, a competição foi demonstrada para galhadores, minadores, brocas, besouros folívoros e insetos sugadores (Santos & Fernandes, 2010). O estudo dessas sub-guildas e de suas possíveis interações pode trazer evidências sobre os fatores condicionantes da competição interespecífica (Kaplan & Denno, 2007). No caso de interações entre insetos indutores de galhas e outros consumidores de seiva, a competição pode ser assimétrica, com a dominância do galhador, por induzir um forte dreno metabólico na planta (Inbar *et al.*, 1995). Segundo a Hipótese do Vigor da Planta, herbívoros escolhem preferencialmente plantas mais vigorosas e a performance de sua prole é relacionada ao vigor da planta (Price, 1991 *apud* Santos & Fernandes, 2010). Assim, se a competição entre insetos fitófagos é importante, insetos escolheriam sítios de oviposição de forma a evitar a competição de sua prole com outros insetos (Kaplan & Denno, 2007). Logo, o investimento em reprodução deve ser um parâmetro útil no estudo de competição interespecífica entre insetos fitófagos.

A planta arbustiva *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae) é hospedeira de duas espécies de hemípteros fitófagos: um galhador (Psyllidae) e um sugador (Membracidae). Supondo que a planta seja um recurso limitante e que as duas espécies co-ocorram nos ramos de *D. ecastophyllum*, levantei a seguinte pergunta: a presença de galhas tem influência sobre a distribuição espacial de massas de ovos de membracídeos em *D. ecastophyllum*? A hipótese que testei nesse trabalho foi que fêmeas de membracídeos evitam colocar suas massas de ovos em ramos com alta infestação por galhas. Essa evitação deveria ocorrer pois a presença dos dois herbívoros em grande quantidade significaria dois fortes drenos metabólicos na planta, diminuindo a disponibilidade de recursos para os indivíduos das duas espécies. A partir dessa hipótese derivei duas previsões: 1) galhas e massas de ovos de membracídeos devem co-ocorrer em frequências menores que as esperadas pelo acaso, indicando que haveria evitação, e 2) a partir de um certo número de galhas, o número de massas de ovos de membracídeos deve ser sempre pequeno nos ramos.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo e descrição do sistema

Realizei o estudo na Praia do Guarauzinho, localizada no Núcleo Arpoador (24°17' 35"S; 47°00' 30"O) da Estação Ecológica Juréia-Itatins, no litoral sul do estado de São Paulo. Nesse ambiente, entre a região de dunas e de restinga, é encontrada uma grande extensão de arbustos de *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae) (Souza & Capellari Jr., 2004), planta hospedeira de hemípteros indutores de galhas (Psyllidae) e de hemípteros da espécie *Membracis foliata* (Membracidae). As duas espécies apresentam distribuição agregada em *D. ecastophyllum* (Aguiar *et al.*, 2009; observação pessoal).

Nessa planta, as galhas são induzidas na face abaxial das folhas e dentro dessas estruturas, as ninfas do galhador se desenvolvem, recebendo alimento e proteção da planta (Jolivet, 1998). Já os membracídeos, principalmente as ninfas, ocupam as porções próximas ao meristema apical dos ramos. Ao longo dos ramos, são encontradas massas brancas contendo ovos de membracídeos, sendo que podem ser encontradas isoladas ou em agrupamentos (observação pessoal).

Coleta de dados

Escolhi uma área com arbustos de *D. ecastophyllum* em que havia ocorrência de galhas e agrupamentos de membracídeos. Selecionei ramos entre 0,5 m e

1,5 m de altura em relação ao solo, a cada 20 cm ao longo de um transecto de 10 m. Para cada ramo, contabilizei o número de galhas presentes em todas as folhas e o número de massas de ovos de membracídeos. Não foi possível coletar em todos os pontos de amostragem, pois os arbustos não eram homogêneos e alguns pontos de amostragem selecionavam o mesmo ramo.

Análise estatística

A fim de testar se a co-ocorrência de galhas e massas de ovos é menor do que o esperado ao acaso montei uma matriz de presença e ausência para galhas e massas de ovos em cada ramo e calculei a soma de eventos de co-ocorrências. Para gerar um cenário nulo em que não há um fator influenciando a presença das massas de ovos, permutei aleatoriamente as presenças e ausências de massas de ovos entre os ramos e calculei a soma (10.000 permutações). Assim, gerei uma distribuição de frequências de somas de co-ocorrência, sob a hipótese nula. Para obter a frequência com que o resultado observado poderia ser obtido pelo cenário nulo, somei os valores menores ou iguais à soma observada e dividi pelo número total de aleatorizações.

A partir da inspeção visual dos dados, pude perceber que para um mesmo valor de número de galhas havia grande variação nas quantidades de massas de ovos, não seria possível realizar uma análise que prevê o ajuste de relações lineares. Porém, caso houvesse alguma relação entre o número de galhas e o número de massas de ovos, esperaria que, apesar da variação, para cada valor de número de galhas houvesse um valor máximo de massas de ovos de membracídeos. Assim, para testar se havia um padrão entre o número de massas de ovos (y) e o número de galhas (x) presentes em um mesmo ramo, verifiquei se os pontos obtidos obedeciam o intervalo máximo estabelecido por uma reta teórica de restrição de valores.

Estimei os coeficientes de uma reta definida arbitrariamente de forma a contemplar a maior parte dos pontos obtidos e descrevendo uma relação negativa entre as variáveis ($y = 30 - 1,5x$ para $x \leq 20$; $y=0$ para $x > 20$). Segundo essa reta, para um menor número de galhas haveria maior dispersão de pontos, e para um maior número de galhas haveria menor dispersão de pontos (Figura 1). A cada valor que ultrapassava o limite estabelecido, atribui o valor "1" e ao final, somei os valores atribuídos. Para gerar um cenário nulo em que as ocorrências de massas de ovos seriam distribuídas ao acaso, permutei os números de massas de ovos entre os ramos, atribui o valor "1" para cada valor que ultrapassava o limite estabelecido e calculei a soma

(10.000 permutações). Assim, gerei uma distribuição de frequências de somas de ocorrências além do limite sob a hipótese nula. Para obter a probabilidade de o resultado observado ser obtido pelo cenário nulo, somei os valores menores ou iguais à soma observada e dividi pelo número total de aleatorizações.

Por fim, realizei uma análise exploratória dos dados obtidos, a fim de buscar evidências de caráter qualitativo e descritivo dos resultados, sem, no entanto, testar os resultados estatisticamente. Para isso, dividi os dados em quartis referentes ao número de galhas. Para cada quartil, somei o número de eventos de presença de massas de ovos de membracídeos e calculei a proporção de eventos de presença sobre o total de eventos observados. Dessa forma, foi possível avaliar se o número de massas de ovos diferiu entre classes de infestação por galhas.

RESULTADOS

No total de ramos amostrados ($n=59$), observei 13 eventos (22%) de co-ocorrência de galhas e massas de ovos de membracídeos. Esse resultado pôde ser gerado por um cenário nulo em 89,63% das simulações, rejeitando a co-ocorrência entre galhas e massas de ovos por algum fator além do acaso. Assim, verifiquei que galhas e massas de ovos podem co-ocorrer nos mesmos ramos, não havendo indícios de evitação entre as espécies.

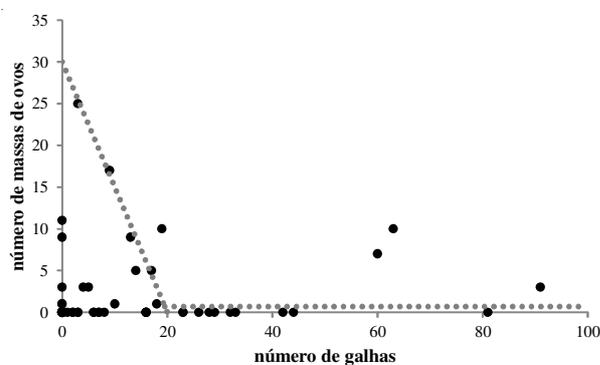


Figura 1. Relação entre o número de galhas e o número de massas de ovos de membracídeos para cada ramo de *D. ecastophyllum* amostrado ($n=59$). A linha pontilhada indica uma reta teórica que impõe um limite no número de ovos por ramos com um determinado número de galhas.

Muitos ramos amostrados apresentavam apenas galhas ou apenas massas de ovos de membracídeos (52,5%) (Figura 1). Em ramos cujas folhas possuíam entre zero a 20 galhas, observei grande variação no número de ovos de membracídeos, indicando que quando há co-ocorrência, pode haver variação no número de massas de ovos associados. A maioria dos pontos nesse intervalo estava abaixo do limite

estabelecido pela reta, porém seis pontos ultrapassavam o limite definido pela reta. Valores menores ou iguais a esse foram obtidos em 7444 das 10000 simulações do cenário nulo, sugerindo que o número de galhas não impõe um limite no número de massas de ovos de membracídeos.

A divisão do número de galhas em quartis gerou as seguintes classes: nenhuma galha ($n=23$), 1 a 7 galhas ($n=12$), 8 a 19 galhas ($n=12$) e 23 a 91 galhas ($n=12$). Para três quartis avaliados, obtive uma proporção média de presença de massas de ovos de 23,9% (Figura 2). No entanto, para o terceiro quartil (classe de 8 a 19 galhas), essa proporção foi de 58,3%, mostrando uma quantidade de presenças de massas de ovos de membracídeos maior que o dobro que observei para os outros quartis.

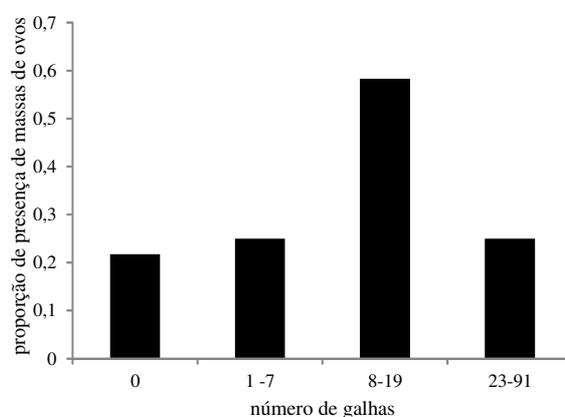


Figura 2. Proporção de presença de massas de ovos de membracídeos para cada quartil de número de galhas observado.

DISCUSSÃO

Encontrei ramos que continham massas de ovos de membracídeos e galhas, inclusive com os dois fitófagos em grandes quantidades. O padrão de co-ocorrência de galhas e massas de ovos de membracídeos pôde ser explicado pelo acaso e concluí que não há evitação entre galhas e membracídeos em ramos de *D. ecastophyllum*. Em sistemas de diferentes espécies de insetos galhadores em uma mesma planta, a co-ocorrência sem evidências de evitação também foi demonstrada (Inbar *et al.*, 1995; Santos & Fernandes, 2010), o que indica que esse padrão pode ser comum para espécies que consomem seiva de plantas.

A relação entre o número de galhas e número de massas de ovos de membracídeos não obedeceu à reta teórica que estabelecia os limites máximos de uma relação negativa estimada. Dessa forma, não obtive evidências que apoiem a ocorrência de competição interespecífica no sistema estudado. Isso é

contrastante com evidências de outros estudos, em que se sugere que a competição interespecífica ocorre mais frequentemente para a ordem Hemiptera do que para os demais insetos (Denno *et al.*, 1995). A partir dessa evidência, sugiro que os arbustos de *D. ecastophyllum* não constituam um recurso limitante para os fitófagos que estudei, o que explicaria a ausência de competição. Assim, outros fatores além da competição devem atuar na regulação dessas populações. Kaplan & Denno (2007) sugerem que a competição intraespecífica teria um papel mais importante do que a competição interespecífica nas relações de herbivoria em insetos. Dado que indivíduos de ambas as espécies ocorrem em agregados coespecíficos, esse é um cenário bastante plausível.

Ainda é possível que o fator determinante na distribuição e abundância das espécies associadas a *D. ecastophyllum* seja dependente das características intrínsecas de cada espécie e que diferentes fatores estejam mediando a coexistência. No caso das galhas, o controle pode ser exercido pela interação com a planta hospedeira, que pode apresentar uma resposta de hipersensibilidade ao inseto galhador, o que é considerado o maior fator de mortalidade para esses fitófagos (Santos & Fernandes, 2010). Já para os membracídeos, efeitos *top-down* podem ser mais importantes na regulação das populações, como predadores (aranhas e moscas) e parasitóides (Del-Claro & Oliveira, 2000). Essas possibilidades confirmariam a hipótese proposta por Hairstorn *et al.* (1960), de que interações partindo de outros níveis tróficos seriam mais importantes que a competição interespecífica na dinâmica de populações de herbívoros.

Foi observado que em interações de diferentes espécies de insetos galhadores, há uma tendência para a oviposição de diferentes espécies na mesma planta, sugerindo a ocorrência de facilitação entre as espécies (Santos & Fernandes, 2010). Embora não tenha sido testado, pode haver uma tendência semelhante no sistema composto por *D. ecastophyllum*, galhas e membracídeos. Essa ocorrência conjunta seria uma possível explicação para o aumento da presença de massas de ovos de membracídeos no intervalo de 8 a 19 galhas, quando comparado com os outros intervalos, indicando um grau de infestação por galhas favorável ao estabelecimento dos membracídeos. Dessa forma, até esse intervalo de infestação de galhas, seria encontrada uma relação direta e positiva entre a abundância de galhas e massas de ovos de membracídeos. Após esse intervalo, a relação entre os organismos seria negativa. Porém, esse aumento de massas de ovos também poderia indicar uma

condição ótima da planta, que poderia ser percebida por esses organismos e seria favorável tanto à infestação por galhas, quanto ao estabelecimento de membracídeos.

Embora não tenha observado evidência de competição entre as espécies de fitófagos associadas a *D. ecastophyllum*, os resultados que obtive apontam para a possibilidade de que outros mecanismos sejam mais importantes na regulação dessas populações. Estudos futuros podem abordar as interações particulares entre a planta e cada espécie de inseto, a fim de verificar a possibilidade de partição de recursos dentro da mesma planta. Outra questão refere-se à investigação da possibilidade de facilitação entre as espécies de fitófagos. Como os dois tipos de insetos constituem drenos na planta, poderiam desviar a alocação de recursos na planta de forma favorável para o estabelecimento e o desenvolvimento dos indivíduos de ambas as espécies.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Glauco, pelos inúmeros aprendizados durante o Curso de Campo, pela contribuição na elaboração desse projeto e pela alta “amigância”. Agradeço também a todos os professores do curso, em especial ao Paulo Inácio, pela grande contribuição na elaboração desse manuscrito e pelas instigantes discussões. Agradeço à Babi e ao Mathias, nossos ótimos monitores, e aos revisores, Mathias e Murilo, pelas importantes considerações na revisão desse trabalho. Por fim, agradeço e dedico esse trabalho aos queridos amigos que fiz e aos momentos especiais que tivemos.

REFERÊNCIAS

- Aguiar, A.P.; M.T. Cerezini; C. Cassano & R.S. Bovendorp. 2009. A competição por sítios de oviposição pode determinar o padrão de distribuição de galhas entre folhas do marmeleiro *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae)? Em: *Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica”* (G. Machado, A.A. Oliveira & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Del-Claro, K. & P.S. Oliveira. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia*, 124:156-165.

- Denno, R.F.; M.S. McClure & J.R. Ott. 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology*, 40:297-331.
- Hairston, N.G.; F.E. Smith & L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 94:421-425.
- Inbar, M.; A. Eshel & D. Wool. 1995. Interspecific competition among phloem-feeding insects mediated by induced host-plant sinks. *Ecology*, 76:1506-1515.
- Jolivet, P. 1998. *Interrelationship between insects and plants*. CRC Press, Boca Raton.
- Kaplan, I. & R.F. Denno. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters*, 10: 977-994.
- Santos, J.C. & G.W. Fernandes. 2010. Interactions of gall-forming species at different plant spatial scales. *Arthropod-Plant Interactions*, 4:247-255.
- 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.