



Seleção de sítios de oviposição por um inseto sugador em resposta à herbivoria e à idade da planta hospedeira

Amanda Prado

RESUMO: Seleção de habitat é a escolha de locais apropriados para crescimento, sobrevivência e reprodução. Na seleção de sítios para oviposição, fêmeas devem considerar a qualidade do local onde os imaturos se desenvolverão, principalmente se eles forem pouco móveis. Ninfas de *Membracis* sp. (Membracidae) possuem mobilidade reduzida e se alimentam da seiva de *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae). O objetivo deste estudo foi testar se o número de desovas está relacionado à quantidade de folhas novas e ao índice de herbivoria dos ramos. Não há relação entre número de desovas e a quantidade de folhas novas ou o índice de herbivoria dos ramos. Outros fatores, que não a qualidade do ramo, podem influenciar a escolha dos ramos de oviposição por *Membracis*, tais como a incapacidade das fêmeas detectarem o grau de herbivoria das folhas ou as estratégias que minimizem as chances de predação das ninfas.

PALAVRAS-CHAVE: cuidado parental, *Dalbergia*, Membracidae, seleção de habitat

INTRODUÇÃO

Indivíduos de várias espécies de animais selecionam ativamente habitats específicos que favoreçam seu crescimento, sobrevivência e reprodução (Krebs & Davies, 1996; Rosenzweig, 1981). A seleção de sítios de oviposição é um componente especialmente importante da seleção de habitat, pois tem implicações diretas tanto na aptidão dos parentais quanto da prole (Roff, 1992; Krebs, 1994). Nas espécies em que os juvenis são sésseis ou possuem pouca mobilidade, por exemplo, os indivíduos que eclodem do ovo estão diretamente expostos às condições bióticas e abióticas do local em que nasceram. Nessas espécies, a seleção de sítios de oviposição adequados para o desenvolvimento e sobrevivência dos imaturos é particularmente importante (Resh & Cardé, 2003), pois determina a disponibilidade local de recursos, as condições microclimáticas e a presença ou abundância de competidores e predadores (Romero & Vasconcellos-Neto, 2005; Osses *et al.*, 2008).

Entre insetos herbívoros, a seleção de sítios de oviposição tem implicações diretas sobre a quantidade e qualidade dos recursos alimentares que são consumidos pela prole (Resh & Cardé, 2003). Para sugadores de seiva, que se alimentam de um recurso alimentar rico em açúcar, porém pobre em nitrogênio (Herrera & Pellmyr, 2002), a seleção de um sítio de oviposição inadequado pode condenar toda a prole à inanição. Portanto, seria esperado que as fêmeas apresentassem mecanismos eficientes de reconhecimento de sítios apropriados

para oviposição. Dado que o nitrogênio pode ser realocado dentro da planta para as regiões que apresentam maiores taxas de crescimento (Crawley, 1986), ramos jovens com muitas folhas em expansão devem representar os melhores locais para o desenvolvimento da prole de herbívoros sugadores.

Um bom modelo para investigar a seleção de sítios de oviposição por insetos sugadores é *Membracis* sp. (Hemiptera: Membracidae), cujos indivíduos se alimentam de *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae) (Koffler, 2011), uma planta arbustiva típica de restinga (Souza & Capellari Jr., 2004). Os adultos de *Membracis* sp. são comumente encontrados no ápice dos ramos de *D. ecastophyllum*, onde realizam atividades de alimentação, acasalamento e oviposição. Assim como muitas espécies de membracídeos (Resh & Cardé, 2003), as ninfas de *Membracis* sp. possuem mobilidade mais reduzida que os adultos (obs. pess.). Assim como os adultos, entretanto, as ninfas alimentam-se da seiva elaborada no ápice dos ramos e, por estarem em desenvolvimento, necessitam de grande quantidade de nitrogênio. Portanto, a idade das folhas dos ramos que as fêmeas escolhem para ovipositar deve ter influência no crescimento e sobrevivência da prole.

Outro fator que pode influenciar a seleção de ramos para oviposição por fêmeas de *Membracis* sp. é o nível de herbivoria das folhas. A herbivoria de plantas que crescem em solo pobre, como é o caso de *D. ecastophyllum*, pode estimular a planta a produ-

zir defesas à base de carbono que tornam as folhas e caules mais resistentes aos herbívoros (Gurevitch *et al.*, 2006; Wu & Baldwin, 2010). Essas estruturas mais duras podem impedir o acesso das ninfas aos recursos alimentares disponíveis no ramo, prejudicando a sobrevivência e desenvolvimento das ninfas, que possuem partes bucais menores e mais frágeis que os adultos. Dessa forma, também é importante que as fêmeas consigam identificar ramos que possuem alto grau de herbivoria e que evitem ovipositar sobre eles.

O objetivo deste trabalho foi testar duas hipóteses sobre a seleção de sítios de oviposição em *Membracis* sp.: (1) fêmeas desovam preferencialmente em ramos que possuem mais folhas jovens de *D. ecastophyllum*, já que esses ramos potencialmente possuem maior quantidade de nitrogênio, necessário ao desenvolvimento das ninfas; (2) fêmeas desovam preferencialmente em ramos que possuem menos herbivoria, já que estes ramos devem conter menos compostos de defesa produzidos por *D. ecastophyllum* em resposta à herbivoria.

MATERIAL & MÉTODOS

Coleta de dados

Realizei o estudo em uma área de restinga na praia da Barra do Una, município de Peruíbe, litoral sul do estado de São Paulo. No local, *D. ecastophyllum* forma grandes manchas ao longo da praia (Couto & Cordeiro, 2005). Para amostrar ramos com desovas, delimito um transecto ao longo de manchas de *D. ecastophyllum* e, a cada 0,5 m, procurei pelo ramo com desova mais próximo à linha. Contei o número de desovas em cada ramo e coletei os 40 cm apicais para, posteriormente, contar o número de folhas novas presentes neste segmento de ramo e também para calcular o índice de herbivoria das suas folhas. Os ramos amostrados poderiam estar ou não completamente lignificados e não foi levada em consideração a face da moita em que estavam. No total, amostréi 29 ramos com desovas.

Considereei como folhas novas aquelas que estavam dispostas mais próximas ao ápice do ramo e que possuíam coloração evidentemente mais clara do que as demais. Caso surgisse alguma dúvida com relação à coloração para classificação da folha como nova ou velha, considereei folhas novas aquelas que, ao serem dobradas, não quebravam. Por fim, calculei o índice de herbivoria (IH) do ramo utilizando todas as folhas, novas ou velhas. Para isso, usei o método proposto por Dirzo & Dominguez (1995), que permite a análise de grande quantidade de folhas em pouco tempo. Classifiquei visualmente

todas as folhas de cada ramo em seis categorias (Tabela 1). Calculei o IH de cada ramo a partir da média dos valores das categorias para as folhas amostradas.

Tabela 1. Categorias utilizadas para calcular o índice de herbivoria de Dirzo & Domínguez (1995).

Categoria	% de área foliar consumida
0	0
1	0,1 - 6,0
2	6,1 - 12,0
3	12,1 - 25,0
4	25,1 - 50,0
5	> 50,0

Análise estatística

Para testar se há relação entre o número de folhas novas e o número de desovas presentes em cada ramo, utilizei como estatística de interesse o coeficiente angular (a) da regressão linear simples entre as variáveis. Para simular um cenário nulo, no qual as fêmeas desovam ao acaso nos ramos, aleatorizei 5.000 vezes o número de folhas novas dos ramos mantendo fixo o número de desovas. A seguir, calculei a frequência com que valores iguais ou maiores ao encontrado na estatística de interesse foram encontrados no cenário nulo. Para testar se há relação entre o IH e o número de desovas em cada ramo, repeti o processo descrito acima, porém aleatorizando o IH de cada ramo, mantendo fixo o número de desovas. Por fim, calculei a frequência com que valores iguais ou menores ao encontrado na estatística de interesse foram encontrados no cenário nulo. Minhas previsões eram que haveria maior número de desovas de *Membracis* sp. em ramos de *D. ecastophyllum* que possuíssem maior número de folhas novas e menor IH.

RESULTADOS

Nos 29 ramos de *D. ecastophyllum* analisados, encontrei entre duas e 20 desovas de *Membracis* sp.. Esses ramos possuíam de duas a 59 folhas novas e o IH variou entre 0,88 e 3,62. Não houve relação entre o número de desovas e o número de folhas novas nos ramos ($a = 0,08$; $p = 0,11$; Figura 1). Entretanto, esse resultado foi fortemente influenciado por um único ramo que possuía elevado número de folhas novas, mas não possuía muitas desovas (Figura 1). Em uma segunda análise, retirei esse ponto das análises estatísticas e encontrei uma relação positiva entre o número de folhas novas e o número de desovas nos ramos ($a = 0,16$; $p = 0,02$; Figura 1). De forma semelhante, não houve relação

entre o número de desovas e o IH dos ramos ($a = 0,24$; $p = 0,59$; Figura 2).

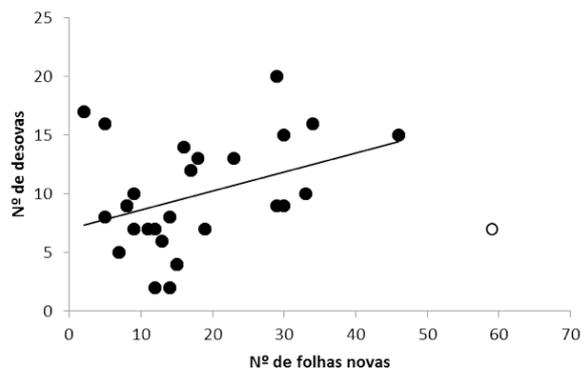


Figura 1. Número de desovas de *Membracis* sp. em função do número de folhas novas em ramos de *Dalbergia ecastophyllum*. O ponto sem preenchimento foi removido em uma segunda análise. A reta representa o ajuste da regressão desconsiderando o ponto sem preenchimento ($R^2 = 0,13$).

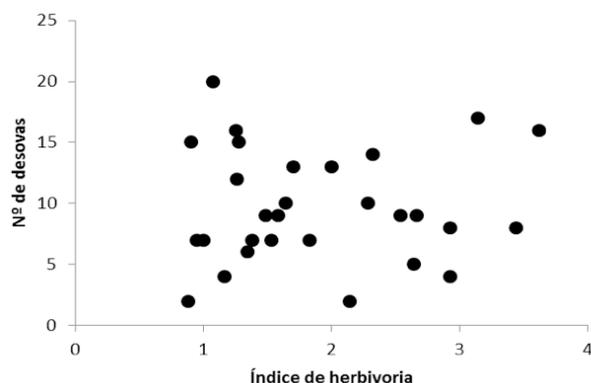


Figura 2. Número de desovas de *Membracis* sp. em função do índice de herbivoria dos ramos de *Dalbergia ecastophyllum*.

DISCUSSÃO

De acordo com minhas hipóteses, esperava que ramos de *D. ecastophyllum* que possuíssem mais folhas novas e menor nível de herbivoria foliar apresentassem maior número de desovas de *Membracis* sp.. Tal resultado evidenciaria que as fêmeas escolhem ovipor em ramos com maior disponibilidade de nitrogênio e menor quantidade de defesas contra herbivoria. Entretanto, os resultados obtidos mostram que as fêmeas não escolhem o sítio de oviposição de acordo com o nível de herbivoria das folhas do ramo e que a influência do número de folhas novas, se existente, é fraca e condicionada à exclusão de um dos ramos amostrados (Figura 1).

Duas interpretações possíveis emergem a partir dos resultados sobre a relação entre o número de desovas e a quantidade de folhas novas nos ramos. A primeira é que realmente não há relação entre as variáveis, ou seja, as fêmeas escolhem seus sítios de oviposição sem levar em consideração a idade

das folhas. A segunda é que a relação existe, mas, por algum motivo, as fêmeas de *Membracis* sp. não conseguiram encontrar o ramo com muitas folhas novas, apesar dele ser um sítio de oviposição aparentemente melhor. Observações de campo indicam que a face das moitas de *D. ecastophyllum* voltada para o mar tende a possuir quantidades menores de desovas em relação à face oposta (obs. pess.). Se realmente há uma preferência das fêmeas por ramos da face oposta, uma possível explicação para o baixo número de desovas encontradas no ramo excluído das análises seria o fato dele estar na face da moita voltada para o mar. Estudos futuros que analisem o número de oviposições em relação à face da moita podem trazer informações sobre fatores ambientais que podem influenciar a escolha das fêmeas.

A explicação mais parcimoniosa para a ausência de relação entre o índice de herbivoria e o número de desovas do ramo é que as fêmeas de *Membracis* sp. são incapazes de identificar o nível de herbivoria das folhas dos ramos onde elas ovipositam. Além disso, apesar de defesas induzidas por herbivoria terem sido encontradas em outras espécies da família Fabaceae (Gurevitch *et al.*, 2006), pode ser que, em *D. ecastophyllum*, a herbivoria não seja capaz de induzir a produção de compostos de defesa. Ainda que indivíduos de *D. ecastophyllum* sejam capazes de produzir defesas em resposta à herbivoria, a maior esclerificação das folhas resultante dessas defesas pode não afetar as ninfas, que sugam principalmente o caule. Dessa forma, o nível de herbivoria das folhas de um ramo não seria um aspecto importante a ser avaliado pelas fêmeas para escolha dos sítios de oviposição.

Por fim, a preferência das fêmeas de *Membracis* sp. por ovipositar em determinados ramos de *D. ecastophyllum* pode estar mais relacionada a uma estratégia para evitar a predação dos imaturos do que à qualidade do ramo escolhido. Sabe-se que ninfas de membracídeos possuem baixa mobilidade (Resh & Cardé, 2003) e, portanto, podem ser alvo de intensa predação. É sabido também que ninfas de membracídeos são gregárias (Grimaldi & Engels, 2005) e que a formação de grupos em animais é uma estratégia de evitar a exposição a predadores (Krebs & Davies, 1996). Sendo assim, fêmeas de *Membracis* sp. podem depositar seus ovos sobre determinados ramos não devido à qualidade intrínseca do alimento, mas sim para que suas ninfas, ao nascerem, formem agregados grandes que minimizem o risco individual de predação. Um ponto a favor dessa hipótese é que a mediana do número de desovas por ramo foi nove e que nenhum dos ramos amostrados continha uma única

desova. Dessa forma, o que estaria influenciando a escolha de ramos de oviposição por fêmeas de *Membracis* sp. seria a presença de outras desovas no ramo e não a quantidade de folhas novas ou o nível de herbivoria das folhas do ramo.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Carol e à Catalina pela ajuda nas coletas de dados, ao Paulo Inácio pela ajuda nas análises estatísticas, ao Glauco e à Adriana pelas críticas e sugestões para melhora do manuscrito e aos colegas de curso, incluindo professores e monitores, pelos momentos de risadas, diversão e discussões instrutivas e frutíferas.

REFERÊNCIAS

- Couto, O.S. & R.M.S. Cordeiro. 2005. *Manual de espécies vegetais do estado de São Paulo*. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.
- Crawley, M.J. 1986. *Plant ecology*. Editora Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Dirzo, R. & C. Domingues. 1995. Plant-animal interaction in Mesoamerican tropical dry forest. Em: *Seasonally dry tropical forests* (S.H. Bullock; H.A. Mooney & E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Grimaldi, D. & M.S. Engel. 2005. *Evolution of the insects*. New York: Cambridge University Press.
- Gurevitch, J.; S.M. Scheiner & G.A. Fox. 2006. *The ecology of plants*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Herrera, C.M. & O. Pellmyr. 2002. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Cornwall.
- Krebs, C.J. 1994. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Addison-Wesley Educational Publishers, California.
- Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1996. *Introdução à ecologia comportamental*. Atheneu, São Paulo.
- Koffler, S. 2011. Cada herbívoro no seu galho? Competição interespecífica entre hemípteros fitófagos em *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae). Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Osses, F.; E.G. Martins & G. Machado. 2008. Oviposition site selection by the bromeliad dweller harvestman *Bourguyia hamata* (Arachnida: Opiliones). *Journal of Ethology*, 26:233-241.
- Resh, V.H. & R.T. Cardé. 2003. *Encyclopedia of insects*. Academic Press, Hong Kong.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman & Hall, New York.
- Romero, G.Q. & J. Vasconcellos-Neto. 2005. The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). *Journal of Animal Ecology*, 74:12-22.
- Rosenzweig, M. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology*, 62:327-335.
- Schoonhoven, L.M.; J.J.A. Van Loon & M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*. Oxford University Press, New York.
- 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.
- Wu, J. & I.T. Baldwin. 2010. New insights into plant responses to the attack from insect herbivores. *Annual Review of Genetics*, 44:1–24.