



Diferenças na esclerificação foliar de duas espécies congêneres de árvores mirmecófitas

Lucas Teixeira

RESUMO: Mutualismos são interações entre indivíduos de diferentes espécies que beneficiam ambos os lados. A relação entre embaúbas e formigas é um mutualismo no qual a planta fornece recursos e recebe proteção das formigas. Apesar de serem espécies simpátricas, embaúbas brancas são menos protegidas por formigas que embaúbas vermelhas. Assim, é possível que embaúbas brancas invistam relativamente mais em defesas mecânicas, como esclerificação foliar. Para testar esta hipótese, coletei folhas de embaúbas brancas e vermelhas para medir sua esclerificação foliar e constatei que embaúbas brancas possuem mais esclerificação foliar que embaúbas vermelhas. O maior investimento em esclerificação foliar por embaúbas brancas pode aumentar a proteção contra herbívoros e a resistência à radiação solar, além de aumentar sua habilidade de colonizar ambientes abertos. Sugiro que os processos evolutivos que levaram a essas diferenças entre espécies de embaúba sejam estudados para compreendermos melhor a origem de diferentes tipos de defesa em plantas mirmecófitas.

PALAVRAS-CHAVE: *Cecropia*, defesa contra herbivoria, embaúba, interações ecológicas, mirmecofilia, mutualismo.

INTRODUÇÃO

Mutualismo é o nome dado à interação ecológica entre indivíduos de espécies diferentes na qual ambos os lados obtêm lucros líquidos em termos de aptidão ao trocar recursos ou serviços (Guimarães *et al.*, 2016). As interações mutualísticas entre plantas e formigas são conhecidas como mirmecofilia. Plantas mirmecófilas fornecem às formigas sítios de nidificação e alimento, ao passo que as formigas defendem essas plantas contra herbívoros. Adicionalmente, as formigas podem cortar lianas que se ramificam sobre a árvore e também contribuir para a dispersão de sementes (Davidson *et al.*, 1991; Beattie & Hughes, 2002).

Árvores do gênero *Cecropia* (Urticaceae), conhecidas popularmente como embaúbas, são exemplos de plantas mirmecófilas. Embaúbas possuem caules do tipo colmo, onde formigas do gênero *Azteca* podem formar suas colônias (Hölldobler & Wilson, 1990). Algumas embaúbas também possuem estruturas na base do pecíolo denominadas triquílias. As triquílias produzem corpúsculos müllerianos, compostos ricos em glicogênio utilizados pelas formigas como alimento. Em contrapartida, as formigas protegem a planta contra a ação de herbívoros e a infestação por plantas trepadeiras (Janzen, 1969; Mello, 2012).

Dentre as espécies de embaúbas que ocorrem no sudeste do Brasil, duas são consideradas mirmecó-

fitas: a embaúba vermelha (*Cecropia glaziovii*) e a embaúba branca (*Cecropia pachystachia*) (Sposito, 1999). Essas duas espécies apresentam diferenças em suas relações com as formigas. Primeiro, formigas associadas a embaúbas vermelhas apresentam um comportamento de defesa mais intenso que formigas em embaúbas brancas (Nishimura *et al.*, 2009; Mello, 2012; Fadil, 2013). Além disso, Acero-Murcia *et al.* (2016) constataram que embaúbas vermelhas produzem mais corpúsculos müllerianos que embaúbas brancas. É possível supor, portanto, que embaúbas brancas se beneficiam menos das interações com formigas. Dessa forma, embaúbas brancas poderiam investir em outras formas de defesa, como a esclerificação foliar, um mecanismo de defesa mecânica que confere maior dureza à folha (Coley & Barone, 1996).

O objetivo deste trabalho foi investigar se embaúbas brancas apresentam maior esclerificação foliar em relação às embaúbas vermelhas. Dado que indivíduos protegidos por um parceiro mutualista geralmente possuem outros mecanismos de defesa (Edmunds, 1974) e que as embaúbas brancas se beneficiam menos da proteção por formigas que embaúbas vermelhas, minha hipótese é que embaúbas brancas investem mais em esclerificação foliar que embaúbas vermelhas.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo

Realizei o estudo no bairro do Guaraú (24° 22' 80" S, 47° 00' 43" O), município de Peruíbe, no litoral sul do estado de São Paulo, em julho de 2016. O clima, de acordo com a classificação de Koeppen, é subtropical úmido com temperatura média anual de 21,1°C e precipitação média anual de 2850 mm (Tarifa, 2004). O relevo é caracterizado por planícies costeiras cujas altitudes variam entre 1,5 e 4 m (Souza & Souza, 2004) e que são cobertas por vegetação de restinga. Devido às atividades humanas, a vegetação remanescente no bairro apresenta-se fragmentada por construções urbanas, tais como casas e ruas, entre as quais embaúbas podem ser encontradas.

Coleta de dados

Duas espécies de embaúba ocorrem simpatricamente na área de estudo: a embaúba branca e a embaúba vermelha. Assim, amostréi um total de 16 embaúbas vermelhas e 16 embaúbas brancas presentes nas ruas do bairro do Guaraú. As duas espécies de embaúbas podem ser diferenciadas pela cor das brácteas que recobrem a gema apical. Embaúbas vermelhas possuem brácteas avermelhadas e embaúbas brancas possuem brácteas esverdeadas. Para cada embaúba com altura maior que 2 m encontrada, coletei a folha saudável localizada na posição mais baixa da copa por ser essa a folha mais velha e, portanto, com o maior nível de esclerificação foliar presente em um indivíduo.

Embaúbas possuem folhas palmadas, com ramificações radiais que partem do centro da folha. Recortei uma tira retangular de 2 cm x 5 cm da ramificação diretamente oposta, paralela ao pecíolo e à direita da nervura central de cada uma das folhas coletadas para calcular o peso necessário para romper a folha. Defini como minha estatística de interesse o peso necessário para romper a folha, que é um indicador da alocação de compostos de carbono alocados na estrutura foliar e pode, portanto, ser entendido como um indicador de resistência contra herbivoria e de esclerificação foliar (Cornelissen *et al.*, 2003). Baseado no protocolo de Marcelo-Rego (2012), fixei a tira recortada a um dinamômetro de 500 g, ao qual acoplei um recipiente plástico. Adicionei água ao recipiente continuamente até que a folha se rompesse. O peso foi então calculado a partir da equação $P = 9,8 \times m$, em que P é a medida em newtons (N) necessária pra rasgar a folha; 9,8 se refere à aceleração ($m \times s^{-2}$) da gravidade na Terra e m é a quantidade de água necessária, em quilos, para que a folha se rompa.

Análise dos dados

Para avaliar se haveria diferença de esclerificação foliar entre as espécies de embaúbas, calculei a diferença entre as médias dos pesos necessários para romper as folhas das duas espécies. Gerei um cenário nulo em que não haveria diferença entre as médias dos pesos necessários para romper as folhas das duas espécies de embaúbas. Usei um teste de significância no qual permutei os pesos entre as duas espécies 10.000 vezes ($\alpha=0,05$). As análises foram feitas em ambiente R versão 3.2.4 (R Core Team, 2016) com o pacote *RSampling-shiny* (Prado *et al.*, 2016). Minha previsão foi que o peso médio necessário para romper as folhas de embaúbas brancas seria maior que o peso médio necessário para romper as folhas de embaúbas vermelhas.

RESULTADOS

A média dos pesos necessários para romper as folhas foi 8,25 N ($\pm 1,82$) para as embaúbas brancas e 5,47 N ($\pm 1,78$) para as embaúbas vermelhas. A diferença das médias observada foi significativa (diferença das médias = 2,78 N; $p < 0,001$, figura 1).

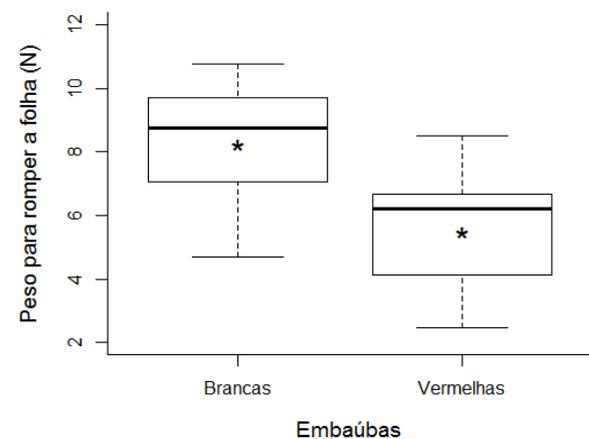


Figura 1: *Boxplot* dos pesos necessários para romper as folhas de embaúbas brancas ($n=16$) e vermelhas ($n=16$). Os asteriscos representam as médias, as barras horizontais mais espessas, as medianas e as linhas que delimitam as caixas, os intervalos com 50% dos valores observados.

DISCUSSÃO

Constatai que a esclerificação foliar em embaúbas brancas é maior que em embaúbas vermelhas, o que corrobora minha hipótese. Apesar de serem espécies congêneres, a alocação dos recursos em diferentes tipos de defesa pode divergir nas duas espécies. A associação a formigas pouco agressivas e provavelmente menos eficientes em relação à

remoção de herbívoros pode ter selecionado embaúbas brancas que investem menos na produção de corpúsculos müllerianos e realocam recursos para as folhas, aumentando a esclerificação foliar e ganhando uma defesa complementar contra a herbivoria.

Os resultados obtidos, contudo, têm que ser interpretados com cautela, pois outros processos podem ser responsáveis pelo mesmo padrão. A maior esclerificação foliar pode ser uma resposta adaptativa por embaúbas brancas estarem frente a maiores graus de exposição à incidência solar, de forma que a esclerificação foliar seja uma estratégia das plantas para economizar água (Lüttge, 1997). Nesse contexto, a menor produção de corpúsculos müllerianos em embaúbas brancas também poderia decorrer de aumentos de investimentos em defesas químicas (Howe & Schaller, 2008) ou em outras características determinantes de sobrevivência e sucesso reprodutivo.

Apesar de espécies do gênero *Cecropia* serem, de forma geral, árvores de ambientes mais abertos, embaúbas brancas são particularmente tolerantes à incidência solar (Folgarait & Davidson, 1994). A maior esclerificação foliar que observei nas embaúbas brancas pode ser o mecanismo que permite à espécie ocupar ambientes onde o estresse físico causado pela radiação solar seja alto, o que aumentaria sua distribuição espacial. Dessa forma, folhas mais esclerificadas confeririam mais uma vantagem à planta.

Os motivos que levaram a uma diferença nas estratégias de defesa das duas espécies de embaúbas ainda não são claros. É possível que essas populações de embaúbas vermelhas e brancas tenham divergido no que se refere ao grau de dependência da relação mutualista com as formigas, mesmo sendo simpátricas e congêneres (Webb *et al.*, 2002). Sugiro que os mecanismos evolutivos que pudessem levar à diferenciação das estratégias de defesa nas espécies sejam melhor estudados. Assim, poderemos compreender melhor a interação mutualista em árvores mirmecófitas.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a meu amigo e colega de laboratório Bini (Biffi) por mais uma parceria de campo e ajuda na coleta de dados deste projeto; ao Prof. Paulo Inácio pelos esclarecimentos relacionados às análises estatísticas e caminhos a seguir para a interpretação dos resultados; à *humonitora* Paula Zaterka (Puh), pelas dicas sobre a redação do manuscrito; à Prof. Adriana e ao Prof. Rafael pelo

tempo dedicado a tão preciosas revisões; ao Prof. Glauco e ao Billy pelas discussões metodológicas; à Prof. Laura pelo incentivo quando pensei em trabalhar com este sistema e, claro, pelas risadas durante as primeiras semanas do curso (*girls just wanna have fun!*). Deixo meus agradecimentos especiais às velhas amigas Lu Luanne, Karina, Gabriel Mormaço, Renan, Rodolfo Iluminado e Rodolfo *Darkness*, e às novas amigas e novos amigos Lygia, Lu Louise, Camila *Ci*, Murillo, ao Pietro e suas vagens, que ajudaram a fazer deste curso uma experiência muito mais enriquecedora e prazerosa. A todas e todos participantes do curso, agradeço imensamente pela paciência, pelo carinho e cuidado com que me trataram nesses últimos dias, especialmente à D. Terezinha e ao Seu Vito, à Prof. Adriana, ao Prof. Paulo e à *humonitora* Paula Puh; agradeço também pela oportunidade de aprendizado mútuo que tanto contribuiu para meu (contínuo) processo de formação enquanto cientista.

REFERÊNCIAS

- Acero-Murcia, A.; L. Alissa; R. Parmigiani & V.L. Biffi. 2016. Proteção não é de graça: variação na quantidade de alimento oferecido para as formigas modula a proteção recebida em espécies de *Cecropia* (Urticaceae). Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (Machado, G.; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Beattie A.J. & L. Hughes. 2002. Ant-plant interactions, pp. 211-235. Em: *Plant-animal interactions: an evolutionary approach* (C.M. Herrera & O. Pellmyr, eds.). Blackwell Publishing, Malden.
- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27:305-335.
- Cornelissen, J.H.C.; S. Lavorel; E. Garnier; S. Díaz; N. Buchmann; D.E. Gurvich; P.B. Reich; H. ter Steege; H.D. Morgan; M.G.A. van der Heijden; J.G. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botanic*, 51: 335-380.
- Davidson, D.W.; R.B. Foster; R.R. Snelling & P.W. Lozada. 1991. Variable composition of some tropical ant-plant symbioses, pp. 154-162. Em: *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. (P.W. Price; T.M. Lewinsohn; G.W. Fernandes & W.W. Benson, eds.). Wiley-Interscience Publication, New York.

- Edmunds, M. 1974. *Defense in animals: a survey of anti-predator defenses*. Longman, New York.
- Fadil, J.P.R. 2013. A agressividade das formigas influencia a ocorrência de lianas em sua planta hospedeira? 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.
- Folgarait, P.J. & D.W. Davidson. 1994. Antiherbivore defenses of myrmecophytic *Cecropia* under different light regimes. *Oikos*, 71:305-320.
- Guimarães, P.R.; V. Rico-Gray; P.S. Oliveira; T.J. Izzo; S.F. dos Reis & J.N. Thompson. 2007. Interaction intimacy affects structure and co-evolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology*, 17:1797-1803.
- Guimarães Jr., P.R.; M.M. Pires; F.M.D. Marquitti & R.L.G. Raimundo. 2016. Ecology of Mutualisms, pp.1-9. Em: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Howe, G.A. & A. Schaller, 2008. Direct defenses in plants and their induction by wounding and insect herbivores. Em: *Induced plant resistance to herbivory* (A. Schaller, ed.). Springer, Stuttgart.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Janzen, D.H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology*, 50: 147-153.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Macedo-Rego, R.C. 2012. O tamanho das folhas de *Talipariti pernambucense* (Malvaceae) prediz seu investimento em defesa biótica contra herbivoria? Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (Machado, G.; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Mello, T.J. 2012. Infestação por lianas e comportamento de poda por formigas em *Cecropia* (Urticaceae) 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.
- Negri, D.D.B.; J.P. Fadil; K. Costa & R. Quesada. 2013. Por que as embaúbas vermelhas têm menos cipós do que embaúbas brancas? Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (Machado, G.; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Nishimura, P.Y.; F.M.D. Marquitti; C.F. Santos & F.M. Barros. 2009. Formigas associadas a embaúbas-vermelhas *Cecropia pachystachya* (Urticaceae) reconhecem sinais químicos liberados por folhas de outras espécies de plantas? 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.
- Prado, P.; A. Shallon; A.A. Oliveira & A. Martins. 2016. *Rsampling: ports the workflow of "Resamplingstats" add-in to R. R package version 0.1.1*.
- R Core Team, 2016. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Souza, C.R.G. & A.G. Souza. 2004. Geologia e geomorfologia da área da Estação Ecológica Jureia-Itatins, pp. 16-33. Em: *Estação ecológica Jureia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna* (Marques, O.A.V & W. Duleba, eds). Holos, Ribeirão Preto.
- Sposito, T.C.S. 1999. Tamanho, forma, alometria e crescimento em algumas espécies de *Cecropia* (Cecropiaceae) do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 121 pp.
- Tarifa, J.R. 2004. Unidades climáticas dos maciços litorâneos da Jureia-Itatins, pp. 42-50. Em: *Estação ecológica Jureia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna* (Marques, O.A.V & W. Duleba, eds). Holos, Ribeirão Preto.
- Webb, C.O.; D.D. Ackerly; M.A. McPeck & M.J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:475-505.