



Como uma planta de ciclo de vida curto aloca recursos para reprodução em resposta à herbivoria?

Bruno Sano, Diana Bertuol Garcia, Lucas Marino Vivot & Rafael dos Santos Henrique

RESUMO: A alocação de recursos para reprodução em plantas pode ser limitada pela herbivoria. Alternativamente, plantas anuais podem direcionar mais recursos para a reprodução quando enfrentam forte herbivoria, assegurando sua reprodução no curto período de vida que possuem. Investigamos o efeito da herbivoria na alocação de recursos para reprodução em uma planta com ciclo de vida curto. Medimos a porcentagem de área foliar consumida por herbívoros e estimamos a alocação de recursos para reprodução pela razão entre a massa das partes reprodutivas e vegetativas de *Pothomorphe umbellata* (Piperaceae). A razão entre massas reprodutiva e vegetativa foi independente da porcentagem de herbivoria. O custo da produção de folhas provavelmente é baixo em *P. umbellata*, que é uma pioneira que vive em ambientes com alta disponibilidade de recursos. Nessas condições, o recurso perdido pela herbivoria não seria importante o suficiente para alterar o investimento reprodutivo.

PALAVRAS-CHAVE: investimento reprodutivo, pioneira, Piperaceae, *Pothomorphe umbellata*.

INTRODUÇÃO

Os organismos possuem uma quantidade limitada de energia que deve ser alocada para diferentes estruturas e funções ao longo da vida, como reprodução, desenvolvimento e defesa (Cody, 1966 apud Karlsson & Méndez, 2005). A alocação diferencial desses recursos energéticos limitados entre as estruturas e funções de um indivíduo ocorre de forma a maximizar o sucesso reprodutivo (Fenner & Thompson, 2005). Para maximizar esse sucesso, os indivíduos podem alterar a alocação de recursos entre funções ou estruturas ao longo da vida, de acordo com mudanças nas condições ambientais ou na disponibilidade de recursos. O total de recursos alocados para a reprodução é definido como o investimento reprodutivo de um indivíduo. Em plantas, esse investimento é composto pelos recursos alocados para produção e manutenção de flores, frutos e sementes (Karlsson & Méndez, 2005).

Em resposta a mudanças em fatores abióticos e bióticos, as plantas podem alterar seu investimento reprodutivo como uma estratégia para maximizar sua sobrevivência e de sua prole (Lehtila & Larsson, 2005). Dependendo das mudanças nos fatores abióticos, como luz e disponibilidade de água, as plantas podem gerar diferentes respostas em relação à alocação de recursos. Quando há uma diminuição na quantidade de luz disponível, por exemplo, muitas plantas diminuem seu investimento reprodutivo, enquanto a resposta à seca é mais variável entre espécies (Chiariello & Gulmon, 1991 apud Karlsson & Méndez, 2005). A herbivoria

é um dos fatores bióticos que pode alterar a alocação de recursos entre investimento reprodutivo e vegetativo, pois a área foliar é reduzida, diminuindo a taxa fotossintética e, conseqüentemente, a quantidade de energia disponível. Sob pressão de herbivoria, poderia haver mais vantagem em direcionar recursos limitados para estruturas de defesa, diminuindo a proporção de recursos destinados à reprodução (Fenner & Thompson, 2005).

Plantas perenes e anuais podem responder de forma diferente aos fatores ambientais em relação ao investimento reprodutivo (Karlsson & Méndez, 2005). Plantas perenes possuem diversos eventos reprodutivos ao longo da vida e devem investir mais recursos em mecanismos que podem aumentar sua habilidade competitiva. Quando enfrentam limitação de recursos, essas plantas tendem a diminuir o investimento reprodutivo (Chiariello & Gulmon, 1991 apud Karlsson & Méndez, 2005), pois podem reservar recursos para o próximo ciclo reprodutivo. Similarmente, em resposta a pressões do ambiente que diminuem a quantidade de energia, como a herbivoria, seria esperado que essas plantas diminuíssem o investimento reprodutivo. Por outro lado, plantas anuais possuem apenas um evento reprodutivo ao longo da vida e, por isso, não reservam recursos para reprodução futura (Karlsson & Méndez, 2005). Quando enfrentam limitação de recursos, plantas anuais geralmente aumentam a proporção de recursos direcionados para o investimento reprodutivo, de maneira a

assegurar sua reprodução no curto período de vida que possuem (Hirose et al., 2005). Assim, plantas anuais poderiam aumentar o investimento reprodutivo em resposta à herbivoria, ao contrário do que seria esperado para plantas perenes.

Considerando que diferentes respostas para o efeito da herbivoria sobre o investimento reprodutivo podem ocorrer em plantas (Whitham et al., 1991) e que a herbivoria diminui a área foliar, diminuindo assim a quantidade de energia disponível para a planta, o objetivo do nosso trabalho foi investigar o efeito da herbivoria na alocação de recursos para reprodução em *Pothomorphe umbellata* (Piperaceae), uma planta com ciclo de vida curto e que possui poucos eventos reprodutivos. Dado que essa espécie possui ciclo de vida curto, elaboramos uma hipótese (H_1) de que a herbivoria estimula um aumento no investimento reprodutivo, como seria esperado para plantas anuais. Contudo, por não estar restrita a um único evento reprodutivo, essa espécie poderia apresentar resposta semelhante às plantas perenes e, sob herbivoria, poderia investir menos em reprodução. Assim, elaboramos uma hipótese concorrente (H_2) de que o aumento da herbivoria limita o investimento reprodutivo em *P. umbellata*.

MATERIAL & MÉTODOS

COLETA DE DADOS

Realizamos o estudo em uma área de Mata Atlântica, na estrada de acesso à Reserva de Desenvolvimento Sustentável da Barra do Una, no município de Peruíbe, litoral sul do estado de São Paulo. Para avaliarmos como a herbivoria influencia o investimento reprodutivo, usamos indivíduos da espécie arbustiva *Pothomorphe umbellata* (Piperaceae) como modelo de estudo. Coletamos sistematicamente, ao longo de 200 m da estrada, os primeiros 20 indivíduos íntegros de *P. umbellata* que estavam com infrutescências. No laboratório, separamos as estruturas reprodutivas (infrutescências) e as estruturas vegetativas (pecíolos e limbos foliares) de cada indivíduo.

HERBIVORIA

Usamos a porcentagem de área foliar consumida por herbívoros como índice de herbivoria (IH). Para isso, tiramos uma foto escalonada em fundo branco de cada folha de um indivíduo e usamos o programa Image J (Rasband, 2014) para analisar as imagens. Usamos o perímetro da folha para calcular a área total de cada folha. Para calcular a área consumida por herbívoros, usamos a ferramenta de contraste do mesmo programa, que calcula a soma das áreas

em branco, ou seja, as áreas faltantes da folha. Somamos a área foliar de todas as folhas de cada indivíduo para obter sua área foliar total. Em seguida, somamos a área consumida por herbívoros de cada folha e obtivemos a área total consumida por herbívoros do indivíduo. Para obter o índice de herbivoria (IH) de cada indivíduo, dividimos a área total consumida por herbívoros pela área foliar total do indivíduo.

INVESTIMENTO REPRODUTIVO

Calculamos o investimento reprodutivo a partir da razão entre as massas de estruturas reprodutivas e vegetativas de cada indivíduo. Para cálculo da massa vegetativa, removemos todas as folhas da planta e separamos todos os limbos foliares dos seus respectivos pecíolos. Para cada indivíduo, pesamos todos os pecíolos para obter a massa dos pecíolos do indivíduo em uma balança de precisão 0,01 g. Sorteamos três folhas de cada indivíduo e, de cada uma delas, removemos um quadrado de 1 cm² de área foliar íntegra, ou seja, sem marcas de herbivoria. Pesamos esses quadrados em uma balança de precisão 0,001 g e calculamos a massa média de 1 cm² de área foliar por indivíduo. Multiplicamos esse valor pela área foliar total dos indivíduos e obtivemos a massa de todas as folhas de um indivíduo. A massa vegetativa total de cada indivíduo foi a soma da massa dos pecíolos com a massa das folhas. Para calcular a massa reprodutiva total de cada indivíduo, pesamos a massa de todas as infrutescências. Calculamos o investimento reprodutivo (IR) de cada indivíduo a partir da razão entre a massa reprodutiva total e a massa vegetativa total.

ANÁLISE DE DADOS

Utilizamos uma regressão linear para testar a relação entre a razão das massas reprodutiva e vegetativa e a porcentagem de área foliar consumida por herbivoria (IH). Se nossa H_1 for verdadeira, a razão das massas reprodutiva e vegetativa aumentará com o incremento da proporção de área foliar consumida por herbívoros. Por outro lado, se nossa H_2 for verdadeira, haverá uma diminuição na razão das massas reprodutiva e vegetativa com o aumento da proporção de área foliar consumida por herbívoros. Fizemos um teste de significância considerando um cenário nulo em que as razões de massas encontradas foram as mesmas para todas as porcentagens de área foliar consumida por herbívoros. Simulamos esse cenário nulo por meio de aleatorizações das razões de massas entre todos os valores de herbivoria. Calculamos a inclinação da regressão para cada uma das simulações

e comparamos o valor observado de inclinação com a distribuição de valores de inclinação obtidos sob a hipótese nula (10000 permutações, $\alpha = 0,05$). Realizamos todas as análises estatísticas no ambiente de programação R 3.1.3 (R Core Team, 2015).

RESULTADOS

A média da razão entre massa reprodutiva e massa vegetativa foi de 0,130 ($DP \pm 0,084$), variando entre 0,023 e 0,288. O número de folhas por indivíduo variou de 4 a 15 e a média da proporção da área foliar consumida por herbívoros por indivíduo foi de 3,71% ($DP \pm 4,51\%$), variando de 0,35% a 20,30%. A razão entre massa reprodutiva e massa vegetativa foi independente da porcentagem de área foliar consumida por herbívoros ($p = 0,734$; Figura 1).

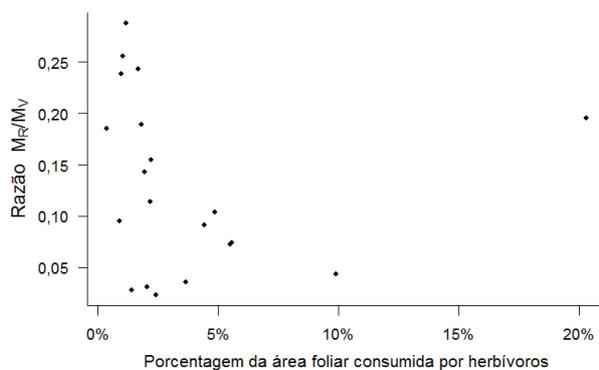


Figura 1. Relação entre a razão massa reprodutiva total (M_R)/massa vegetativa (M_V) total e a porcentagem da área foliar consumida por herbívoros em *Pothomorphe umbellata*.

DISCUSSÃO

Neste estudo testamos duas hipóteses alternativas para uma planta de ciclo de vida curto: uma primeira que a herbivoria estimula e a outra que a herbivoria limita o investimento reprodutivo em uma planta de ciclo de vida curto. Não encontramos evidências de que haja relação entre a herbivoria e o investimento reprodutivo em indivíduos de *P. umbellata* e, portanto, não corroboramos nenhuma das nossas hipóteses. Assim, indivíduos de *P. umbellata* com maior herbivoria não alteram a proporção entre investimento reprodutivo e investimento vegetativo.

Observamos um ponto extremo nos dados, referente a um indivíduo com taxa de herbivoria de quase 50% em apenas uma de suas quatro folhas. No entanto, dado que *P. umbellata* aloca recursos principalmente ao nível do indivíduo (Caetano et al., 2015), a herbivoria de todas as folhas em conjunto deve representar melhor a alocação reprodutiva e vegetativa do indivíduo. Além disso, uma taxa de herbivoria de 20% no indivíduo pode ser comum em condições naturais, uma vez que a

herbivoria média em folhas de espécies da Mata Atlântica pode chegar a 25% (Neves, 2007). Assim, esse valor aparentemente extremo da herbivoria pode ser um efeito do tamanho amostral reduzido, que não incluiu indivíduos ao longo de todo o gradiente até 20% de área foliar total consumida por herbívoros.

Indivíduos de *P. umbellata* com maior herbivoria não alteraram a proporção entre investimento reprodutivo e investimento vegetativo. Uma possível explicação é que a herbivoria que observamos seja mais recente que a produção das infrutescências. Em uma abordagem experimental, Marquis (1992) encontrou que o investimento reprodutivo de *Piper arieianum* (Piperaceae) diminuiu quando as folhas foram danificadas três meses antes da floração, mas não quando o dano ocorreu durante a floração. Esse efeito do momento da herbivoria na resposta em investimento reprodutivo parece ser um padrão relativamente comum em plantas (Whitham et al., 1991). Assim, é possível que o investimento reprodutivo que observamos em *P. umbellata* tenha sido influenciado por uma taxa de herbivoria, ou a ausência desta, em um período anterior ao qual realizamos nosso estudo.

Supondo que a herbivoria presente no momento do nosso estudo seja similar àquela do momento em que a planta estava alocando recursos para a reprodução, a ausência de relação entre herbivoria e investimento reprodutivo em *P. umbellata* poderia ser explicada por características comumente observadas em espécies pioneiras. Espécies pioneiras apresentam crescimento rápido, estão associadas à alta eficiência no uso de nutrientes, altas taxas fotossintéticas máximas e geralmente ocorrerem em locais com alta luminosidade (Lüttge, 1997). Devido a sua área foliar grande, altas taxas fotossintéticas e alta disponibilidade de luz solar, indivíduos de *P. umbellata* podem produzir folhas com um baixo custo, pois o ganho de energia oriundo da fotossíntese é alto. Consequentemente, a perda da área foliar por consumo de herbívoros não causaria grandes danos à planta. Portanto, o investimento reprodutivo poderia ser mantido mesmo com perda de área foliar consumida por herbívoros.

Indivíduos de espécies de crescimento rápido, como as pioneiras, podem responder à herbivoria de maneira diferente dependendo das condições ambientais que enfrentam ao longo do seu crescimento (Whitham et al., 1991). Em geral, indivíduos que crescem em ambientes com abundância de água, alta disponibilidade de nutrientes e de luz possuem recursos suficientes para repor rapidamente o tecido perdido por herbivoria e ainda manter o

investimento reprodutivo, não sendo, portanto, influenciados pela taxa de herbivoria na quantidade de recursos que alocam para reprodução. Por outro lado, indivíduos que crescem com limitação de recursos diminuem o investimento reprodutivo em resposta à herbivoria (Whitham et al., 1991). Por estar na borda da estrada, o ambiente em que coletamos os indivíduos possuía alta disponibilidade de luz. Além disso, a média mínima de pluviosidade mensal da região do local de estudo é de 90 mm, indicando ausência de estação seca (Tarifa, 2004). Assim, não há limitação de água no ambiente onde os indivíduos foram coletados e o solo mais argiloso do local pode estar relacionado a uma alta disponibilidade de nutrientes. Então, é possível que os indivíduos amostrados tenham crescido em condições que determinam uma ausência de resposta à herbivoria.

Concluimos que a herbivoria não afeta o investimento reprodutivo de *P. umbellata*, uma espécie pioneira de ciclo de vida curto. No entanto, para investigar se essa resposta pode ser diferente dependendo do evento reprodutivo em que ocorreu a herbivoria, seriam necessários estudos que acompanhem o investimento reprodutivo e a proporção de herbivoria nessa espécie em diferentes momentos ao longo do ciclo de vida. Adicionalmente, estudos que comparem a resposta à herbivoria no investimento reprodutivo de plantas de uma mesma espécie entre condições de alta e baixa disponibilidade de recursos podem ajudar a elucidar qual a importância da quantidade de recursos na resposta à herbivoria.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Laura Leal pela orientação, ajuda com a coleta de dados, análise estatística e estruturação do manuscrito, ao Gallo pela ajuda na coleta de dados, ao Eduardo pela ajuda com o programa Image J, ao Diogo pela ajuda com as fotografias, à Adriana pela ajuda nas revisões do manuscrito e ao Gustavo (Billy) por discutir conosco e ajudar a tomar uma decisão bem pensada sobre a análise dos dados.

REFERÊNCIAS

- Caetano, C.A.; I.B. Barros; J.P. Silva & P.E. Moraes. 2015. Alocação de recursos para estruturas reprodutivas em uma planta pioneira. 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.
- Fenner, K. & K. Thompson. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hirose, T.; T. Kinugasa & Y. Shitaka. 2005. Time of flowering, costs of reproduction, and reproductive output in annuals, pp. 155-184. Em: Reproductive allocation in plants (E.G. Reekie & F.A. Bazzaz, eds.). Elsevier Academic Press, Stanford.
- Karlsson, P. & M. Méndez. 2005. The resource economy of plant reproduction, pp. 01-49. Em: Reproductive allocation in plants (E.G. Reekie & F.A. Bazzaz, eds.). Elsevier Academic Press, Stanford.
- Lehtila, K. & A.S. Larsson. 2005. Meristem allocation as a means of assessing reproductive allocation, pp. 50-74. Em: Reproductive allocation in plants (E.G. Reekie & F.A. Bazzaz, eds.). Elsevier Academic Press, Stanford.
- Lüttge, U. 1997. Physiological ecology of tropical plants. Springer, Berlin.
- Neves, V.M. 2007. A diferença de ambiente influencia o grau de herbivoria em *guanandi*, *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae)? Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Rasband, W.S. 2014. ImageJ. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland.
- R Development Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Tarifa, J.R. 2004. Unidades climáticas dos maciços litorâneos da Juréia-Itatins, pp. 42-50. Em: Estação ecológica Jureia-Itatins. Ambiente físico, flora e fauna (O.A.M Marques & W. Duleba, eds.). Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Whitham, T.G.; J. Maschinski; K.C. Larson & K.N. Paige. 1991. Plant response to herbivory: the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms, pp. 227-256. Em: Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions (P.W. Price; T.M. Lewinsohn; G.W. Fernandes & W.W. Benson, eds.). John Wiley & Sons, Inc., New York.

Orientação: Laura Leal