



# A competição entre sementes irmãs de *Clitoria fairchildiana* (Fabaceae) se intensifica com menos recursos disponíveis?

Pietro Pollo

**RESUMO:** Sementes irmãs dentro de um mesmo fruto competem por recursos que os pais lhes fornecem, especialmente em vagens com menos recursos para cada semente. A competição por recursos mais escassos acarretaria em maior assimetria de tamanho entre as sementes. Meu objetivo foi investigar como a escassez de recursos influencia na assimetria de tamanho entre as sementes de um mesmo fruto, usando como modelo a fabácea *Clitoria fairchildiana*. Espero que quanto mais escassos são os recursos por semente em uma vagem, mais intensa é a competição entre as sementes. Coletei vagens e medi a área de todas as sementes, marcando a posição delas dentro da vagem de acordo com a proximidade do pecíolo. A assimetria de tamanho não difere em cenários de escassez de recursos distintos. A polinização do sistema pode ser um fator que explica a inibição da competição pela formação de sementes com alto grau de parentesco entre si.

**PALAVRAS-CHAVE:** aborto de sementes, alocação de recursos, fraternicideo em plantas, posição no fruto, rivalidade entre irmãos.

## INTRODUÇÃO

Competição intraespecífica é a interação entre indivíduos de uma mesma espécie decorrente do compartilhamento de um recurso, que leva a redução da sobrevivência, crescimento e/ou reprodução de ao menos alguns dos indivíduos envolvidos (Begon *et al.*, 2006). Diferentes indivíduos, contudo, podem responder à competição intraespecífica de diferentes maneiras. À medida que os recursos se tornam escassos, a competição entre os indivíduos se torna mais acirrada, o que pode gerar uma distribuição assimétrica das características ligadas à aptidão (*i.e.*, competição assimétrica; Begon *et al.*, 2006). Se o tamanho está ligado à aptidão, isso significa que uma maior competição gera maior desigualdade de tamanho entre os indivíduos, havendo muitos indivíduos pequenos e poucos grandes (Weiner, 1990). Por exemplo, indivíduos da linácea *Linum usitatissimum* possuem distribuição assimétrica de tamanho em situação de maior densidade, isto é, em cenário de maior competitividade com coespecíficos (Obeid *et al.*, 1967).

A competição intraespecífica também pode ocorrer entre parentes, pois irmãos que nascem e/ou crescem em um mesmo espaço podem se beneficiar ao competir pelos recursos com seus irmãos. Em muitas aves, irmãos competem pelo alimento trazido pelos pais, sendo o tamanho da abertura do bico de cada filhote o que determina a quantidade de recursos recebido por indivíduo (Davies *et al.*, 2012). Como filhotes que comem mais crescem

mais rápido, indivíduos com grandes aberturas de bico (*i.e.*, melhores competidores) serão maiores que seus irmãos e terão maior aptidão. Por vezes, a competição entre irmãos é tão intensa que um deles morre, como ocorre em pelicanos e em algumas aves de rapina.

Enquanto que no mundo animal a competição por recursos entre irmãos e sua consequente rivalidade é amplamente estudada, esse assunto é raramente discutido quanto a plantas (Cheplick, 1992). Sistemas com certos aspectos naturais, como dispersão restrita ou desenvolvimento das sementes em grupos, possuem maior chance de competição entre parentes (Cheplick, 1992). Por exemplo, a gramínea *Sporobolus vaginiflorus* produz quantidades massivas de sementes que ficam fixas à planta-mãe até a morte dela, o que acarreta intensa competição entre as plântulas irmãs por espaço e nutrientes quando começam a germinar (Baskin & Baskin, 1973; Cheplick, 1992). Já em frutos que contêm mais que uma semente, a competição pode começar ainda no estágio embrionário enquanto as sementes se desenvolvem. Como sementes de um mesmo fruto podem ter sido geradas a partir de diferentes grãos de pólen de diferentes plantas, o grau de parentesco baixo entre as sementes pode não ser suficiente para favorecer evolução de cooperação (Hamilton, 1964) e, assim, há grande potencial para sementes irmãs competirem. Apesar da planta-mãe ter maior

sucesso reprodutivo distribuindo os recursos igualmente entre a prole, sementes que conseguem desviar mais recursos para si têm melhor aptidão (Shaanker *et al.*, 1988). Isso significa que existe um conflito entre planta-mãe e prole, pois a quantidade de recursos ótimo para a semente é maior do que a planta-mãe oferece (Shaanker *et al.*, 1988). Esse conflito deve se agravar quanto mais escassos são os recursos oferecidos pela planta-mãe para cada semente.

Meu objetivo foi investigar como a escassez de recursos influencia na competição entre as sementes de um mesmo fruto, usando como modelo a fabácea *Clitoria fairchildiana*. Minha hipótese é que quanto mais escassos são os recursos por semente em um fruto, maior é a assimetria de tamanho entre as sementes irmãs, que indicaria competição mais acirrada.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Sistema de estudo

Também conhecida como sombreiro, *Clitoria fairchildiana* é uma fabácea heliófita com porte arbóreo grande (Lorenzi, 1992). O fruto dessa espécie é uma vagem que contém uma quantidade altamente variável de sementes discóides enfileiradas (em média 10; Silva & Môro, 2008), o que significa que as sementes podem estar em cenários de competição por recursos. As sementes são achatadas e sua espessura pouco varia em relação às outras sementes da mesma vagem, sendo a área da semente um boa variável operacional de tamanho. É comum encontrar óvulos não fertilizados perto do pecíolo (que corresponde à base do ovário), pois óvulos mais distantes do estigma são mais difíceis de serem fertilizados (Da Silva *et al.*, 2015). Muitas vagens possuem uma ou mais sementes abortadas, isto é, sementes com evidências de desenvolvimento interrompido (coloração e tamanho contrastantes das outras sementes da vagem). Da Silva *et al.* (2015) atribuíram os abortos à escolha críptica pós-copulatória da planta-mãe, pois os abortos ocorrem normalmente perto do estigma e representariam fertilizações por grãos de pólen de qualidade duvidável, já que até mesmo grãos de pólen de menor qualidade conseguem fecundá-los. No entanto, essas sementes podem ter morrido em decorrência de forte competição com suas irmãs. Ainda, como os recursos chegam à vagem através do pecíolo e as sementes são dispostas em fileira, é possível que a posição de cada semente possa influenciar a quantidade de recursos que cada uma delas recebe.

### Coleta de dados

Coletei 101 vagens de 14 árvores nas margens da rua do Telégrafo do município de Peruíbe – SP (24°22'1.42"S, 47°0'32.46"O). Em cada indivíduo, coletei as vagens de um mesmo ramo que estivesse a no máximo cinco metros de altura. Descartei todas as vagens que continham algum sinal de predação das sementes, isto é, vagens com túneis de brocadores na superfície externa com sementes com coloração amarronzada. Abri as vagens e numerei as sementes de acordo com a sua posição em relação ao pecíolo, atribuindo número um à semente mais próxima do pecíolo (Figura 1). Para comparação entre vagens, padronizei a posição das sementes em uma escala de zero a um. Medii a massa total das sementes de cada vagem com uma balança de precisão de 0,005 gramas e fotografei todas as sementes numeradas de cada vagem. Em seguida, medii a área da superfície discal de cada semente usando o programa ImageJ (US National Institutes of Health, Bethesda, MD, <http://imagej.nih.gov/ij>).



**Figura 1.** Vagem de *Clitoria fairchildiana* aberta com sementes numeradas a partir do pecíolo.

### Análise de dados

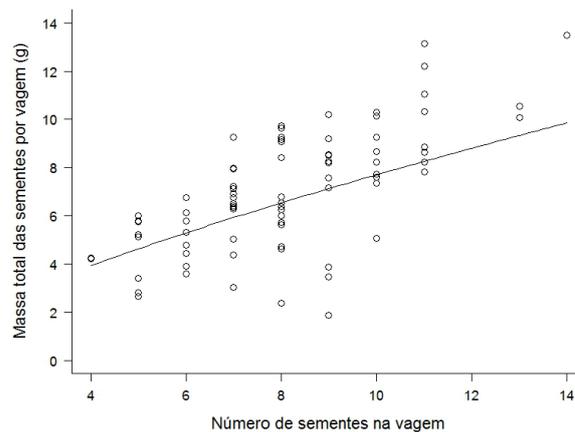
Para testar minha hipótese de competição, usei o número de sementes por vagem como variável operacional de escassez de recursos (variável preditora) e utilizei o coeficiente de Gini para medir a discrepância existente entre a área das sementes de uma vagem, que foi minha variável operacional para assimetria de tamanho. O coeficiente de Gini é comumente usado para expressar concentração de recursos em uma população, desenvolvido primariamente para expressar desigualdade de renda. O coeficiente de Gini varia de zero a um e, quanto maior o coeficiente, maior a desigualdade do conjunto de dados testado (Wittebolle *et al.*, 2009). Na minha hipótese, quanto maior o coeficiente de Gini para a área das sementes de uma vagem, maior é a discrepância entre a área das sementes. Desse modo, não utilizei vagens com sementes abortadas nas análises, já que essas

sementes iriam apresentar desigual tamanho em relação às sementes irmãs, enviesando os dados.

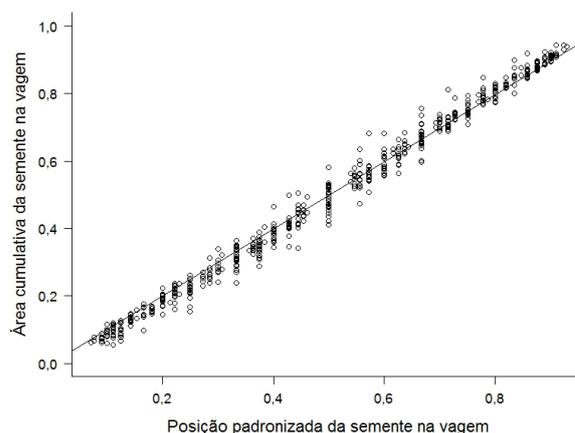
Para testar minha hipótese de competição entre sementes de uma mesma vagem precisei primeiro testar que vagens não recebem recursos proporcionalmente ao número de sementes que contém. Para isso, usei a soma das massas das sementes de cada vagem como variável operacional de recursos disponíveis em cada vagem. Assim, construí um modelo linear do logaritmo na base 10 da massa das sementes de cada vagem em função do logaritmo na base 10 do número de sementes de cada vagem. O coeficiente de inclinação foi diferente de zero (CI 95%: 0,474-0,993; Figura 2), e mostrou que a massa média por semente se reduz com o maior número de sementes na vagem. Isso significa que existe uma desaceleração no ganho de recursos disponíveis por vagem quanto maior o número de sementes que ela contém.

Antes de testar minha hipótese, também verifiquei se a posição das sementes na vagem representa um fator de confusão ao influenciar no seu tamanho, já que sementes próximas ao pecíolo podem estar recebendo mais nutrientes e assim podem ser maiores que as irmãs. Usei a área cumulativa da sementes em cada vagem como variável operacional de tamanho (variável resposta) e a posição relativa da semente na vagem como variável preditora, assim, se as sementes nas primeiras posições fossem maiores que as outras, a curva que melhor representaria os dados seria uma assíntota. O ajuste da regressão linear da área cumulativa de cada semente na sua respectiva vagem predita pela posição padronizada da semente na vagem resultou em uma reta cuja inclinação não difere de um (CI 95%: 0,992-1,001, Figura 3). Desse modo, as sementes nas posições iniciais não acumulam mais área, portanto a posição da semente na vagem não influencia no seu tamanho e não representa um fator de confusão para testar a hipótese de competição entre sementes de uma mesma vagem.

Por último, testei se o coeficiente de Gini para as áreas das sementes de cada vagem está positivamente relacionado ao número de sementes de cada vagem. Para testar se a relação era diferente do esperado em um cenário nulo, permutei 5000 vezes o coeficiente de Gini para cada vagem dentro de cada indivíduo. Se o valor da correlação no cenário nulo fosse igual ou maior que o valor observado em ao menos 5% das vezes, a hipótese nula seria refutada. Todas as análises foram feitas no ambiente do programa R (R Core Team, 2016), usando o pacote ineq (Zeileis, 2014) e o pacote Rsampling (Prado *et al.*, 2016) da plataforma Shiny (Chang *et al.*, 2015).



**Figura 2.** Relação entre número de sementes em cada vagem e massa total das suas sementes. A linha indica uma relação de potência entre as variáveis com uma pequena mas significativa curvatura ( $1,4 \times 10^{0,73}$ ), mostrando um decréscimo da taxa de aumento da massa total de sementes com o aumento no número de sementes.

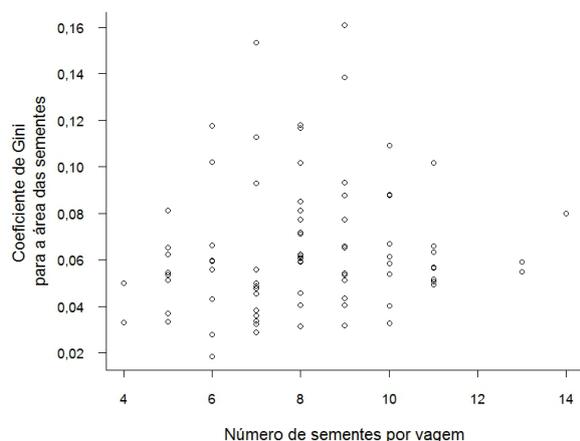


**Figura 3.** Relação da posição padronizada (relativa) da semente na vagem com sua área cumulativa na vagem. A linha remete à regressão linear do melhor ajuste dos dados com intercepto em zero. A relação linear que há entre as variáveis significa que a posição da semente na vagem não influencia no tamanho da semente. Se as sementes próximas do pecíolo fossem em média maiores, a relação deveria ser uma curva com derivada que se atenua com a maior posição da semente na vagem.

## RESULTADOS

A média da quantidade de sementes por vagem foi de  $8 \pm 2$  (média  $\pm$  desvio padrão). Houve grande variação da desigualdade entre a área de sementes irmãs, com variação de até oito vezes entre a vagem com sementes de área mais igual para a vagem com sementes de área mais desigual (0,02 – 0,016; mínimo e máximo coeficiente de Gini; Figura 4). O coeficiente de Gini para a área das sementes foi em média de  $0,0648 \pm 0,0285$ . Não houve correlação

significativa entre o coeficiente de Gini para a área das sementes e o número de sementes por vagens ( $p=0,109$ ).



**Figura 4.** Relação do coeficiente de Gini para a área das sementes de cada vagem em função do número de sementes nas vagens.

## DISCUSSÃO

Em *Clitoria falchidiana*, apesar da massa por semente diminuir quanto mais sementes a vagem contém, a minha hipótese de que a escassez de recursos gera assimetria de tamanho entre as sementes foi refutada. Ademais, a posição da semente na vagem não influencia o seu tamanho.

Diferentes fatores podem causar assimetria de tamanho de sementes de uma mesma vagem, mas apenas a competição entre as sementes acarretaria variação de assimetria de tamanho mediado pelo número de sementes na vagem. Como a assimetria do tamanho das sementes não aumentou com a escassez de recursos, um dos fatores que poderia explicar esse padrão poderia ser a qualidade dos gametas que produziram a semente. Isso porque sementes de melhor qualidade ocorrem aleatoriamente nas vagens, independente do número de sementes que a vagem contém.

O sistema de polinização das espécies pode ser um fator extremamente influente na competição entre sementes (Shaanker & Ganeshaiyah, 1997). O principal polinizador de *C. falchidiana* são abelhas (Novara, 2015) que possuem alta constância floral (Chitka *et al.*, 1999), isto é, polinizam flores próximas da mesma espécie. Desse modo, a polinização por esses insetos pode acarretar autogamia se a abelha se move entre as flores da mesma árvore, o que significa que as sementes de um mesmo fruto teriam alto grau de parentesco. De acordo com a lei de Hamilton, a cooperação entre indivíduos de uma mesma espécie evolui quando o benefício do

ato altruísta associado ao grau de parentesco entre os indivíduos é maior que o custo por realizar esse ato (Hamilton, 1964; Maynard-Smith, 1964). Por exemplo, larvas da borboleta *Heliconius erato phyllis* comem coespecíficos ao competir por recursos locais, mas raramente canibalizam os irmãos (De Nardin & De Araújo, 2011). Como a habilidade competitiva das sementes de um mesmo fruto provavelmente se dá por hormônios que aumentam a captação de recursos da planta-mãe (Bañuelos & Obeso, 2003), é uma característica passível de ser herdada e portanto passível de seleção. Assim, é possível supor que o sistema de *C. falchidiana* possa ter sofrido seleção para reduzir ou inibir a competição entre as sementes, que podem ser altamente aparentadas.

A rivalidade entre irmãos em plantas é um assunto complexo, especialmente entre sementes de um mesmo fruto. Apesar de vagens com muitas sementes representarem um cenário de maior escassez de recursos, não encontrei diferentes intensidades de competição entre as sementes em vagens com poucas e muitas sementes. A competição intraespecífica em situações de maior escassez de recursos deve ser avaliada em conjunto a outros fatores, como o grau de parentesco entre os indivíduos envolvidos, que podem estar agindo como pressão seletiva, atenuando os efeitos da competição.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Lucas pela grande ajuda para abrir as vagens, que diga-se de passagem, não são fáceis de abrir. Agradeço também aos professores envolvidos no curso de campo, especialmente ao P.I. pela paciência e grande ajuda na análise dos dados. Agradeço aos integrantes do quarto mais cremoso (Bepantol) do Taj Mahal por noites silenciosas e aconchegantes. Ainda, agradeço a todos os colegas que participaram do curso e nossos inesquecíveis momentos de descontração.

## REFERÊNCIAS

- Bañuelos, M.J. & J.R. Obeso. 2003. Maternal provisioning, sibling rivalry and seed mass variability in the dioecious shrub *Rhammus alpinus*. *Evolutionary Ecology*, 17:19-31.
- Baskin, J.M. & C.C. Baskin. 1973. Observations on the ecology of *Sporobolus vaginiflorus* in cedar glades. *Castanea*, 38:25-35.
- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.

- Chang, W.; J. Cheng; J.J. Allaire; Y. Xie & J. McPherson. 2015. Shiny: Web Application Framework for R. R package version 0.12-1. <https://CRAN.R-project.org/package=shiny>.
- Cheplick, G.P. 1992. Sibling competition in plants. *Journal of Ecology*, 80:567-575.
- Chittka, L.; J.D. Thomson & N.M. Waser. 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86:361-377.
- Da Silva, J.P.; L.M. Vivot; L. P. de Medeiros & P.Z. Giroldo. 2015. Seleção sexual pós-copulatória em *Clitoria fairchildiana* (Fabaceae). Em: *Livro de curso de campo "Ecologia da mata atlântica"* (G. Machado & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Davies, N.B.; J.R. Krebs & S.A. West. 2012. *An introduction to behavioural ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- De Nardin, J. & A.M. de Araújo. 2011. Kin recognition in immatures of *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Journal of Ethology*, 29:499-503.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7:1-16.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Maynard-Smith, J.M. 1964. Group selection and kin selection. *Nature*, 201:1145-1147.
- Novara, L. 2015. O tamanho das árvores e a proximidade a coespecíficos altera a probabilidade de fecundação dos óvulos de uma planta polinizada por insetos? Em: *Livro de curso de campo "Ecologia da mata atlântica"* (G. Machado & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Obeid, M., Machin, D. & Harper, J.L. 1967. Influence of density on plant to plant variations in fiber flax, *Linum usitatissimum*. *Crop Science*, 7:471-473.
- Prado, P.; A. Chalom & A. Oliveira. 2016. *Rsampling: Ports the workflow of "Resampling Stats"*. 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. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Shaanker, R.U. & K.N. Ganeshaiyah. 1997. Conflict between parent and offspring in plants: predictions, processes and evolutionary consequences. *Current Biology*, 72:932-939.
- Shaanker, R.U.; K.N. Ganeshaiyah & K.S. Bawa. 1988. Parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19:177-205.
- Silva, B.M.S. & F.B. Mouro. 2008. Aspectos morfológicos do fruto, da semente e desenvolvimento pós-seminal de faveira (*Clitoria fairchildiana* R. A. Howard – Fabaceae). *Revista Brasileira de Sementes*, 30:195-201.
- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 5:360-364.
- Wittebolle, L.; M. Marzorati; L. Clement; A. Balloi; D. Daffonchio; K. Heylen; P. De Vos; W. Verstraete & N. Boon. Initial community evenness favours functionality under selective stress. *Nature*, 458:623-626.
- Zeileis, A. 2014. *ineq: measuring inequality, concentration, and poverty*. Add-in to R. R package version 0.2-13.