



Investimentos em defesa mecânica e biológica em *Cecropia pachystachya* (Urticaceae)

Vinícius Leonardo Biffi

RESUMO: A limitação de recursos faz com que indivíduos aloquem recursos diferencialmente em suas funções vitais. Plantas podem investir diferencialmente em defesa mecânica ou biológica. Indivíduos de *Cecropia pachystachya* se protegem de herbivoria produzindo cera, aumentando a esclerificação foliar, e corpúsculos müllerianos, compostos ricos em glicogênio que atraem formigas *Azteca*, que os protegem também de parasitismo por lianas. Amostrei 17 indivíduos de *C. pachystachya* colonizados por formigas, dos quais contabilizei o número de corpúsculos müllerianos da triquília mais ativa e medi a resistência da folha mais basal. Testei se a resistência foliar estava correlacionada negativamente ao número de corpúsculos produzido por indivíduo, mas encontrei que não há demanda conflitante entre essas defesas. Indivíduos que investem mais em defesa biológica também tem grande investimento em defesa mecânica. Isso pode ser explicado por diferenças individuais de pressão de herbivoria e parasitismo e pela existência de diferentes estratégias de alocação de recursos na população.

PALAVRAS-CHAVE: alocação de recursos, corpúsculos müllerianos, demandas conflitantes, embaúba branca, esclerificação foliar, mutualismo.

INTRODUÇÃO

A disponibilidade de recursos no ambiente limita o exercício de funções vitais para o desenvolvimento e sobrevivência das plantas, como crescimento, reprodução, sustentação, defesa e armazenamento. Uma vez que os recursos são limitados, a alocação de recursos em uma função reduz o recurso disponível para as outras funções, resultando em uma demanda conflitante (Bazzaz *et al.*, 1987; Berendse *et al.*, 2007). Plantas em idade reprodutiva deixam de alocar recursos em crescimento e passam a investir na produção de flores e frutos (Boege & Marquis, 2005).

As demandas conflitantes podem acontecer, por exemplo, entre diferentes tipos de defesa, uma vez que as plantas podem investir em defesas químicas, mecânicas e/ou biológicas. O investimento em defesa química se dá pela produção de toxinas e compostos que reduzem a palatabilidade e digestibilidade do tecido vegetal (Bazzaz *et al.*, 1987; Berendse *et al.*, 2007). O investimento em defesa mecânica pode ocorrer por meio da esclerificação foliar, deposição de cera ou produção de tricomas ou espinhos (Berendse *et al.*, 2007). Porém, quando o investimento é feito em defesa biológica, a planta investe em estruturas que atraem outras espécies que a protejam de possíveis ameaças, como herbivoria e parasitismo (Rosenthal & Kotanen,

1994; Boege & Marquis, 2005; Hanley *et al.*, 2007). Várias teorias tentam explicar o que influencia a quantidade e o tipo de defesas produzidas pelas plantas (Berendse *et al.*, 2007), indicando que tanto a variação genética como a variação ambiental influenciam a seleção de um dos tipos de defesa (Massad *et al.*, 2011).

O gênero *Cecropia* (Urticaceae), com plantas conhecidas como embaúbas, tem diversas espécies mirmecófilas, associadas geralmente a formigas do gênero *Azteca*, que protegem a planta contra herbivoria e parasitismo por lianas (Janzen, 1969; Corte, 2008; Mello, 2012; Oliveira *et al.*, 2015). Essas plantas têm caules ocos que são usados como abrigo pelas colônias de formigas, que se alimentam de compostos ricos em glicogênio, chamados de corpúsculos müllerianos, produzidos em triquílias localizadas na base dos pecíolos (Janzen, 1969). A quantidade de corpúsculos produzidos está correlacionada à efetividade dessa forma de defesa biológica (Mello, 2012; Fadil, 2013; Acero-Murcia *et al.*, 2016). Outra possível forma de defesa na embaúba é a esclerificação da folha, que tem o potencial de prevenir a herbivoria, já que herbívoros evitam folhas mais duras (Lucas *et al.*, 2000; Teaford *et al.*, 2006). Assim, é provável que o investimento em diferentes tipos de defesa varie conforme as

pressões que atuam sobre o indivíduo.

Devido à variação intraespecífica, é provável que o investimento em diferentes tipos de defesa varie mesmo entre indivíduos de uma mesma população. O objetivo deste trabalho é analisar como indivíduos de embaúba branca (*Cecropia pachystachya*) de uma única população alocam diferencialmente recursos em defesa biológica e defesa mecânica. Dado que a limitação de recursos faz com que indivíduos aloquem diferencialmente seus recursos em diferentes funções, e supondo que haja uma concorrência entre investimentos em defesa mecânica e defesa biológica, espero que plantas que investem mais em defesa biológica devam investir menos em defesa mecânica.

MATERIAL & MÉTODOS

Coleta de dados

Durante dois dias, realizei busca ativa por indivíduos de embaúba branca pelas ruas do bairro do Guaraú, em Peruíbe, SP. Considerei os indivíduos com mais de 1,5 m que tinham triquílias ativas e já produziam corpúsculos müllerianos. Selecionei a triquília que produzia mais corpúsculos dentre as três folhas mais apicais de cada indivíduo. Para contabilizar o número de corpúsculos, pressionei ao máximo ao redor da triquília, de modo a expelir o máximo de corpúsculos possível. Não contabilizei os corpúsculos já exteriorizados antes de pressionar, pois estes poderiam sofrer influência do consumo pelas formigas, em vez de medir somente a produção pela planta.

Recolhi a folha mais basal em bom estado de conservação de cada indivíduo para o teste de resistência foliar (Maggio *et al.*, 2015). Prendi a um dinamômetro um recorte de 2 x 5 cm do dígito central da folha, adjacente à nervura central. Ao dinamômetro pendurei uma garrafa que preenchi progressivamente com água até que a folha rasgasse (Figura 1). Converti o volume de água necessário para romper a folha em unidade de força ($N = \text{kg} \cdot \text{m}/\text{s}^2$).



Fonte: Maggio *et al.*, 2015

Figura 1. Equipamento utilizado para medir a resistência das folhas de embaúba branca. Um retângulo da folha com 2x5 cm era preso a um dinamômetro, ao qual foi pendurada uma garrafa que foi preenchida progressivamente com água até que a folha se rompesse.

Análise de dados

Dos 21 indivíduos coletados, 4 não estavam colonizados por formigas *Azteca*, sendo assim desconsiderados nesta análise. Minha previsão era que havia uma correlação negativa entre a resistência foliar e o número de corpúsculos müllerianos de cada indivíduo. Para testar isso, calculei o coeficiente de regressão linear entre as duas variáveis. Realizei um teste de permutação, no qual aleatorizei 5000 vezes os valores do número de corpúsculos entre os indivíduos, mantendo fixos os valores de resistência foliar. Para que minha hipótese fosse corroborada, a probabilidade de encontrar valores

de coeficientes iguais ou menores do que o observado deveria ser menor do que 5%. Realizei todas as análises estatísticas no ambiente R 3.3.0 (R Core Team, 2016) utilizando o pacote *Rsampling* (Prado *et al.*, 2016) dentro da interface *Rsampling-shiny* (Chang *et al.*, 2016).

RESULTADOS

O número máximo de corpúsculos müllerianos por triquília variou de 5 a 168 por indivíduo (mediana = 50), enquanto a média \pm desvio padrão da resistência foliar foi de $8,27 \pm 1,76$ N por indivíduo. A previsão de que a resistência foliar e o número de corpúsculos estavam correlacionados negativamente foi refutada (coeficiente = 9,292; $p = 0,950$), mas há uma tendência de que exista uma correlação positiva (Figura 2). Enquanto houve uma distribuição homogênea dos indivíduos ao longo de todo o gradiente de variação da resistência foliar, apenas três indivíduos apresentaram mais de 80 corpúsculos müllerianos.

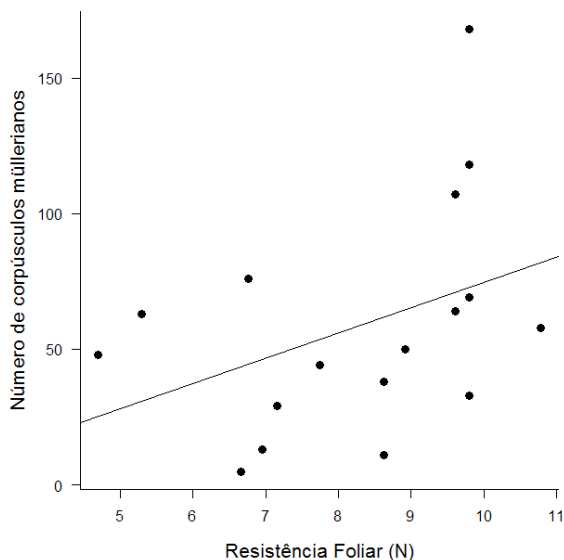


Figura 2. Correlação entre a resistência foliar (N) e o número de corpúsculos por indivíduo. Cada ponto representa um indivíduo e a linha representa a regressão linear.

DISCUSSÃO

Observei que a defesa mecânica e a defesa biológica não estão negativamente correlacionadas na embaúba branca (*C. pachystachya*), ou seja, não há uma demanda conflitante entre o investimento em defesa mecânica e o investimento em defesa bio-

lógica nessa espécie. Esse resultado é sustentado pelo encontrado para a embaúba vermelha (*Cecropia glaziovii*), em que os investimentos em defesa química e mecânica não variaram entre indivíduos com e sem defesa biológica (Oliveira *et al.*, 2015). Ainda, este trabalho acrescenta ao mostrar que parece haver uma tendência de investimento nos dois tipos de defesa.

Os resultados mostraram que indivíduos que tiveram grande investimento em defesa biológica também haviam investido bastante em defesa mecânica. Houve uma distribuição homogênea dos indivíduos ao longo do gradiente de investimento em defesa mecânica, mas apenas quando este investimento atingiu um limiar o investimento em defesa biológica foi maior. A implicação disso é que indivíduos só passam a investir mais em defesa biológica quando já tem certo nível de proteção mecânica. Nas embaúbas, a esclerificação foliar protege não só contra a herbivoria, mas também contra a dessecação (Lüttge, 1997), por estarem bastante expostas ao sol (Berg, 1978). Assim, para a embaúba é essencial ter um nível mínimo de esclerificação da folha que a proteja da dessecação antes de investir em outros tipos de defesa. A esclerificação foliar também deve ser priorizada caso a chance de parasitismo por lianas seja baixa. As formigas *Azteca* associadas à embaúba desempenham um papel importante em evitar que a planta seja coberta por lianas e possivelmente por epífitas (Janzen, 1969; Mello, 2012). Assim, sob baixa pressão de parasitismo, o custo de investir nesse tipo de defesa é maior que o benefício obtido, não sendo vantajoso para a planta. A defesa mecânica, por outro lado, seria suficiente para reduzir a herbivoria, de modo que o custo-benefício deste tipo de defesa compensaria o investimento.

O menor investimento em defesa visto em parte dos indivíduos amostrados pode se originar de diferentes estratégias evolutivas de alocação de recursos presentes na população. No tempo evolutivo, a alocação de recursos entre defesa e reprodução é determinada pelo efeito do balanço entre fecundidade e sobrevivência sobre a aptidão (Bazzaz *et al.*, 1987). Indivíduos que investem menos em defesa podem então estar priorizando a reprodução. Do mesmo modo que durante seu desenvolvimento a planta pode reduzir seus investimentos em defesa para investir em reprodução (Boege & Marquis, 2005), essa estratégia também pode variar entre indivíduos de uma população (Bazzaz *et al.*, 1987). Em plantas dioicas, como a embaúba, indivíduos femininos alocam mais recursos em reprodução do

que indivíduos masculinos (Bazzaz *et al.*, 1987). Desse modo, parte dos indivíduos da população deve alocar mais recursos na produção de órgãos reprodutores em vez de investir em algum tipo de defesa. Futuros estudos devem investigar a existência de diferentes estratégias evolutivas de alocação de recursos na população de embaúbas brancas, geradas como uma resposta às demandas conflitantes entre defesa e em reprodução.

Não existe uma demanda conflitante entre os investimentos em defesa mecânica e defesa biológica. Em vez disso, há uma tendência de investimento nos dois tipos de defesa. Porém, apenas indivíduos que tiveram grande investimento em defesa mecânica também investiram mais em defesa biológica. Esse padrão pode se originar de diferenças de pressão de herbivoria e parasitismo entre os indivíduos, bem como da existência de diferentes estratégias evolutivas de alocação de recursos na população. Sugiro que futuros estudos investiguem se indivíduos que investem mais em defesa estão mais sujeitos à herbivoria e ao parasitismo. Também sugiro comparar entre os investimentos em diferentes tipos de defesa e em estruturas reprodutivas em indivíduos de embaúba branca.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Lucas pela ajuda na coleta, medição e tabulação dos dados, à Letícia por todo o auxílio na elaboração e revisão desse manuscrito, ao Rafael pela revisão da primeira versão desse manuscrito, ao Billy-Shiva pelas palavras de sabedoria que pareciam enviadas dos céus, não só nesse como nos outros manuscritos, aos editores do *Guaraú Journal of Ecology* e coordenadores do curso de Ecologia de Campo por toda a ajuda e pela oportunidade, aos orientadores dos projetos orientados, aos monitores e a todos os colegas de curso, especialmente a Luanne, Rodolfo Iluminado, Kiss, Louise, Renan, Adriana, Cirrose, Marcelo e Rodolfo Apagado, cujas companhias foram fundamentais para aliviar a tensão diária e cujos esforços nos projetos em grupo me ajudaram a desenvolver meu pensamento científico, à dona Terezinha e ao Seu Vito, que nos receberam e nos mimaram ao longo de todo o curso, à Rena, que me deixou usar o computador pra copiar uns artigos meia hora antes da entrega da primeira versão do manuscrito, e à Associação dos P Grandes Anônimos, que me ajudou a segurar essa barra que é ter um p grande demais.

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"* (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Bazzaz, F.A.; N.R. Chiariello; P.D. Coley & L.F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience*, 37(1):58-67.
- Berendse, F.; H. Kroon & W.G. Braakhekke. 2007. Acquisition, use and loss of nutrients, pp. 259-283. Em: *Functional plant ecology* (F. Pugnaire & F. Valladares, eds.). CRC Press, Boca Raton.
- Berg, C.C. 1978. Espécies de *Cecropia* da Amazônia Brasileira. *Acta Amazônica*, 8:149-182.
- Boege, K. & R.J. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trend in Ecology & Evolution*, 20:441-448.
- Chang, W.; J. Cheng; J.J. Allaire; Y. Xie & J. McPherson. 2016. shiny: Web Application Framework for R. R package version 0.13.2.
- Coley, P.D. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist*, 106:251-263.
- Corte, G.N. 2008. Proteção contra herbivoria e respostas bióticas induzidas em *Cecropia pachystachya* (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.
- Endara, M.J. & P.D. Coley. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology*, 25:389-398.
- 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.
- Hanley, M.E.; B.B. Lamont; M.M. Fairbanks & C.M. Rafferty. 2007. Plant structural traits and

- their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8:157-178.
- Janzen, D.H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology*, 50:147-153.
- Lucas, P.W.; I.M. Turner; N.J. Dominy & N. Yamashita. 2000. Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany*, 86:913-920.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer, Berlin.
- Maggio, D.; L. Zimback; P. Giroldo & V. Oliveira. 2015. Defesas físicas em plantas mirmecófitas jovens e adultas. 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.
- Massad, T.J.; R.M. Fincher; A.M. Smilanich & L. Dyer. 2011. A quantitative evaluation of major plant defense hypotheses, nature versus nurture, and chemistry versus ants. *Arthropod Plant Interact*, 5:125-139.
- 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.
- Oliveira, K.N.; P.D. Coley; T.A. Kursar; L.A. Kaminski; M.Z. Moreira & R.I. Campos. 2015. The Effect of Symbiotic Ant Colonies on Plant Growth: A Test Using an *Azteca-Cecropia* System. *PLoS ONE*, 10(3):1-13.
- 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, Viena.
- Rosenthal, J.P. & P.M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 9:145-148.
- Teaford, M.F.; P.W. Lucas; P.S. Ungar & K.E. Glander. 2006. Mechanical defences in leaves eaten by Costa Rican howling monkeys (*Alouatta palliata*). *American Journal of Physical Anthropology*, 129:99-104.