



A qualidade de recursos alimentares não influencia a eficiência de crescimento de insetos minadores

Gabriel Kayano, Lygia Del Matto, Rodolfo Liporoni & Rodolfo Pelinson

RESUMO: A composição nutricional do alimento é determinante para o desenvolvimento dos organismos. Para herbívoros, a disponibilidade de nitrogênio é o fator limitante para o seu desenvolvimento. Assim, recursos ricos em nitrogênio são considerados de alta qualidade. Nosso objetivo foi investigar como a variação da qualidade dos recursos disponíveis dentro das folhas afeta o crescimento de larvas de insetos minadores. Amostramos rastros (minas) deixados por insetos minadores em folhas coletadas por busca ativa em uma área de restinga em Peruíbe, São Paulo. Para cada mina, calculamos um Índice de Eficiência de Crescimento (IEC) nas zonas central (com menos nitrogênio) e marginal (com mais nitrogênio) das folhas. Verificamos que não há diferença no IEC de insetos minadores nessas duas zonas. Portanto, a qualidade do recurso não aumenta a eficiência de crescimento de insetos minadores. A ausência de pode ser consequência de uma maior alocação de recursos em maturação sexual.

PALAVRAS-CHAVE: fitófagos, qualidade da dieta, razão Carbono:Nitrogênio, recursos limitantes.

INTRODUÇÃO

A quantidade e a qualidade dos recursos alimentares variam temporal e espacialmente (Endara & Coley, 2011). A qualidade do alimento, em particular, pode ser medida pela presença de nutrientes essenciais para o desenvolvimento de um organismo. No entanto, raramente os alimentos disponíveis para o consumo possuem uma composição compatível com a demanda nutricional dos indivíduos. A escassez relativa de alguns nutrientes em um determinado recurso alimentar representa para o indivíduo uma limitação na obtenção destes elementos. Dessa forma, o desenvolvimento de um organismo está condicionado à manutenção de uma dieta balanceada, condicionada à aquisição de nutrientes essenciais que são escassos (Hengeveld *et al.*, 2009).

Organismos herbívoros enfrentam dificuldades na aquisição de alguns nutrientes que são naturalmente escassos em seu recurso alimentar (Belovsky, 1984). Tecidos vegetais são compostos predominantemente por carboidratos solúveis ou insolúveis e possuem uma proporção relativamente baixa de compostos nitrogenados (Mattson, 1980). Carboidratos solúveis, em geral, são recursos energéticos e estão presentes principalmente nos vasos condutores. Carboidratos insolúveis são o principal componente estrutural das paredes celulares vegetais, presentes principalmente na forma de celulose e lignina (Beck, 2010). Os compostos nitrogenados, por sua vez, estão presentes em menores quantidades na forma de

ácidos nucleicos, proteínas estruturais, enzimas e compostos secundários (Tomoyuki & Oaks, 2004) e são fundamentais na composição dos tecidos estruturais dos animais (Mattson, 1980). Como consequência, o nitrogênio constitui um recurso limitante aos processos de construção de tecidos e proteínas em herbívoros, uma vez que o principal recurso alimentar destes organismos é relativamente escasso em compostos nitrogenados.

Insetos minadores são herbívoros cujas larvas consomem o tecido foliar ao mesmo tempo em que habitam o interior do mesófilo, deixando marcas visíveis e com padrão característico conhecidas como minas (Stilling *et al.*, 1999; Figura 1). Como consumidores de tecidos vegetais, a dieta dos minadores deve ser limitada por nitrogênio, que supostamente apresenta uma distribuição homogênea no mesófilo (Stilling *et al.*, 1999). Já as nervuras possuem maior proporção relativa de carboidratos estruturais, pois contam com uma quantidade maior de tecidos de sustentação. Assim, regiões com maior presença de nervuras possuem maior razão C:N se comparadas a regiões foliares mais marginais (e.g., Mattson, 1980; Stilling *et al.*, 1999). Dessa forma, a disponibilidade de nitrogênio como recurso alimentar nas folhas aumenta conforme a distância relativa à nervura principal também aumenta, indicando que zonas marginais do limbo foliar contêm recursos alimentares de maior qualidade para larvas de insetos minadores.

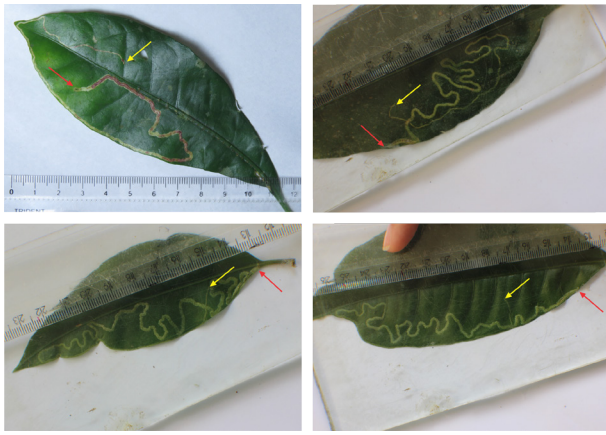


Figura 1. Exemplos de folhas consumidas por insetos minadores, que deixam rastros de sua atividade conhecidos como minas (traçados mais claros no limbo foliar). A seta amarela indica o início e a seta vermelha o fim de cada mina.

A disponibilidade diferencial de um nutriente importante como o nitrogênio em diferentes regiões do limbo foliar nos leva a questionar como a variação da qualidade dos recursos disponíveis influencia o crescimento de insetos minadores. Nossa hipótese é de que quanto maior a qualidade dos recursos alimentares consumidos, maior será a eficiência do crescimento das larvas desses minadores.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo e coleta de dados

Realizamos as coletas em uma área de floresta alta de restinga no município de Peruíbe, São Paulo. A coleta foi realizada por busca ativa nas proximidades de uma trilha que começa no fim da Rua do Telégrafo, bairro do Guaraú (24°22'S, 47°1,8'O). Como a relação dos insetos minadores com as plantas geralmente é espécie-específica (Resh & Cardé, 2003), coletamos folhas de apenas uma espécie pertencente à família Lauraceae, que se mostrava bastante infestada com minas foliares. Amostramos 20 folhas de quatro indivíduos arbustivos dessa espécie, sendo 18 folhas com uma única mina e duas folhas com duas minas cada, totalizando 22 minas amostradas. As folhas variavam em idade aparente, comprimento e extensão das minas. Todas as folhas possuíam minas distribuídas nas zonas central e marginal das folhas, com sinais claros de entrada e saída do inseto minador (Figura 1).

Em laboratório, fotografamos individualmente as folhas e realizamos as medidas das minas no programa *ImageJ* (Rasband, 1997). Para definir as regiões central e marginal, adotamos como

referência a maior distância ortogonal entre a nervura central e a margem da folha (D). Definimos a região central como a área de uma faixa paralela à nervura central, com largura correspondendo a 40% da distância nervura-margem. Acrescentamos a essa faixa uma largura de mais 20% como zona de amortecimento/transição e o restante consideramos como região marginal (Figura 2).

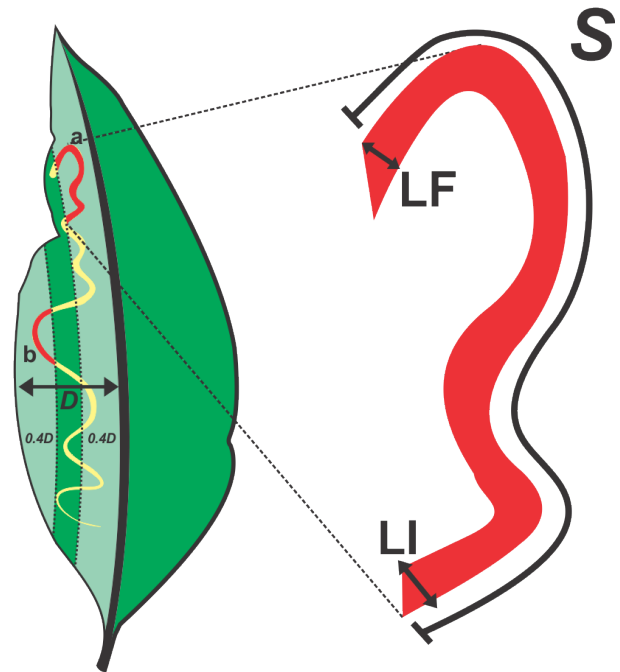


Figura 2. Esquema de uma folha com uma mina (em amarelo) mostrando a distância máxima da nervura central à borda (D), os trechos das minas analisados (a e b , em vermelho), localizados nas zonas central e marginal (em verde claro). No detalhe, um trecho analisado da mina mostrando as medidas tomadas: largura inicial da mina (LI), largura final (LF) e comprimento do trecho (S).

Como o crescimento dos insetos minadores encontrados na espécie vegetal analisada não segue uma taxa constante ao longo do tempo, mas aumenta mais próximo da eclosão (L. Leal, comunicação pessoal) escolhemos medir apenas os dois trechos mais terminais das minas, um localizado na zona central (a) e outro, na marginal (b) (Figura 2). Assim, poderíamos detectar mais facilmente a variação de tamanho entre as duas regiões foliares.

Após a escolha dos dois trechos mais terminais das minas, tomamos duas medidas de largura de cada trecho: uma no início (LI) e outra no fim (LF) do trecho da zona em questão. Também medimos o comprimento do trecho (S). Com essas medidas, calculamos um índice para medir a eficiência de crescimento dos minadores nas diferentes regiões foliares.

Índice de Eficiência de Crescimento (IEC)

O Índice de Eficiência de Crescimento (IEC) estima a eficiência do processo de conversão de recursos em crescimento e foi calculado da seguinte maneira:

$$IEC = \frac{c}{S},$$

onde c é um coeficiente de crescimento, que corresponde à razão entre a largura final (LF) e a largura inicial (LI) do trecho da mina, e S é o comprimento da mina, que é uma estimativa da quantidade de massa foliar consumida e do tempo de desenvolvimento. Quanto maior o valor do IEC, maior é o incremento de tamanho da largura do trecho analisado da mina por quantidade de recurso consumido, indicando que a eficiência de crescimento é mais alta. Assim, para intervalos grandes de tempo (S), espera-se um IEC baixo se o incremento da largura da mina não for proporcional. Por outro lado, quanto maior esse incremento de largura em curto espaço de tempo (S), mais alto pode ser o IEC. Isso significa que a eficiência de crescimento será maior quando o minador conseguir aumentar desproporcionalmente em tamanho por unidade de alimento consumido.

Análises estatísticas

Supondo que o conteúdo relativo de nitrogênio é um recurso limitante ao crescimento das larvas de insetos minadores, esperávamos que, em média, o IEC dos trechos das minas localizados nas regiões marginais fosse maior do que o IEC dos trechos da mesma mina nas regiões centrais. Assim, a média das diferenças entre o IEC da margem e do centro seria positiva. Para testar essa previsão, calculamos a diferença entre o IEC nas regiões central e marginal para cada mina, obtendo ao final uma média de diferenças pareadas, que foi utilizada como a estatística de interesse. Fizemos um teste de significância por permutação utilizando os pacotes *Rsampling* (Prado *et al.*, 2016) e *shiny* (Chang *et al.*, 2015) do programa R (R Core Team, 2016). Para isso, mantivemos fixa a variável categórica (zona foliar) e aleatorizamos a variável dependente (IEC) dentro de cada par (trechos da mesma mina), recalculando as diferenças e a sua média. Repetimos esse procedimento 10 mil vezes, gerando um histograma de frequência das diferenças. Por fim, calculamos a probabilidade da média das diferenças ser obtida em um cenário nulo, considerando um nível de significância de 5%.

RESULTADOS

A distância máxima entre a nervura principal e a borda das folhas foi de $3,35 \pm 0,97$ cm (média \pm desvio padrão). A zona central compreendeu uma distância média de $1,34 \pm 0,39$ cm da nervura principal. Nessa zona, a largura inicial média da mina foi de $0,13 \pm 0,04$ cm e a largura final média foi de $0,16 \pm 0,06$ cm. Na zona marginal, a largura inicial média da mina foi de $0,11 \pm 0,05$ cm e a largura final média foi de $0,18 \pm 0,19$ cm. Assim, tanto na zona central quanto na zona marginal, a largura final foi maior que a largura inicial. O comprimento médio da porção terminal das minas na zona central foi de $7,72 \pm 8,60$ cm e na zona marginal o comprimento médio foi de $4,08 \pm 3,37$ cm.

O Índice de Eficiência de Crescimento (IEC) apresentou uma distribuição semelhante entre as duas categorias de zonas foliares. Na zona central, o IEC médio foi de $0,492 \pm 0,498$, com amplitude de 0,039 a 1,664. Na zona marginal, o IEC médio foi de $0,809 \pm 0,944$, com amplitude de 0,139 a 3,935. A porção mais terminal da mina na zona foliar marginal apresentou um IEC maior do que o da porção mais terminal da mesma mina na zona foliar central. Entretanto, essa diferença, em média, não é diferente do que seria esperado pelo acaso (média das diferenças = $0,316 \pm 0,446$; $p = 0,073$; Figura 3).

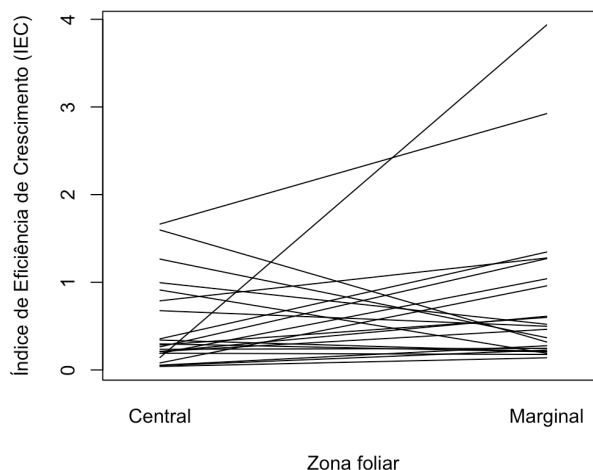


Figura 3. Valores pareados dos índices de eficiência de crescimento (IEC) dos insetos minadores nas zonas centrais e marginais da folha.

DISCUSSÃO

A qualidade do recurso alimentar disponível na folha não influenciou a eficiência do crescimento para os insetos minadores estudados, o que não

corroborou nossa hipótese. Outros estudos indicam que consumir recursos de maior qualidade pode influenciar vários aspectos do desenvolvimento de insetos minadores, como a taxa de crescimento e o tempo de maturação (Mattson, 1980). Ao longo do desenvolvimento podem haver demandas conflitantes entre crescimento e maturação sexual. Quando os recursos são limitados essas demandas conflitantes tendem a ser mais intensas, de forma que a alocação de recursos pode ocorrer preferencialmente em crescimento ou em reprodução (Roff, 2002). Quando o investimento ocorre preferencialmente em reprodução, pode se esperar a ausência de incremento em tamanho corporal (e.g., Heino & Kaitala, 1999). O incremento esperado na taxa de crescimento em função da maior disponibilidade de recursos limitantes não foi observado para o nosso modelo de estudo. A ausência de influência da qualidade dos recursos alimentares sobre o crescimento de insetos minadores pode ser consequência de uma alocação de recursos em maturação sexual.

Para muitos insetos, existe uma pressão seletiva intensa sobre o período em que os indivíduos atingem a maturação sexual (Resh & Cardé, 2003). Em alguns himenópteros, por exemplo, há marcada sincronia na eclosão dos indivíduos adultos, o que aumenta as chances de encontrar parceiros reprodutivos (Naumann *et al.*, 1991). No caso dos insetos minadores, é esperado que indivíduos ovipostos tardiamente invistam menos em crescimento e mais na maturação sexual. Dessa forma, apesar de se tornarem adultos menores, a rápida maturação sexual possibilitaria a emergência em períodos que maximizam a chance de encontrar parceiros reprodutivos. Portanto, dependendo do período de oviposição, alguns indivíduos podem ter maior demanda por investimento de recursos alimentares em maturação sexual em detrimento do crescimento, resultando em uma maior variação de tamanho dos indivíduos adultos.

Em conclusão, a qualidade dos recursos pode estar relacionada com o desenvolvimento de insetos minadores, mas não em termos de sua eficiência de crescimento, como mostrado neste estudo. Investigar se a adoção de estratégias de alocação de recursos em crescimento *versus* reprodução é uma abordagem promissora para determinar a importância do balanço de quantidade e qualidade dos recursos na dieta desses organismos. Além disso, conhecer as pressões evolutivas que atuam sobre estratégias de alocação de recursos pode revelar a magnitude do efeito da dieta no desenvolvimento dos organismos.

REFERÊNCIAS

Beck, C.B. 2010. *An introduction to plant structure and development. Plant anatomy for the twenty-first century*. Cambridge University Press, New

York.

- Belovsky, G.E. 1982. Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. *American Naturalist*, 124:97-115.
- 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>.
- Endara, M.J. & P.D. Coley. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology*, 25:389-398.
- Heino, M. & V. Kaitala. 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *Journal of Evolutionary Biology*, 12:423-429.
- Hengeveld, G.M.; F. Langevelde; T.A. Groen & H.J. Knecht. 2009. Optimal foraging for multiple resources in several food species. *American Naturalist*, 174:102-110.
- Mattson, Jr., W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:119-161.
- Naumann, I.D.; K. van Achterberg; T.F. Houston; C.D. Michener & R.W. Taylor. Hymenoptera. Em: *The insects of Australia: a textbook for students and research workers*. Melbourne University Press, Melbourne.
- Prado, P.; A. Chalom & A.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, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rasband, W.S. 1997. *ImageJ*. U.S. National Institute of Health, Bethesda, Maryland, USA. <http://imagej.nih.gov/ij>.
- Resh, V.H. & R.T. Cardé. 2003. *Encyclopedia of insects*. Elsevier, New York.
- Roff, D.A. 2002. *Life history evolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Stilling, P.; A.M. Rossi; B. Hungate; P. Dukstra; C.R. Hinkle; W.M. Knott & B. Drake. 1999. Decreased leaf-miner abundance in elevated CO₂: reduced leaf quality and increased parasitoid attack. *Ecological Applications*, 9:240-244.
- Tomoyuki, Y. & A. Oaks. 2004. Metabolic regulation of ammonium uptake and assimilation, pp. 35-63. Em: *Nitrogen acquisition and assimilation in higher plants* (S. Amâncio & I. Stulen, eds.). Kluwer Academic Publishers, Norwell.

Orientação: Laura Leal & Letícia Zimback