



A dispersão de sementes por formigas não induz maior investimento em recompensas por *Paullinia weimaniaefolia* (Sapindaceae)

Maria Gabriela Kiss, Neliton Ricardo Freitas Lara,
Karina Campos Tisovec Dufner & Renan Parmigiani

RESUMO: A dispersão de sementes confere vantagens às plantas, sendo realizada por diferentes agentes. Conforme o agente biótico, as plantas investem em diferentes estruturas de atração e recompensa. Formigas são atraídas pelo arilo da semente, que tem maior qualidade nutricional na porção inferior da copa, onde sofre menos oxidação pelo sol e deve ser mais atrativo. Diante disso, esperamos que a planta invista mais na produção de recompensas nas sementes que mais atraem as formigas. Medimos a diferença da razão arilo/semente nas porções inferior e superior da copa de indivíduos de uma planta de restinga que tem formigas como dispersores secundários. A média das diferenças entre as porções não foi significativa, porém encontramos uma alta razão de arilo. Em ambientes com pouco recurso, os benefícios da interação planta-formiga devem ser maiores para ambas as espécies e as plantas podem competir pelo serviço realizado pelas formigas.

PALAVRAS-CHAVE: alocação de recursos, dispersão primária, dispersão secundária, mirmecocoria, *Paullinia*.

INTRODUÇÃO

A dispersão de sementes é um processo importante para as plantas, pois permite uma ampliação da distribuição espacial dos seus descendentes, diminuindo a mortalidade de sementes decorrente de processos denso-dependentes, como a competição intraespecífica e o ataque por patógenos e predadores (Janzen, 1970; Connell, 1971). Além de reduzir os efeitos denso-dependentes, a dispersão da semente permite sua chegada até locais cujo hábitat pode ser mais propício ao seu desenvolvimento do que locais próximos da planta-mãe. Essa chegada até habitat adequado pode ser favorecido pela dispersão direcional, quando a dispersão das sementes pelos agentes dispersores não se dá de forma aleatória (Howe & Smallwood, 1982). Tanto a diminuição dos efeitos negativos de permanecer ao lado da planta-mãe, quanto a dispersão direcional até habitats adequados, aumentam as chances da semente germinar e da futura plântula ter um estabelecimento bem sucedido e sobreviver até sua reprodução.

De forma geral, a dispersão por animais pode compreender duas etapas: (1) dispersão primária, quando o agente dispersor retira a semente diretamente da planta e (2) dispersão secundária, quando um segundo agente dispersa a semente que já foi retirada pelo primeiro dispersor (Bohning-Gase, 1999; Burslem *et al.*, 2005). Como é vantajoso para

a planta aumentar as chances de dispersão das suas sementes, muitas investem em estruturas de atração e recompensas tanto para dispersores primários quanto secundários. Vale destacar, porém, que diferentes agentes dispersores podem ser atraídos por estruturas com características específicas, tais como cor e cheiro, ou ter como recompensa diferentes substâncias lipídicas, gordurosas ou açucaradas (Burslem *et al.*, 2005). Desse modo, a depender das características do dispersor (primário ou secundário), das suas estratégias de forrageio e de suas preferências alimentares, a alocação de recursos da planta pode ocorrer em diferentes estruturas de atração e recompensas (Bawa *et al.*, 1987; Burslem *et al.*, 2005).

Dentre os dispersores, as formigas representam um grupo importante, que pode atuar como agente primário ou secundário. Existem mais de 11.000 espécies de plantas mirmecocóricas (dispersas por formigas) e cerca de 100 espécies de formigas que desempenham esta função (Warren II & Giladi, 2014). Plantas mirmecocóricas normalmente investem em compostos químicos de alta qualidade nutricional para as formigas, tais como proteínas e lipídios presentes nos frutos, ou em estruturas associadas às sementes, como o elaiossomo e o arilo, que atraem formigas não-granívoras (Gomez *et al.*, 2005). Nos casos em que as formigas atuam como

dispersores secundários e aves como dispersores primários, as aves são atraídas pela visão e devem acessar preferencialmente as sementes das porções superiores da copa. Espera-se, portanto, que a alocação de recursos em atração e recompensa para as aves seja maior nas porções superiores da copa. Por outro lado, as formigas, que atuam como dispersoras secundárias, forrageiam mais frequentemente frutos que estão no chão ou que estão em ramos inferiores nas plantas (Lach *et al.*, 2010). Sabe-se que frutos e sementes localizados na porção superior da copa estão sob uma maior exposição solar e isso pode reduzir a qualidade nutricional do arilo consumido pelas formigas em virtude da oxidação (L. Leal, comunicação pessoal). Desse modo, mesmo que todas as sementes não dispersadas pelas aves cheguem ao chão, as formigas devem dispersar preferencialmente as sementes provenientes de frutos da porção inferior, mais sombreada, uma vez que a qualidade do arilo deve ser maior.

Estratégias de alocação de recursos que maximizam a atração dos dispersores de sementes devem ser favorecidas e essas estratégias podem envolver alocação diferencial entre módulos da planta, tais como ramos (Kroon *et al.*, 2004). Assim, nosso trabalho teve como objetivo entender como o tipo de dispersor influencia a alocação de recursos em estruturas de recompensas em plantas. Esperamos que uma planta dispersa secundariamente por formigas invista mais na produção de recompensas nas sementes que mais atraem estes dispersores.

MATERIAL & MÉTODOS

Sistema de estudo

Paullinia weimaniaefolia, conhecida popularmente como cipó-sangue ou guaraná-arbustivo-da-praia, é uma espécie da família Sapindaceae (Assunção & Nascimento, 2000) que possui dispersão primária realizada por aves e dispersão secundária realizada por formigas. Por ocorrerem na restinga arbustiva, indivíduos de *P. weimaniaefolia* estão expostos a altas incidência de radiação solar e, por isso, os efeitos da oxidação nos arilos de sementes localizadas nas porções superiores da copa são mais acentuados do que as localizadas nas porções inferiores (Figura 1a, b).

Área de estudo e coleta de dados

Realizamos o estudo em uma região de restinga arbustiva localizada no bairro do Guaraú (24°36'90"S, 47°01'92"O), município de Peruíbe, São Paulo. A coleta ocorreu por meio de busca

ativa ao longo de uma trilha de aproximadamente 150 m, na qual selecionamos os indivíduos de *P. weimaniaefolia* que possuíam infrutescências tanto na porção superior ensolarada (PS) como na porção inferior sombreada (PI) da copa (Figura 1a). Após a seleção das plantas, coletamos de duas a cinco infrutescências de cada uma das porções da copa de cada indivíduo. Selecionamos aleatoriamente quatro frutos de cada porção por indivíduo, dos quais retiramos as sementes. Fotografamos o lado que continha o hilo de cada uma das sementes, de modo que todas as fotografias fossem tiradas a partir do mesmo ângulo. Usando o programa *ImageJ*, obtivemos as medidas do comprimento da semente e do comprimento do arilo de cada semente (Figura 1c).



Figura 1. (a) Exemplo de indivíduo de *Paullinia weimaniaefolia* demonstrando suas porções superior ensolarada e inferior sombreada. (b) Ramo com infrutescências e frutos. (c) Semente com arilo branco: a seta vermelha indica o comprimento da semente e a seta preta indica o comprimento do arilo.

Análise dos dados

Medimos a razão do comprimento do arilo em relação ao comprimento total da semente (razão arilo/semente) e calculamos as médias das razões arilo/semente das quatro sementes selecionadas em cada uma das porções da copa. Medimos as diferenças entre essas médias de forma pareada entre PI e PS para cada indivíduo, controlando possíveis efeitos da variação ambiental e genética entre os indivíduos. Em seguida, calculamos a média das diferenças, que usamos como estatística de interesse. Esperávamos que, em cada indivíduo, sementes localizadas na PI teriam uma média da razão arilo/semente maior do que sementes localizadas na PS. Para testar essa previsão, realizamos

um teste de significância por permutação no qual as razões arilo/semente entre as porções da copa foram permutadas 10.000 vezes dentro de cada indivíduo. Assim, obtivemos uma distribuição da média das diferenças de razão arilo/semente entre PI e PS sob um cenário nulo. Consideramos a média das diferenças significativa somente se sua probabilidade de ocorrência no cenário nulo foi igual ou menor a 5%.

RESULTADOS

Amostramos 21 indivíduos de *P. weimaniaefolia*. As sementes da porção inferior da copa tiveram comprimento médio de $0,65 \pm 0,13$ cm (média \pm desvio padrão) e comprimento médio de arilo de $0,46 \pm 0,12$ cm. Já as sementes da porção superior da copa tiveram comprimento médio de $0,62 \pm 0,12$ cm e comprimento médio de arilo de $0,44 \pm 0,11$ cm. As médias das razões arilo/semente foram de $0,70 \pm 0,07$ para a porção inferior e de $0,70 \pm 0,09$ para a porção superior. A média das diferenças observada entre PI e a PS foi de 0,224 e, se comparado à distribuição em um cenário nulo, este valor não foi significativo ($p = 0,53$; Figura 2)

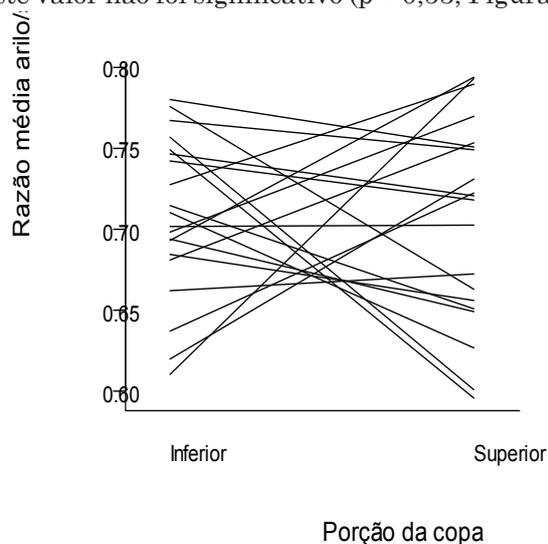


Figura 2. Razão média do comprimento do arilo/comprimento da semente em relação à porção da copa na qual as sementes foram amostradas. Cada linha representa um indivíduo de *Paullinia weimaniaefolia* ($n = 21$).

DISCUSSÃO

A razão média de arilo/semente não diferiu entre as porções inferior e superior dos indivíduos de *P. weimaniaefolia*. Contudo, a razão foi elevada em ambas as porções da copa se comparada a outra espécie do mesmo gênero (Perdiz *et al.*, 2012), o que sugere que formigas devem ter um papel importante na dispersão da espécie estudada aqui. Nossa

hipótese de que o agente dispersor iria influenciar o aumento na alocação de recursos nas sementes que mais os atraem foi refutada. Entretanto, outros fatores podem influenciar a alocação de recursos em estruturas atrativas ou de recompensa, como por exemplo, condições ambientais e interações bióticas.

A disponibilidade de nutrientes no ambiente pode ser um fator importante para determinar a alocação de recursos. Em ambientes com pouca disponibilidade de nutrientes, como os solos da restinga (Tonhasca, 2005), as plantas necessitam que suas sementes tenham mais chances de alcançar locais propícios ao seu desenvolvimento. Ninhos de formigas representam um ambiente favorável para a germinação de sementes, pois acumulam mais matéria orgânica e controlam a amplitude da umidade e da temperatura (Howe & Smallwood, 1982; Bohning-Gase *et al.*, 1999). Como formigas dispersam as sementes de forma direcional, levando-as para próximas dos seus ninhos (Pizo & Oliveira, 1998), o investimento em estruturas atrativas e recompensas, independente da porção da copa na qual se encontra, pode representar uma grande vantagem reprodutiva para a planta. Logo, em ambientes pobres em nutrientes, é importante para a planta alocar recursos atrativos e de recompensa igualmente entre porções mais ou menos associadas às formigas.

Em ambientes onde os recursos são limitantes e o investimento em arilo é uma estratégia importante que aumenta a dispersão das plantas, várias espécies desenvolveram essa mesma estratégia de atração (Marques & Duleba, 2004). Segundo Howe & Smallwood (1982), plantas podem aumentar a disponibilidade de arilo em suas sementes para as formigas de forma a superar os seus competidores na atração destes agentes dispersores. Assim, o grande investimento em arilo por toda a copa da planta pode ser resultado da competição entre plantas pelo serviço do dispersor.

Como há pouca quantidade de serrapilheira na restinga, há um déficit nutricional para formigas que habitam este ambiente (Tonhasca, 2005), de modo que o arilo se torna um importante complemento para a sua dieta (Pizo & Oliveira, 1998). Uma das principais contribuições do arilo para as formigas é que as colônias que têm este tipo de alimento em sua dieta possuem maior aptidão (Bottcher & Oliveira, 2014). Assim, inferimos que no nosso ambiente de estudo, pobre em nutrientes, as formigas são muito dependentes do arilo das plantas. Como registrado por Bohning-Gaese *et al.* (1999), formigas coletam sementes com arilos mesmo quando tais sementes foram manuseadas e danificadas

por frugívoros. Logo, é razoável supor que o arilo das sementes da porção superior, mesmo com a oxidação do sol, será consumido pelas formigas e, como consequência, as sementes serão dispersas.

Em conclusão, o agente dispersor não influenciou o aumento na alocação de recursos nas sementes que o atraem. No entanto, o grande investimento em arilo observado em indivíduos de *P. weimaniaefolia* como um todo sugere uma influência do dispersor secundário. Dada a pouca disponibilidade de recursos no ambiente de restinga, as formigas necessitam do complemento nutricional provido pelo arilo e a planta da dispersão direcional para locais ricos em matéria orgânica como os ninhos das formigas. Desse modo, assim como observado para a relação formiga-planta, a força da interação entre planta e dispersores pode ser modulada por fatores ambientais. Além disso, a competição entre plantas pelo serviço do dispersor poderia também influenciar a alocação de recursos em estruturas atrativas ou de recompensa para os agentes dispersores alvo.

REFERÊNCIAS

- Assumpção, J. & M.T. Nascimento. 2000. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grusai/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasiliensis*, 14:301-315.
- Bawa, K.S.; P.S. Ashton; R.B. Primack; J. Terborgh; S.M. Nor; F.S.P. Ng & M. Hadley. 1987. *Reproductive ecology of tropical forest plants - Research insights and management*. Biology International, Bangi.
- Bohning-Gase, 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.
- Bottcher, C. & P.S. Oliveira. 2014. Consumption of lipid-rich seed arils improves larval development in a Neotropical primarily carnivorous ant, *Odontomachus chelifer* (Ponerinae). *Journal of Tropical Ecology*, 30:621-624.
- Burslem, D.F.R.P.; M.A. Pinard & S.E. Hartley. 2005. *Biotic interactions in the tropics- Their role in the maintenance of species diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees, pp. 298-312. Em: *Dynamics of populations* (P.J. Den Boer & G. Gradwell, eds.). PUDOC, Wageningen.
- Gomez, C. & X. Espadaler. 2005. Ant behaviour and seed morphology: a missing link of myrmecochory. *Oecologia*, 146:244-246.
- Howe, H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:201-228.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalists*, 104:501-528.
- Kroon, H.; H. Huber; J.F. Stuefer & J.M. van Groenendael. 2004. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166:73-82.
- Lach, L.; C.L. Parr & K.L. Abbott. 2010. *Ant ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Marques, O.A.V. & W. Duleba. 2004. *Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna*. Editora Holos, Ribeirão Preto.
- Perdiz, R. de O.; A.M. Amorim & M.S. Ferrucci. 2012. *Paullinia unifoliolata*, a remarkable new species of Sapindaceae from the Atlantic Forest of southern Bahia, Brazil. *Brittonia*, 64:114-118.
- Pizo, M.A. & P.S. Oliveira. 1998. Interaction between ants and seeds of a non-myrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic Forest of southeast Brazil. *American Journal of Botany*, 85:669-674.
- Tonhasca, A. 2005. *Ecologia e história natural da Mata Atlântica*. Editora Interciência, São Paulo.
- Warren II, R.J. & I. Giladi. 2014. Ant-mediated seed dispersal: a few ant species (Hymenoptera: Formicidae) benefit many plants. *Myrmecological News*, 20:129-140.

Orientação: Letícia Zimback & Adrian González