



# Efeito da exposição solar sobre a estrutura de galhas de um cecidomiídeo em uma planta de manguezal

Pietro Pollo, Luanne Caires, Marcelo Petratti Pansonato &  
Neliton Ricardo Freitas Lara

**RESUMO:** Modificações de hábitat são uma das estratégias empregadas pelos organismos para lidar com condições abióticas adversas. Galhas são modificações sujeitas a diferentes condições locais, como a radiação solar, que pode interferir na temperatura e umidade. Assim, a estrutura das galhas provavelmente é regulada por essas diferenças abióticas. Diante disso, investigamos como a variação na exposição à luz solar afeta o tamanho e o formato de galhas. Para tanto, comparamos a espessura e um índice de formato dessas estruturas em folhas do estrato externo e interno de *Avicennia schaueriana*. Não houve diferenças relacionadas à localização da galha na planta, tanto do formato quanto do tamanho, indicando que esse não é o processo pelo qual galhas regulam sua temperatura e disponibilidade de água. Modificações na permeabilidade dos tecidos internos da galha e seleção de habitat de oviposição podem ser mecanismos alternativos na proteção à dessecação dessas estruturas.

**PALAVRAS-CHAVE:** *Avicennia schaueriana*, estresse abiótico, formato, insetos galhadores, tamanho.

## INTRODUÇÃO

As condições abióticas de um hábitat podem influenciar a abundância e o desempenho dos organismos que ocorrem nele. Um fator limitante, por exemplo, é a temperatura, visto que todos os seres vivos apresentam uma temperatura ótima na qual seus metabolismos funcionam idealmente e um limite de tolerância a variações deste ótimo (Begon *et al.*, 2006). Quando a temperatura do ambiente ultrapassa os limites de tolerância, vários processos biológicos são comprometidos, tanto por efeitos diretos, como a perda da função de proteínas desnaturadas, até efeitos indiretos, como a perda excessiva de água (Begon *et al.*, 2006). Portanto, os organismos adotam diferentes estratégias para lidar com condições abióticas adversas. Essas estratégias podem ser comportamentais, fisiológicas ou envolver a modificação do ambiente, como a escavação de tocas (Danks, 2002), que acrescenta uma barreira física entre o ambiente desfavorável e o organismo. A modificação do ambiente pode envolver a interação entre dois organismos, como é o caso de algumas interações parasita-hospedeiro.

Muitos insetos em estágio larval utilizam-se dessa interação com plantas como forma de alterar o ambiente em seu entorno, induzindo a formação de galhas. As galhas são estruturas resultantes da proliferação, do aumento de tamanho e da diferenciação de células parenquimáticas de tecidos vegetais, induzidas pela expressão gênica do inseto, por meio de complexas interações químicas entre estes

organismos e a maquinaria biológica das plantas hospedeiras (Shorthouse & Rohfritsch, 1992; Williams, 1994; Schick & Dahlsten, 2003). Além de representar maior oferta de alimento e proteção contra inimigos naturais, a galha representa uma barreira física que mantém condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento da larva galhadora, protegendo-a de dessecação e de altas temperaturas (Stone & Schonrogge, 2003). Quanto maior a barreira física entre o organismo e o ambiente, especialmente no caso da galha, mais eficiente seria a proteção contra condições adversas. Além do tamanho, o formato da galha pode ser relevante, pois galhas mais esféricas apresentam menor relação superfície-volume e, conseqüentemente, menor troca de calor com o ambiente.

Como galhas são sésseis, o estresse abiótico no entorno da galha varia com o local onde ela se encontra. Galhadores em folhas mais expostas à radiação solar estão mais sujeitos ao estresse térmico e à dessecação e podem modificar estruturalmente as galhas para que confirmem maior proteção contra estes fatores. Diante disso, nosso objetivo foi investigar como a variação na exposição à luz solar altera o tamanho e o formato de galhas, usando como modelo um cecidomiídeo parasita de uma planta de mangue. Nossa primeira hipótese é que quanto maior a exposição ao sol, maior será o tamanho da galha. Ademais, também hipotetizamos que quanto maior a exposição ao sol, mais

esférico será o formato da galha.

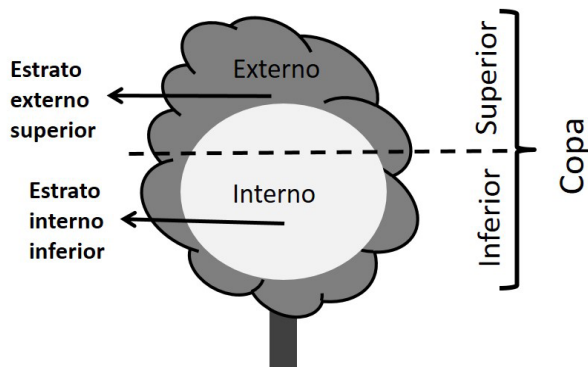
## MATERIAL & MÉTODOS

### Sistema de estudo

Realizamos o estudo em uma área de manguezal associada à zona estuarina do rio Guaraú, localizada no município de Peruíbe, litoral sudeste do estado de São Paulo (24°36'90"S, 47°01'92"O). As espécies arbóreas na área de manguezal estudada possuem alturas semelhantes e formam um dossel contínuo, o que significa que a parte externa superior da copa das árvores (daqui em diante *estrato externo*, Figura 1) recebe mais exposição solar que a parte interna inferior da copa (daqui em diante *estrato interno*, Figura 1). Uma dessas espécies arbóreas é *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae), conhecida popularmente como mangue-vermelho, que atinge de 3 a 6 m de altura (Lorenzi, 2009). Folhas de *A. schaueriana* são frequentemente parasitadas por insetos galhadores da família Cecidomyiidae (Diptera) (Gillott, 2005). As galhas estão distribuídas nos estratos externo e interno da copa da árvores, o que torna essa espécie ideal para investigar o efeito da radiação solar sobre a estrutura de galhas.

### Coleta de dados

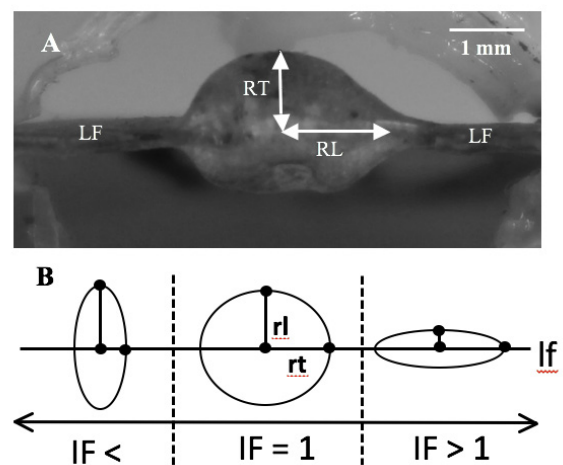
Coletamos folhas de 15 indivíduos de *A. schaueriana* dentro de duas parcelas localizadas ao longo da “passarela do Balça”, uma de 80 m<sup>2</sup> e outra de 450 m<sup>2</sup>. Para coleta de galhas do estrato interno, coletamos todas as folhas com galhas do ramo mais basal desde que estivesse na região interna de cada indivíduo. Para coleta de galhas do estrato externo, sorteamos um ponto ao longo da copa da árvore voltada para a passarela. Em cada ponto sorteado, projetamos uma área de 400 cm<sup>2</sup> em direção às folhas mais apicais e coletamos todas as folhas com galhas dentro dessa área.



**Figura 1.** Divisão dos estratos interno e externo nos indivíduos de *Avicennia schaueriana*.

Para padronizar as galhas quanto ao seu nível de desenvolvimento, excluimos galhas jovens e galhas senescentes. Definimos como galhas jovens aquelas cuja estrutura se projetava apenas em direção à face adaxial da folha e como galhas senescentes aquelas que apresentavam sinais de evasão da larva, associados à necrose dos tecidos da folha. De cada estrato de cada indivíduo, sorteamos uma folha com galhas. Caso houvesse mais de uma galha na folha sorteada, apenas uma das galhas foi sorteada para análise.

Cortamos, transversalmente à lâmina foliar, as galhas sorteadas e as fotografamos. Em seguida, medimos a espessura da galha, considerando a distância do ponto central da galha até o ponto mais externo da face adaxial da folha (*i.e.*, o raio transversal da galha em milímetros; Figura 2a) e a distância do ponto central da galha até a extremidade da galha ao longo do eixo longitudinal da folha (*i.e.*, raio longitudinal). Para calcular o índice de formato, usamos a razão do raio longitudinal pelo raio transversal da galha (Figura 2b). Isso significa que galhas com valores de índice de formato mais próximo de 1 são mais esféricas. Galhas com valores do índice de formato maiores que 1 são mais achatadas paralelamente à lâmina foliar e galhas com valores do índice de formato menores que 1 são mais achatadas transversalmente à lâmina foliar. As medidas foram feitas usando o programa *ImageJ* (US National Institutes of Health, Bethesda, MD, <http://imagej.nih.gov/ij>).



**Figura 2.** (a) Corte transversal à lâmina foliar de uma galha amostrada e (b) possíveis formatos de galha, com índices de formato correspondentes. IF: índice de formato, lf: lâmina foliar, rl: raio longitudinal, rt: raio transversal.

### Análises dos dados

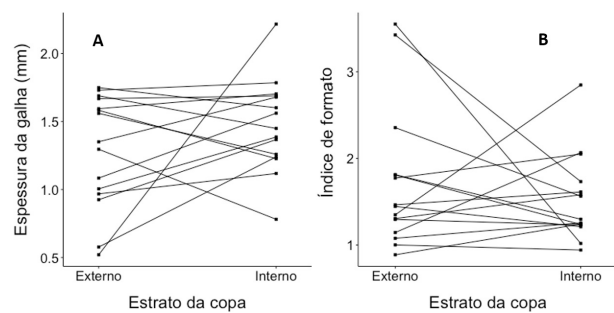
Formulamos duas previsões: (i) galhas do estrato exterior serão mais espessas do que galhas do

estrato interior, e (ii) galhas do estrato exterior terão índice de formato mais próximo de 1 do que galhas do estrato interior. Utilizamos pares de galhas situadas no mesmo indivíduo para testarmos essas previsões, evitando assim efeitos de variação ambiental e genética das árvores. Para testar nossas previsões, realizamos um teste de significância por permutação no qual os valores de espessura entre os estratos ou o índice de formato foram permutados 5.000 vezes dentro de cada indivíduo. Assim, obtivemos uma distribuição nula de diferenças de espessura de galhas e de diferenças dos índices de formato entre os estratos da copa para cada indivíduo. Por fim, calculamos a probabilidade de a diferença média observada para as duas medidas ocorrer. Para a espessura, a diferença média observada só seria considerada diferente do cenário nulo se valores iguais ou menores do que o observado ocorressem com probabilidade igual ou inferior a 5%. Para o índice de formato, a diferença média observada só seria considerada diferente do cenário nulo se valores iguais ou menores do que o observado ocorressem com probabilidade igual ou inferior a 2,5% e se valores iguais ou maiores ocorressem com probabilidade igual ou superior a 2,5%.

## RESULTADOS

A espessura média das galhas foi  $1,324 \pm 0,377$  mm (média  $\pm$  desvio padrão) no estrato externo da copa e de  $1,505 \pm 0,344$  mm no estrato interno. Houve muita variação entre a espessura das galhas nos dois estratos da copa, com valores de 0,520 mm a 1,749 mm no estrato externo e 0,781 mm a 2,216 mm no estrato interno. Galhas situadas em folhas do estrato externo não foram mais espessas do que as situadas em folhas do estrato interno ( $p = 0,898$ ), sendo a diferença média dos pares de galhas do estrato externo e do estrato interno igual a  $0,184 \pm 0,539$  mm (Figura 3a).

Em relação ao índice de formato, a média foi de  $1,712 \pm 0,813$  no estrato externo da copa e de  $1,526 \pm 0,495$  no estrato interno. Os valores do índice de formato variaram muito nos dois estratos da copa, com valores de 0,886 a 3,55 no estrato externo e de 0,941 a 2,847 no estrato interno. Galhas situadas em folhas do estrato externo não diferiram em formato das galhas situadas em folhas do estrato interno ( $p = 0,202$ ), sendo a diferença média dos pares de galhas do estrato externo e do estrato interno igual a  $0,093 \pm 0,657$  (Figura 3b).



**Figura 3.** (a) Espessura das galhas e (b) índice de forma das galhas nos diferentes estratos de *Avicennia schaueriana*. As linhas ligam valores de espessura e índice de forma em galhas situadas no mesmo indivíduo.

## DISCUSSÃO

A intensidade de luz solar recebida pelas folhas de uma planta tem um grande potencial como agente modulador da estrutura de galhas (Danks, 2002). Entretanto, não encontramos evidências de que o aumento da exposição à luz solar leva ao aumento do tamanho ou altere o formato de galhas de cecidomiídeos em *A. schaueriana*. É possível que o grau de exposição ao sol não influencie a estrutura da galha de cecidomiídeos durante o estágio larval e que o controle térmico e hídrico esteja associado a uma etapa anterior à indução da galha, como a seleção de sítios de oviposição por fêmeas adultas. Em um estudo realizado com a mesma espécie e na mesma área que o presente trabalho, Rojas *et al.* (2016) mostraram que, em folhas do estrato interno, onde a temperatura é menor, fêmeas ovipositam preferencialmente nas proximidades da nervura central da folha. Já no estrato externo, onde a temperatura é maior, fêmeas preferem ovipositar nas bordas das folhas, onde o calor é dissipado mais eficientemente (Bernays & Chapman, 1994). Considerando que a variação na intensidade da radiação solar é maior entre estratos da copa do que entre regiões de uma mesma folha, ovipositar em estratos de menor exposição ao sol pode ser determinante para um maior sucesso da prole.

A temperatura foliar em espécies de mangue varia de 20 °C a 40 °C, sendo maior nas folhas externas devido à maior exposição à radiação solar (Ball *et al.*, 1988). Para a maioria dos insetos, a exposição a temperaturas entre 35 °C a 40 °C já é suficiente para reduzir a taxa de desenvolvimento, descontinuar-lo ou até mesmo levar o indivíduo à morte (Sehnal *et al.*, 2003). Portanto, larvas galhadoras

situadas no estrato externo da copa podem crescer e se desenvolver com menor taxa do que larvas em galhas do estrato interno. Estudos futuros podem investigar o efeito do estresse abiótico sobre o desempenho de galhadores relacionando seleção de sítios de oviposição pelas fêmeas a taxas de sobrevivência e crescimento das larvas galhadoras. Assim, um dos mecanismos que pode determinar adaptações das galhas em locais expostos a diferentes temperaturas seria elucidado e possivelmente associaria sítio de oviposição à sobrevivência e ao crescimento das larvas.

Além disso, estratégias alternativas a mudanças na estrutura da galha podem ser mais relevantes para proteção ao calor e dessecação. Insetos galhadores podem mudar a permeabilidade dos tecidos vegetais que formam a galha, impermeabilizando o tecido por meio de ceras e resinas (Stone & Schonrogge, 2003). Tecidos mais impermeáveis, como o esclerênquima, também podem aumentar em proporção na galha, sem que a espessura total do conjunto de tecidos seja alterada (Schick & Dahlsten, 2003). Como consequência, pode haver um *trade-off* entre a energia alocada para promover modificações teciduais e a energia necessária ao desenvolvimento da larva, o que acarretaria na diminuição do desenvolvimento larval caso ocorresse um maior investimento em tais modificações.

O grau de exposição ao sol também pode ser relevante para a estrutura da galha, mas com um efeito condicionado a outros fatores. Um fator a ser considerado é a sazonalidade: no verão, a insolação pode representar um perigo maior à larva galhadora do que no inverno (Gillot, 2005), aumentando as diferenças estruturais entre galhas expostas a diferentes graus de radiação solar. Como o aumento do tamanho da galha envolve custos energéticos, larvas galhadoras situadas em estratos distintos da copa teriam investimento diferencial em processos de proteção e desenvolvimento. Ao realizar mudanças estruturais envolvidas na proteção contra condições adversas, larvas de galhas do estrato externo da copa alocariam uma menor parte de sua energia para o desenvolvimento em comparação com larvas de galhas do estrato inferior. Esse processo pode resultar em diferenças de desenvolvimento entre larvas dos dois estratos, como o retardo da emergência, com impacto no valor adaptativo dos indivíduos na fase adulta. Nesse sentido, amostragens em diferentes estações do ano podem indicar o efeito da variação sazonal sobre a estrutura das galhas e o valor adaptativo dos adultos emergentes.

É possível que o grau de exposição ao sol também interaja com a pressão de parasitoidismo, especial-

mente em galhas que não apresentam mecanismos evidentes de defesa (*e.g.*, defesas mecânicas ou nectários que atraem formigas defensoras), como é o caso do sistema que investigamos. Galhas menores possuem menor proteção estrutural conferida pela espessura da parede e, portanto, são mais suscetíveis ao parasitoidismo (Stone & Schonrogge, 2003). Assim, é esperado que sob alta pressão de parasitoides a relação entre estrutura da galha e exposição à luz solar seja mascarada. Isso porque o grande tamanho das galhas situadas em regiões expostas ao sol conferiria proteção aos galhadores contra a dessecação e a infecção por parasitoides, simultaneamente. Já galhas em regiões sombreadas da copa também seriam grandes, não por proteção contra condições abióticas adversas, mas sim como forma de reduzir a taxa de parasitoidismo. Dessa forma, diferenças de espessura entre galhas expostas a diferentes níveis de radiação solar só seriam detectáveis sob baixa pressão de parasitoidismo. Isso pode significar que, em condições de baixo parasitoidismo, as diferenças de investimento energético na estrutura da galha seriam menores entre larvas situadas sob maior e menor exposição ao sol, acarretando diferenças de valor adaptativo dos indivíduos quando adultos seriam menores.

Nossos resultados não corroboraram a hipótese de que o aumento da exposição solar leva a modificações no tamanho e no formato de galhas de cecidomiídeos. No entanto o efeito da exposição ao sol sob a estrutura de galhas pode ser complexa, havendo interação com outros fatores abióticos e bióticos, como sazonalidade e parasitoidismo. Essas interações podem resultar em diferenças no desenvolvimento das larvas galhadoras e, consequentemente, na aptidão dos indivíduos quando atingirem a fase adulta.

## REFERÊNCIAS

- Ball, M.C.; I.R. Cowan & G.D. Farquhar. 1988. Maintenance of leaf temperature and the optimisation of carbon gain in relation to water loss in a tropical mangrove forest. *Functional Plant Biology*, 15:263-276.
- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Editora Artmed, Porto Alegre.
- Bernays, E.A. & R.F. Chapman. 1994. *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall, New York.
- Danks, H.V. 2002. Modification of adverse conditions by insects. *Oikos*, 99:10-24.



- Figueiredo, A.; D. Mori; G. Marin & L. Novara. 2005. Seleção de sítios de oviposição por insetos galhadores em folhas de plantas halófitas de manguezal. Em: *Livro do curso de Campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado, P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.).
- Gillot, C. 2005. *Entomology*. Springer, Amsterdam.
- Lorenzi, H. 2011. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Instituto Plantarum, Nova Odessa, SP.
- Shorthouse, J.D. & O. Rohfritsch. 1992. *Biology of insect-induced galls*. Oxford University Press, Oxford.
- Schick, K.N. & D.L. Dahlsten. 2003. Gall making and insects, pp. 464-465. Em: *Encyclopedia of insects* (V.H. Resh & R.T. Cardé, eds.). Elsevier Science, Orlando.
- Stone, G.N. & K. Schonrogge. 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18:512-522.
- Williams, M.A.J. 1994. *Plant galls: organisms, interactions, populations*. Princeton University Press, Princeton.

**Orientação:** Cristiane H. Millán