



Ajustes finos na seleção de sítios de oviposição por insetos galhadores em resposta à exposição solar

Andrés Rojas, Camila R. Barreto, Karina C. T. Dufner & Murillo F. Rodrigues

RESUMO: A escolha do sítio de oviposição é crucial para o sucesso da prole em insetos galhadores. Nas folhas, a disponibilidade de recursos alimentares e a temperatura diminuem da nervura central até a borda. Temperaturas elevadas podem prejudicar as larvas de galhadores, levando a uma demanda conflitante na escolha do local mais adequado ao seu desenvolvimento. Avaliamos se nas folhas mais expostas ao sol as galhas se posicionam mais próximas da borda, onde a temperatura é menor. Medimos as distâncias da nervura central até a galha e até a borda e calculamos a distância relativa das galhas em folhas de *Avicennia schaueriana* mais ou menos expostas ao sol. Nas folhas expostas, as galhas estavam mais distantes da nervura central, corroborando nossa hipótese. Os galhadores, portanto, respondem a mudanças das condições de exposição solar para a oviposição.

PALAVRAS-CHAVE: Cecydomiidae, demanda conflitante, investimento parental, mangue-preto, microhabitat foliar.

INTRODUÇÃO

Fêmeas de espécies ovíparas procuram por sítios de oviposição que têm condições favoráveis para o desenvolvimento dos ovos e a escolha correta destes sítios pode representar um aumento da chance de sobrevivência da prole (Muth 1980; Packard & Packard 1988; Deeming & Ferguson, 1991). A escolha do sítio de oviposição pode ser influenciada por fatores bióticos, como a intensidade de predação (Mezquida, 2004; Brown & Shine, 2005). Dentre os fatores abióticos, já foram feitos trabalhos mostrando a importância da umidade para opiliões (Osses *et al.*, 2008) e também de características do solo em abelhas (Potts & Willmer, 1997) e tartarugas (Wilson, 1998). A escolha do sítio de oviposição é fundamental para o desenvolvimento da prole, pois fornece abrigo, proteção contra predadores, condições térmicas, hídricas e nutricionais adequadas (Huey, 1991; Martin, 2001).

No caso dos insetos galhadores, após a eclosão do ovo, a larva se desenvolve dentro de estruturas chamadas galhas, formadas por proliferações celulares do próprio tecido vegetal induzidas pela própria larva (Schoonhoven *et al.*, 2005). As galhas fornecem à larva alimento e proteção contra a dessecação e predadores (Stone & Schörrongge, 2003). Contudo, como as larvas ficam restritas ao mesmo local durante todo o seu desenvolvimento, estas dependem do que lhes é fornecido pela planta naquele ponto. Portanto, as galhas constituem um registro preciso da escolha do sítio de oviposição pelas fêmeas.

Fêmeas de insetos galhadores de folhas se deparam com vários níveis de escolha para localizar o melhor ponto para ovipor. Muitas espécies só ovipõem em espécies de plantas específicas (Cook & Rasplus, 2003), precisando assim encontrar quais são os melhores indivíduos daquela espécie vegetal. Uma vez na planta, a fêmea precisa escolher qual é a folha mais adequada e, após esta seleção, precisa ainda procurar por sítios específicos na folha para ovipor (Figueiredo *et al.*, 2015). Para alguns galhadores, todo o processo de escolha precisa ser feito rapidamente, pois possuem apenas alguns dias para se reproduzir (Resh & Cardé, 2003). No nível da folha, podem existir diferenças na disponibilidade de recursos alimentares entre os possíveis sítios para a oviposição (Whitham, 1980; Bernays & Chapman, 1994), o que resulta em diferenças no sucesso da prole (Craig *et al.*, 1989). Figueiredo *et al.* (2015), por exemplo, encontraram que fêmeas de um inseto galhador de folhas do mangue-preto (*Avicennia schaueriana*) colocam os ovos próximo à nervura central das folhas, onde há mais nutrientes para a larva.

Um fator adicional de heterogeneidade ambiental é a diferença de temperatura foliar dependendo da região da folha. As galhas fornecem pouca proteção para a variação térmica (Baust *et al.*, 1979; Layne, 1991) e os insetos galhadores, em geral, suportam uma amplitude térmica limitada (Chapman, 1998). Na folha, a temperatura é maior no centro do que nas bordas (Bernays & Chapman, 1994). Além

disso, devem existir diferenças entre a temperatura foliar da parte exposta da copa de árvores e a parte interna e menos exposta, já que a face externa recebe até 90% da radiação solar incidente (Pugnaire & Valadares, 2007). Então, a temperatura foliar pode ser um dos fatores avaliados por fêmeas reprodutivas de galhadores de folha, pois estas devem procurar um sítio de oviposição onde a temperatura foliar é adequada para o desenvolvimento larval. Portanto, fêmeas adultas capazes de considerar a demanda conflitante (*trade-off*) entre a disponibilidade de recursos e a temperatura às quais a larva estará exposta terão uma prole com maior aptidão.

Neste estudo pretendemos responder como a exposição ao sol das folhas influencia a escolha do sítio de oviposição por insetos galhadores, já que uma maior exposição ao sol poderia gerar um fator adicional de aquecimento e prejudicar o desenvolvimento das larvas. Testamos a hipótese de que em folhas mais expostas ao sol, insetos galhadores colocarão preferencialmente seus ovos mais distantes da nervura central, se comparadas com folhas menos expostas.

MATERIAL & MÉTODOS

Área e sistema de estudo

Realizamos o estudo em julho de 2016 em uma porção do manguezal da praia do Guaraú (-24°22,396', -047°01,150') localizada dentro da Área de Proteção Ambiental Cananéia-Iguape-Peruíbe (APA-CIP), no litoral sul do estado de São Paulo. Como planta modelo utilizamos *Avicennia schaueriana* (Acanthaceae), uma espécie típica de manguezais sul-americanos também conhecida como mangue-preto (Lorenzi, 2009). Indivíduos de *A. schaueriana* podem alcançar de 3 a 6 m de altura (Lorenzi, 2009) e, frequentemente, suas folhas são atacadas por insetos galhadores da família Cecydomyiidae (Diptera) (Maia *et al.*, 2008).

Coleta de dados

Realizamos a amostragem em duas parcelas às margens do rio Guaraú (Figura 1a). A diferença nas áreas das duas parcelas em cada lado do rio foi necessária para que pudéssemos amostrar um número adequado de indivíduos, ou seja, árvores, cujas copas não estivessem sombreadas por outros indivíduos. Consideramos como estrato externo a porção mais elevada no gradiente vertical da copa, e como estrato interno a porção mais baixa e interna da copa. Supomos que a exposição ao sol é maior no estrato externo e menor no interno porque as fo-

lhas do estrato interno são protegidas pelas folhas acima delas (Pugnaire & Valadares, 2007) (Figura 1b). Coletamos até 10 folhas em cada um dos dois estratos da copa para cada uma das 14 árvores amostradas. Para o estrato externo, selecionamos uma área da copa que não estivesse sombreada por outras árvores, de onde amostramos as folhas galhadas. Já para o estrato interno, coletamos as folhas com galhas mais basais e internas, pois seriam as mais protegidas da exposição solar.

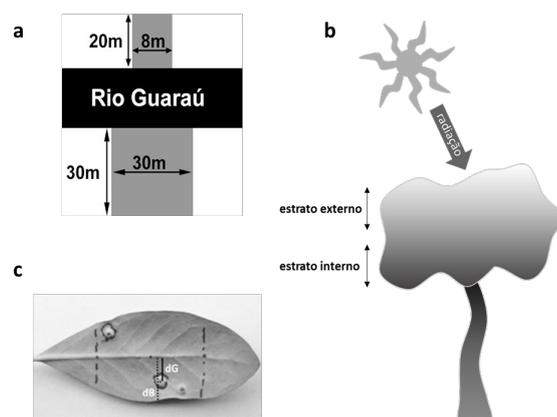


Figura 1. Esquema das áreas, estratos da copa e folhas amostrados. (a) Área da coleta onde ocorreram árvores de *Avicennia schaueriana* amostradas. (b) Estratos verticais da copa considerados: estrato externo (mais exposto ao sol) e estrato interno (menos exposto ao sol). (c) Medidas tomadas nas folhas galhadas: as linhas tracejadas delimitam a região central da folha que foi considerada, a linha pontilhada representa a distância da nervura central até a borda foliar (dB) e a linha contínua representa a distância da nervura central até a galha (dG). As galhas selecionadas para esta folha estão circuladas e, para o lado do limbo onde existiam duas galhas, a escolha foi feita por sorteio.

Dado que as folhas de *A. schaueriana* são oblongas e as partes apical e basal são próximas da nervura central ao mesmo tempo em que são próximas das bordas, para a seleção das galhas esse fator foi controlado. Para isso, delimitamos apenas uma região central correspondente a 50% do comprimento da folha porque, assim, controlamos para um possível efeito de distância entre a borda da folha e da nervura (Figura 2). Folhas que só continham galhas fora da região central foram excluídas. Como a folha de *A. schaueriana* é simétrica, cada lado do limbo possui o mesmo gradiente de temperatura e disponibilidade de recursos e, por isso, consideramos galhas localizadas em cada lado do limbo como independentes (*i.e.*, não haveria influência na escolha do sítio de oviposição de uma galha de um lado do limbo em relação ao outro). Excluímos também, para cada lado da folha, galhas em regiões com mais de três galhas ou agregações, que são conjuntos de galhas muito próximas. Esse

procedimento foi adotado pois consideramos a influência da ordem de chegada das fêmeas adultas e sua escolha do local para ovipôlar, uma vez que ao chegar até uma folha que já possuísse muitas galhas, as possibilidades de escolha para sítios de oviposição já seriam menores. Nos casos em que havia mais de uma galha, realizamos um sorteio para determinar qual seria utilizada, excluindo do sorteio as agregações. Analisamos no total 60 galhas para o estrato externo e 74 para o interno.

Análise de dados

Para cada galha selecionada, medimos a menor distância da galha até a nervura central (dG) e a menor distância entre a nervura central e a borda da folha (dB), passando por cima do centro da galha (Figura 1c). Calculamos então a distância relativa da galha à nervura central como a razão dG/dB. Essa razão pode variar de 0 (galha posicionada sobre a nervura central) a 1 (galha posicionada exatamente na borda da folha). Em seguida, como tínhamos várias folhas da mesma árvore, tiramos a média das razões dG/dB por indivíduo e por estrato. O valor médio da distância relativa da galha à nervura central indica a escolha do sítio para oviposição na folha. Desse modo, esperávamos que, no estrato externo da copa, a distância relativa da galha à nervura central fosse maior do que esta mesma razão no estrato menos exposto (*i.e.*, interno).

Como amostramos folhas de ambos os estratos para a mesma copa da árvore, nossas amostras não são independentes. Por isso, fizemos uma análise pareada de modo a controlar possíveis efeitos associados a características individuais da árvore. Obtivemos, então, a diferença entre a média das razões dG/dB par a par (*i.e.*, média do indivíduo para o estrato externo menos a média para o interno). Como estatística de interesse, utilizamos a média dessas diferenças par a par e realizamos um teste de permutação com 10.000 aleatorizações, alterando os valores das médias das razões dG/dB entre os estratos externo e interno.

RESULTADOS

Os valores para as distâncias relativas médias (*i.e.*, média das razões dG/dB) no estrato interno variaram de 0,05 até 0,62, com média de 0,36 e no estrato externo, variaram de 0,15 até 0,76, com média de 0,53 (Figura 2). Do total de árvores amostradas, 93% apresentaram um aumento da razão dG/dB do estrato interno para o externo (Figura 2). A média das diferenças calculada par a par foi de 0,156 ($p < 0,001$), isto é, no estrato externo, as

galhas estão, em média, 16% mais distantes da nervura central se comparadas ao estrato interno.

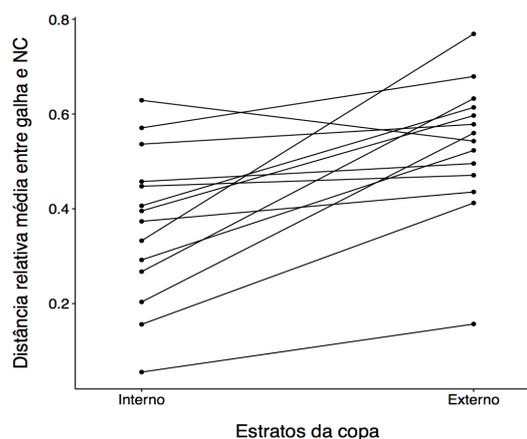


Figura 2. Distâncias relativas médias entre a nervura central (NC) e a galha em dois estratos da copa de indivíduos de *Avicennia schaueriana* ($n = 14$). As linhas conectam os valores encontrados para cada indivíduo nos dois estratos da copa.

DISCUSSÃO

Corroboramos a hipótese de que, em folhas mais expostas ao sol, insetos galhadores colocam preferencialmente seus ovos mais distantes da nervura central. Considerando que insetos galhadores ovipõem em locais que maximizam o sucesso da prole (Whitham, 1980), propomos que a distribuição heterogênea de recursos e a temperatura foliar podem explicar esse padrão. Da perspectiva de uma fêmea reprodutiva, deve existir uma demanda conflitante entre a disponibilidade de recursos e temperatura foliar, pois tanto a disponibilidade de recursos quanto a temperatura foliar aumentam quanto mais próximo da nervura central (Whitham, 1980; Bernays & Chapman, 1994). Assim, nas folhas com maior exposição solar, onde a temperatura é maior, a fêmea pode modular a seleção de seu sítio de oviposição, de modo a encontrar um equilíbrio entre temperatura foliar e disponibilidade de recursos. A possível modulação da escolha do sítio de oviposição por insetos galhadores, dependendo de condições na superfície da folha, é um exemplo do efeito de microhabitats influenciando o local de oviposição em insetos.

As condições de exposição ao sol, além de variar espacialmente nos estratos verticais da vegetação, também podem diferir ao longo do tempo (Schulze *et al.*, 2005). Essa variação pode ocorrer tanto em escalas curtas, como pela passagem de uma nuvem que pode causar uma variação de até 10 °C na temperatura corporal de insetos, quanto em escalas temporais maiores (Resh & Cardé, 2003).

Ao longo do ano, uma mesma região na qual a radiação é muito alta em determinada estação (e.g., verão), poderia representar uma condição com radiação limitada em outro momento (e.g., inverno). Nesse cenário, é possível imaginar uma variação sazonal na existência da demanda conflitante para a larva entre obtenção de recursos e manutenção da temperatura. No inverno, as larvas não teriam custos em estar próximas da nervura central em folhas mais expostas ao sol e, então, a demanda conflitante poderia deixar de existir. Em épocas frias, haveria ainda a possibilidade de que as larvas precisassem ficar próximas à nervura central para manter sua temperatura. Portanto, estudos futuros podem investigar como a capacidade de resposta do comportamento de seleção de sítios varia não só espacialmente, mas também sazonalmente.

A falta de escolha de sítios de oviposição em situações com variação de temperatura pode ter um custo alto na aptidão da prole, como foi observado para a mosca *Drosophila melanogaster*, pois ovos colocados em partes da fruta podre que esquentam muito podem chegar a temperaturas letais para as larvas (Feder *et al.*, 1997). Um exemplo contrário pode ser observado em tartarugas marinhas, cujas fêmeas reprodutivas escolhem o substrato para enterrar seus ovos segundo a umidade e a temperatura como uma resposta da razão sexual (Wilson, 1998). Similar ao que acontece em tartarugas marinhas, evidenciamos a capacidade das fêmeas adultas de galhadores de ter ajustes finos na escolha dos sítios de oviposição dependendo das condições ambientais, como a exposição ao sol e, por consequência, da temperatura que pode variar ao longo do ano.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Vinicius e à Diana pela orientação e ajuda com todo o trabalho, à Cris por ter pensado no projeto, ao grupo “Galhas da Cris” por terem auxiliado na coleta e aos professores Glauco e Billy pela ajuda em campo e pelas discussões.

REFERÊNCIAS

- Baust, J.G.; A. Grandee; G. Condon & R.E. Morrissey. 1979. The diversity of overwintering strategies utilized by separate populations of gall insects. *Physiological Zoology*, 52:572-580.
- Bernays, E.A. & R.F. Chapman. 1994. *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall, New York.
- Brown, G.P. & R. Shine. 2005. Nesting snakes (*Tropidonophis mairii*, Colubridae) selectively oviposit in sites that provide evidence of previous successful hatching. *Canadian Journal of Zoology*, 83:1134-1137.
- Chapman, R.F. 1998. *The insects: structure and function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cook, J.M. & J.Y. Rasplus. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology & Evolution*, 18:241-248.
- Craig, T.P.; J.K. Itami & P.W. Prince. 1989. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology*, 70:1691-1699.
- Deeming, D.C. & M.W.J. Ferguson. 1991. Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptiles and birds, pp. 147–171. Em: *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Feder, M.E.; N. Blair & H. Figueiras. 1997. Oviposition site selection: unresponsiveness of *Drosophila* to cues of potential thermal stress. *Animal Behaviour*, 53:585–588
- Figueiredo, A.; D. Mori; G. Marin & L. Novara. 2015. 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; G.S. Requena; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Huey, R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist*, 137:91-115.
- Layne, J.R. Jr. 1991. Microclimate variability and the eurythermic nature of goldenrod gall fly (*Eurosta solidaginis*) larvae (Diptera: Tephritidae). *Canadian Journal of Zoology*, 69:614-617.
- Lorenzi, H. 2009. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa, São Paulo.
- Maia, V.C.; M.A.G. Magenta & S.E. Martins. 2008. Ocorrência e caracterização de galhas de insetos em áreas de restinga de Bertioga (São Paulo, Brasil). *Biota Neotropica*, 8:167-197.
- Martin, T.E. 2001. Abiotic versus biotic influences on habitat selection of coexisting species: climate change impacts? *Ecology*, 82:175-188.
- Mezquida, E.T. 2004. Nest site selection and nesting success of five species of passerines in a South American open *Prosopis* woodland. *Journal of Ornithology*, 145:16–22.

- Muth, A. 1980. Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations. *Ecology*, 61:1335–1343.
- Osses, F.; E.G. Martins & G. Machado. 2008. Oviposition site selection by the bromeliad-dweller harvestman *Bourguyia hamata* (Arachnida: Opiliones). *Journal of Ethology*, 26:233-241.
- Packard, G.C. & M.J. Packard. 1988. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, pp. 523–605. Em: *Biology of the Reptilia* (C. Gans; R.B. Huey & A.R. Liss, eds.). Academic Press, New York.
- Potts, S. & P. Willmer. 1997. Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground-nesting halictine bee. *Ecological Entomology*, 22:319–328.
- Pugnaire, F. & F. Valladares. 2007. *Functional plant ecology*. CRC Press, Florida.
- Resh, V.H. & R.T. Cardé. 2003. *Encyclopedia of insects*. Elsevier Science, New York.
- Schoonhoven, L.M.; J.J.A. van Loon & M. Dicke. 2005. Plant structure: the solidity of anti-herbivore protection, pp. 29-48. Em: *Insect-plant biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Schulze, E.D.; E. Beck & K.M. Hohenstein. 2005. *Plant ecology*. Springer, Berlin.
- Stone, G.N. & K. Schonrogge. 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18:512-522.
- Whitham, T.G. 1980. The theory of habitat selection examined and extended using *Pemphigus* aphids. *American Naturalist*, 115:449-466.
- Wilson, D.S. 1998. Nest-site selection: microhabitat variation and its effects on the survival of turtle embryos. *Ecology*, 79:1884-1892.

Orientação: Vinícius Caldart & Diana Garcia