



Proteção não é de graça: variação na quantidade de alimento oferecido para as formigas modula a proteção recebida em espécies de *Cecropia* (Urticaceae)

Adriana Acero Murcia, Louise Alissa, Renan Parmigiani & Vinícius Leonardo Biffi

RESUMO: Custos e benefícios associados ao mutualismo variam de acordo com a disponibilidade de recursos. *Cecropia glazioui* e *C. pachystachya* podem se associar a formigas *Azteca*, mas essa associação é mais comum em *C. glazioui*. Analisamos como a diferença de proteção provida por formigas *Azteca* está relacionada com a qualidade dos recursos oferecidos por *C. glazioui* e *C. pachystachya*. Em cada indivíduo de *Cecropia*, quantificamos a quantidade de recurso alimentar oferecida para formigas e a facilidade no estabelecimento da colônia. Para isso, medimos o número de corpúsculos müllerianos presentes e a espessura da parede do meristema apical, respectivamente. Encontramos que *C. glazioui* possui mais corpúsculos que *C. pachystachya*, mas não há diferença na espessura do meristema apical entre as duas espécies. Concluimos que o custo para estabelecimento da colônia deve ser igual nas duas espécies de *Cecropia*, e que o fator determinante para que as formigas permaneçam na planta é o recurso alimentar oferecido.

PALAVRAS-CHAVE: *Azteca*, corpúsculos müllerianos, interações ecológicas, mutualismo, qualidade de recurso.

INTRODUÇÃO

O mutualismo é uma interação interespecífica que, historicamente, foi vista como uma relação de altruísmo entre as partes. Atualmente, há evidências de que o mutualismo é uma exploração mútua entre os parceiros que gera um benefício para ambos, apesar de haver custos associados (Bronstein, 1994; Bshary *et al.*, 2015). Normalmente, um produto ou serviço pouco custoso para um organismo é trocado por um outro que lhe é caro. Porém, o custo de produzir um produto ou serviço pode variar de acordo com a disponibilidade de recursos, tanto ao longo do tempo quanto do espaço. Sendo assim, a relação pode se tornar assimétrica até deixar de ser benéfica para um dos parceiros (Bronstein, 1994; Rico-Gray *et al.*, 2006).

Na interação mutualista do sistema formiga-planta, as formigas obtêm recompensas, que podem se tratar de oferta de alimento, abrigo e sítios de nidificação na planta. A planta, por sua vez, pode se beneficiar de serviços de proteção, dispersão de sementes e polinização providos pela formiga (Bronstein, 1998). Um exemplo é o de formigas que se alimentam do arilo de sementes e, ao fazer isso, dispersam as sementes para longe da planta-mãe (Bohning-Guese, 1999). Outro exemplo é o de formigas que estabelecem suas colônias dentro da planta e, ao defenderem sua colônia, acabam defendendo também a planta hospedeira (Rico-

-Gray *et al.*, 2006).

Plantas do gênero *Cecropia* (Urticaceae) estão frequentemente associadas a formigas do gênero *Azteca*. Os indivíduos de *Cecropia* produzem corpúsculos müllerianos, que são ricos em glicogênio, lipídios e proteínas, que servem como fonte de alimento para as formigas (Beattie, 1985). Além disso, a maioria das espécies de *Cecropia* possuem espaço no interior dos colmos do caule, que são utilizados pelas formigas como sítio de nidificação para o estabelecimento da colônia. A colonização de um indivíduo de *Cecropia* se dá depois que ele é visitado e reconhecido pela formiga rainha. Para isso, a formiga rainha precisa furar o meristema apical para penetrar no interior do colmo. Adicionalmente, a expansão da colônia exige que as divisões entre os colmos também sejam perfuradas (Beattie, 1985). Em contrapartida, as formigas *Azteca* reagem defendendo o seu ninho (a planta) frente a herbívoros que consomem as folhas de *Cecropia*, além de removerem plantas parasitas que alcançam a planta hospedeira (Janzen, 1969; Azevedo *et al.*, 2011; Bshary *et al.*, 2015).

Na Mata Atlântica paulista, existem duas espécies de *Cecropia* associadas a formigas *Azteca*. Estudos anteriores apontaram que formigas *Azteca* encontram-se mais frequentemente associadas a

C. glaziovii do que a *C. pachystachya*, além de exibirem maior comportamento de defesa em *C. glaziovii* (Mello, 2012; Fadil, 2013). Mello (2012) observou que infestações de lianas são mais comuns em *C. pachystachya*, e relacionou este resultado com o fato das formigas presentes em *C. glaziovii* removerem lianas. Mesmo quando ambas as espécies estavam ocupadas por formigas, a infestação por lianas foi maior em *C. pachystachya* do que em *C. glaziovii*.

O objetivo do nosso trabalho foi analisar como a diferença de proteção provida por formigas pode estar relacionada com a qualidade das recompensas produzidas por *C. glaziovii* e *C. pachystachya*. Dado que indivíduos de *C. glaziovii* são encontrados mais frequentemente associadas com formigas *Azteca* e que, nesta espécie, as formigas exibem comportamentos mais defensivos, nossas hipóteses são que indivíduos de *C. glaziovii* oferecem (1) recursos alimentares em maior quantidade e (2) menor custo de estabelecimento da colônia quando comparados com *C. pachystachya*.

MATERIAL & MÉTODOS

Coleta de dados

Para encontrar indivíduos de *C. glaziovii* e *C. pachystachya*, realizamos uma busca ativa no bairro do Guaraú, município de Peruíbe, São Paulo. As duas espécies do gênero *Cecropia* podem ser diferenciadas pela coloração das brácteas que recobrem a gema apical, sendo que *C. glaziovii* possui brácteas de coloração avermelhada, enquanto que *C. pachystachya* possui brácteas de coloração branca esverdeada. Padronizamos que as plantas utilizadas deveriam ser maiores que 1,5 m e possuir triquílias ativas. Amostramos 11 indivíduos de cada espécie. Nossa previsão para a primeira hipótese é que *C. glaziovii* deve possuir um maior número de corpúsculos müllerianos em comparação a *C. pachystachya*. A previsão para nossa segunda hipótese é que *C. glaziovii* deve possuir a parede do meristema apical menos espessa do que *C. pachystachya*. Meristemas menos espessos devem oferecer menor custo para o estabelecimento da colônia.

Como o número de corpúsculos müllerianos na superfície das triquílias poderia sofrer influência do consumo pelas formigas, medimos a produção desses corpúsculos contabilizando apenas aqueles que ainda se encontravam dentro das triquílias. Para obter os corpúsculos, pressionamos ao redor da triquília e contamos o número de corpúsculos exteriorizados. Realizamos esse procedimento

na triquília das três folhas mais apicais de cada indivíduo, uma vez que estas folhas são as que possuem as triquílias mais ativas. Usamos o maior valor dentre as três medições, pois acreditamos que seria um valor mais representativo do potencial de produção de corpúsculos do indivíduo. Para obter os valores de espessura do meristema apical de cada indivíduo, removemos uma porção da parede do meristema (aproximadamente 1 cm²) e medimos sua espessura utilizando um paquímetro com precisão de 0,01 mm.

Análise estatística

Para testar nossas previsões, realizamos dois testes de significância. No primeiro, testamos a diferença das médias do número de corpúsculos müllerianos entre *C. pachystachya* e *C. glaziovii* aleatorizando os valores do número de corpúsculos entre as espécies com 5.000 permutações dos dados obtidos. Já no segundo, testamos a diferença das médias de espessura entre as duas espécies, aleatorizando os valores de espessura, também com 5.000 permutações dos dados obtidos. Em ambos os testes, o valor de p corresponde à chance de resultados iguais ou mais extremos que os obtidos serem gerados ao acaso.

RESULTADOS

O número médio de corpúsculos müllerianos encontrado em *C. glaziovii* foi quase o dobro do que o número médio encontrado em *C. pachystachya* ($p = 0,022$; Figura 1). A espessura média do meristema apical de *C. glaziovii* não foi diferente da espessura média de *C. pachystachya* ($p = 0,55$; Figura 2).

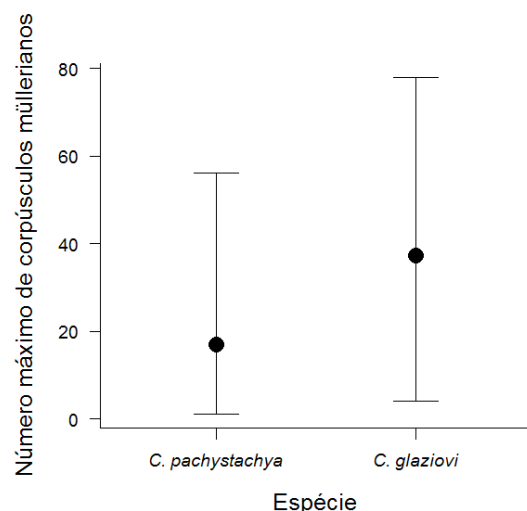


Figura 1. Número máximo de corpúsculos müllerianos por indivíduo para *Cecropia pachystachya* e *C. glaziovii*. Os pontos representam as médias e as linhas representam a amplitude para cada espécie.

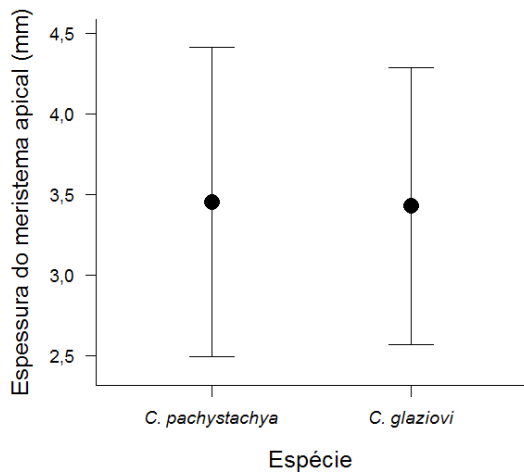


Figura 2. Espessura do meristema apical para *Cecropia pachystachya* e *C. glaziovii*. Os pontos representam as médias e as linhas representam o desvio-padrão para cada espécie.

DISCUSSÃO

Encontramos que *C. glaziovii* oferece uma maior quantidade de recompensa para seus parceiros mutualistas quando comparado com *C. pachystachya*. Nossos dados mostram que o oferecimento do recurso alimentar e agressividade de defesa estão aumentando juntos (Fadil, 2013). Encontramos também que não há diferença na facilidade de acesso ao sítio de nidificação entre as duas espécies de *Cecropia*, ou seja, este fator, de forma geral, não parece limitar a interação mutualista entre *Azteca* e *Cecropia*. Outros estudos sugerem que espaço dentro do colmo pode influenciar a qualidade do ninho, podendo abrigar um maior número de formigas (Delabie *et al.*, 2003; Rico-Gray *et al.*, 2006). Nossos resultados, porém, indicam que, na interação entre *Azteca* e *Cecropia*, o recurso alimentar é mais importante que o acesso ao sítio de nidificação.

Formigas forrageiam próximo à colônia e dependem da disponibilidade de recursos no local para sobreviver. Para as formigas, o fato de a disponibilidade de alimento ser constante ao longo do tempo e estar perto de onde nidificam é altamente vantajoso (Delabie *et al.*, 2003). Portanto, um indivíduo de *Cecropia* que produza mais alimento irá atrair mais formigas. Se um indivíduo não produz alimento suficiente, as formigas deixam o ninho e vão colonizar uma nova planta (Rico-Gray *et al.*, 2006; Bshary *et al.*, 2016). Observamos abandono dos ninhos nas *Cecropia* pelas formigas em campo, sendo necessário estudos futuros para avaliar se

este abandono está ocorrendo pela pouca oferta de alimento por parte da planta.

Por serem congêneres e simpátricas, ambas as espécies de *Cecropia* deveriam estar sob pressões de herbivoria e parasitismo por lianas muito parecidas (Webb *et al.*, 2002). É provável que cada uma das espécies adote diferentes estratégias para se proteger do ataque de inimigos naturais. *Cecropia pachystachya* deposita cera em suas folhas, o que a protege do ataque dos herbívoros, enquanto que *C. glaziovii* contém antocianinas em suas folhas, o que dificulta o consumo por herbívoros, mas não impede um primeiro ataque que danifique a folha (L. Leal, comunicação pessoal.). Essa defasagem de proteção contra herbívoros por parte da *C. glaziovii* possivelmente a favoreceu o surgimento de mais uma estratégia de defesa. Como a evolução da interação de mutualismo entre plantas e formigas pode ser mediada por outras interações ecológicas (Beattie *et al.*, 1985), e dada as diferentes estratégias contra a herbivoria em cada espécie, é razoável supor que a herbivoria modula a interação entre as formigas e as plantas.

Concluimos que a facilidade de acesso aos sítios de nidificação não é um fator que interfere para um comportamento de defesa diferencial das formigas nas espécies de *Cecropia*. Por outro lado, a quantidade de recompensa em forma de alimento oferecida por *Cecropia*, modula o serviço de proteção prestado pelas formigas. A relação planta-formiga está estreitamente relacionada com a vulnerabilidade da planta aos herbívoros.

REFERÊNCIAS

- Azevedo, T.; E. Santana.; M. Moutinho & P. Lemos. 2011. Para onde eu vou: *Cecropia pachystachya* (Urticaceae) direciona formigas mutualistas para folhas mais jovens. Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado, P.I.K.L. Prado & Adriana Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Beattie, A. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Böhning-Gaese, K.; B.H. Gaese & S.B. Rabemantsoa. 1999. Importance of primary and secondary seed dispersal in the malagasy tree *Commiphora guillaumini*. *Ecology*, 80:821-832.
- Bronstein, J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 9:214-217.
- Bronstein, J.L. 1998. The contribution of ant-plant

- protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica*, 30:150-161.
- Bshary, R.; K. Zuberbühler & C.P. Schaik. 2015. Why mutual helping in most natural systems is neither conflict-free nor based on maximal conflict. *Philosophical Transactions of Royal Society, Series B*, 371:1-10.
- Delabie, J.H.C.; M. Ospina & G. Zabala. 2003. Relaciones entre hormigas y planta: una introducción, pp. 181-197 Em: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical* (F. Fernández, ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humbolt, Colômbia.
- 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
- Janzen, D.H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology*, 50:147-153.
- 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
- Rico-Gray, V. & P.S. Oliveira. 2006. *The ecology and evolution of ant plant interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Webb, C.O.; D.D. Ackerly; M.A. McPeck & M.J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:475-505.

Orientação: Laura Leal & Monique N. Simon