



# Ausência de facilitação entre plantas providas e desprovidas de defesa física em agrupamentos

Lygia Del Matto, Luanne Caires, Andrés Rojas & Adriana Acero

**RESUMO:** Quando em agrupamentos heterospecíficos, plantas podem estar envolvidas em interações de facilitação, incluindo a proteção contra herbivoria conferida por indivíduos que possuem estruturas de defesa, como tricomas, espinhos e metabólitos secundários, que repelem os herbívoros do local. Investigamos se plantas em agrupamentos com presença de *Clidemia capitellata*, uma planta com tricomas glandulares, são menos consumidas por herbívoros do que plantas que ocorrem isoladamente. Amostramos folhas de indivíduos de 14 espécies que ocorriam isoladamente e em agrupamentos com *C. capitellata* e calculamos a diferença de consumo foliar nas duas situações. O consumo foliar não diferiu entre os indivíduos com ocorrência isolada ou em agrupamento, indicando que a presença de *C. capitellata* não protege as demais plantas contra danos causados por herbívoros. Isso pode estar relacionado à presença de defesas próprias nas espécies associadas ou à preferência de herbívoros generalistas por plantas com menos defesas em meio a plantas com mais defesas.

**PALAVRAS-CHAVE:** *Clidemia capitellata*, defesas físicas, facilitação, herbivoria, tricomas glandulares.

## INTRODUÇÃO

Interações de facilitação são definidas como interações positivas que ocorrem entre plantas em que um dos indivíduos é beneficiado e o outro não é prejudicado (Brooker *et al.*, 2008; Bonanomi *et al.*, 2011). Um dos mecanismos de facilitação é a redução da fotoinibição e da perda de água como resultado do sombreamento, uma vez que a temperatura é reduzida sob as folhas dos indivíduos facilitadores quando comparada à temperatura em áreas abertas (Bader *et al.*, 2007; Shumway, 2000). Outro mecanismo é a proteção contra o vento, quando a barreira física promovida pela presença de um indivíduo reduz o efeito do vento sobre indivíduos espacialmente associados ao facilitador (Callaway *et al.*, 2002). Ainda, a presença de espécies facilitadoras pode resultar no aumento local de recursos como nitrogênio, seja pela associação da espécie facilitadora com microorganismos fixadores de nitrogênio seja pela decomposição da serapilheira produzida pela espécie facilitadora (Maestre *et al.*, 2009).

Os mecanismos de facilitação também podem envolver a proteção contra herbívoros pela associação com plantas menos palatáveis ou que dificultam o forrageio dos herbívoros (Rebollo *et al.*, 2002; Kunstler *et al.*, 2006). Plantas que possuem estruturas de defesa tanto físicas quanto químicas, como tricomas, espinhos, ceras, ligninas ou compostos ricos em carbono, têm sua palatabilidade e a digestibilidade reduzida (Hanley *et al.*, 2007). Além

disso, o acesso dos herbívoros aos recursos foliares de plantas com defesas físicas pode ser dificultado, uma vez que estruturas como tricomas e espinhos podem representar obstáculos ao deslocamento de herbívoros, especialmente generalistas e de pequeno porte, como muitos insetos (Bernays & Chapman, 1994). Como os herbívoros tendem a preferir áreas de forrageio em que o investimento energético em busca, manipulação e digestão do recurso é baixo (Kamil *et al.*, 1987; Barbosa *et al.*, 2010), em áreas onde há maior quantidade de plantas com defesas físicas, o forrageio de herbívoros generalistas deve ser menor, reduzindo a pressão de herbivoria sobre outras espécies situadas nestas áreas. Plantas com defesas físicas seriam, portanto, facilitadoras de outras plantas que ocorrem espacialmente associadas a elas em agrupamentos.

*Clidemia capitellata* (Melastomataceae) é uma espécie cujas folhas são cobertas por abundantes tricomas glandulares que liberam compostos viscosos que potencializam a defesa física e dificultam a mobilidade de herbívoros de pequeno porte (Goldenberg *et al.*, 2005). Indivíduos de *C. capitellata* geralmente ocorrem em agrupamentos (moitas) e, por possuírem defesas físicas, podem beneficiar espécies que ocorrem associadas a eles em tais agrupamentos ao reduzir a pressão de herbivoria. Assim, nosso objetivo foi investigar a relação entre a presença de espécies providas de defesas físicas e a herbivoria nas demais plantas

presentes em agrupamentos de *C. capitellata*. Nossa hipótese é de que plantas situadas no interior de agrupamentos de *C. capitellata* serão menos consumidas por herbívoros do que plantas isoladas.

## MATERIAL & MÉTODOS

### Local de estudo e coleta de dados

Realizamos nossas coletas em locais de borda de mata de restinga alta em ruas transversais à Avenida do Telégrafo no bairro de Guaraú, Peruíbe, São Paulo (24°36'90"S, 47°01'92"O). Buscamos ativamente por agrupamentos com *C. capitellata* e procuramos espécies que pudessem ser encontradas associadas e também não associadas espacialmente com agrupamentos de *C. capitellata*. Consideramos como plantas associadas aquelas que ocorriam em agrupamentos e estavam circundadas por *C. capitellata* por todos os lados. Consideramos como plantas não associadas aquelas que não ocorriam em agrupamentos com *C. capitellata*.

Com o objetivo de abranger a diversidade de plantas em associação e diluir possíveis efeitos relacionados às defesas individuais das espécies, amostramos apenas dois representantes de cada espécie. Ao encontrar dois representantes da mesma espécie, um associado a *C. capitellata* e outro não, sorteamos um ramo de cada indivíduo, numeramos as folhas e sorteamos 10 folhas do ramo selecionado. Quando o ramo possuía menos de 10 folhas, amostrávamos todas. Ao todo, amostramos 236 folhas de um total de 28 indivíduos pertencentes a 14 espécies.

Medimos a proporção de herbivoria de cada folha utilizando uma transparência quadriculada com quadrículas de 0,5 x 0,5 cm. Colocamos cada folha embaixo da transparência de modo que fosse possível observar as delimitações da folha e suas porções consumidas por herbívoros. Estimamos a área total da folha contando o número de quadrículas em que fosse possível ver a folha sob a transparência e em que fosse possível inferir a área ocupada previamente ao consumo por herbívoros. Estimamos a área consumida por herbívoros contando o número de quadrículas em que fosse possível observar sinais de herbivoria, como indícios de consumo por herbívoros e vestígios de insetos minadores. Calculamos a proporção consumida por folha dividindo o número de quadrículas com sinais de herbivoria pelo número total de quadrículas da área da folha. Calculamos, por fim, a proporção média de herbivoria para cada indivíduo.

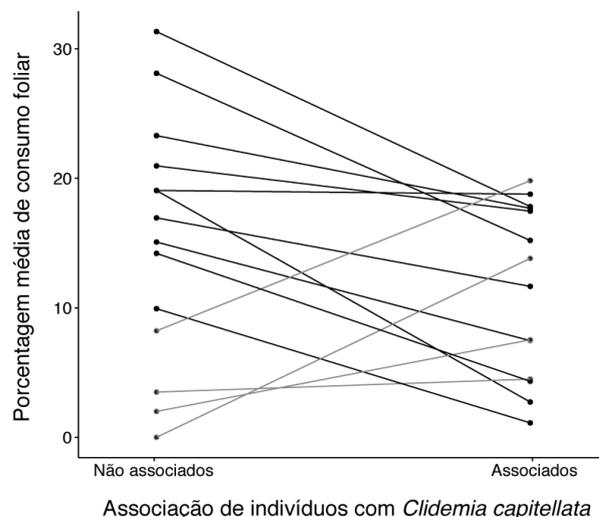
### Análises estatísticas

Para testar a previsão de que plantas associadas a *C. capitellata* apresentariam menor proporção

média de área foliar consumida do que plantas não associadas, calculamos as diferenças entre as proporções médias de área foliar consumida das categorias “associada” e “não associada” entre indivíduos da mesma espécie. Nossa estatística de interesse foi a média das diferenças de proporção entre os pares associados e não associados da mesma espécie. Testamos a significância da estatística de interesse realizando permutação par a par dos valores de proporção média de área foliar consumida para cada espécie. Realizamos as permutações para criar um cenário nulo em que a proporção média de herbivoria não estivesse associada à presença de *C. capitellata*. Fizemos as permutações 5.000 vezes utilizando os pacotes Rsampling (Prado *et al.*, 2016) e shiny (Chang *et al.*, 2015) do programa R (R Core Team, 2016). Consideramos que a média das diferenças de proporção entre os indivíduos era diferente do esperado pelo cenário nulo se valores iguais ou maiores que o observado ocorressem com probabilidade inferior a 5%.

## RESULTADOS

A proporção média ( $\pm$  desvio padrão) de área foliar consumida nos indivíduos associados a *C. capitellata* foi de  $11,4 \pm 6,6\%$ , enquanto nos indivíduos não associados foi de  $15,1 \pm 9,5\%$ . A associação com *C. capitellata* está relacionada à redução de até 13,7% no consumo foliar de 10 pares de indivíduos e ao aumento de até 16,4% no consumo foliar de quatro pares de indivíduos, em comparação ao consumo foliar em ocorrência isolada. Dos quatro pares com aumento no consumo foliar, três são formados por indivíduos que possuem tricomas. A proporção média área foliar consumida não diferiu entre plantas de um mesmo par que ocorriam associadas ou não a *C. capitellata* (diferença média = 3,77%;  $p = 0,077$ ; Figura 1).



**Figura 1.** Porcentagem média de área foliar consumida em indivíduos associados e não associadas a *Clidemia capitellata*. As linhas conectam as médias de consumo

em folhas de indivíduos de uma mesma espécie, representando diferenças de área foliar consumida entre as duas condições de associação. Linhas pretas e cinzas indicam, respectivamente, redução e aumento na proporção média de consumo foliar em condições de associação.

## DISCUSSÃO

Neste trabalho encontramos que a associação espacial com agrupamentos de *C. capitellata* não diminui o dano por herbivoria sofrido pelas plantas. Para algumas plantas as condições dentro dos agrupamentos parece diminuir a herbivoria e para outras plantas parece aumentar. É possível, portanto, que a relação entre proteção contra herbivoria e associação com plantas providas de defesa seja mediada pela presença de defesas nas próprias espécies associadas. Plantas que não possuem muitas defesas podem ser menos consumidas nos agrupamentos porque herbívoros generalistas prefeririam forragear em locais com maior facilidade de locomoção pela vegetação e com maior palatabilidade das folhas (Bernays & Chapman, 1994). Além da defesa física de *C. capitellata* (Goldenberg *et al.*, 2005), a proteção das espécies no interior da moita pode ser potencializada pela predação de herbívoros por indivíduos da aranha *Peucetia rubrolineata* (Oxyopidae), que caçam os insetos que ficam aderidos nas folhas de *C. capitellata* (Millán *et al.*, 2014). Por outro lado, plantas que possuem defesas próprias, como tricomas, podem se proteger mesmo fora de agrupamentos, não recebendo muitos benefícios ao se associarem com outras plantas providas de defesa física.

O crescimento em agrupamentos de *C. capitellata* também pode prejudicar o desenvolvimento de plantas de outras espécies. Dado que os agrupamentos ocorrem na borda da floresta de restinga, a composição dos agrupamentos pode ser uma mistura de plantas da mata e da área aberta, as quais têm diferentes necessidades luminosas. Na borda de mata, as plantas pioneiras maximizam o crescimento para acessar a luz, com o custo de ter investimento menor em defesa e folhas menos resistentes (Kitajima, 1996). Porém, plantas tolerantes à sombra maximizam sua longevidade investindo em folhas mais resistentes e em defesa contra herbivoria (Kitajima, 1996; Kobe, 1997; Veneklaas & Poorter, 1998). Então, a cobertura foliar provida pelas plantas em agrupamento, não apenas de *C. capitellata*, poderia limitar a quantidade de luz que atinge outras plantas em substratos inferiores dentro dos agrupamentos, influenciando sua capacidade de crescer e limitando também o investimento em defesas contra herbi-

voros (Berendse *et al.*, 2007). A borda da restinga, assim como outros ambientes sucessionais, apresenta um aumento na disponibilidade de material foliar que pode atrair mais herbívoros (Veneklaas & Poorter, 1998). Como *C. capitellata* tem defesas contra herbivoria, é possível que alguns herbívoros se desloquem para consumir espécies com menos defesas que *C. capitellata* dentro do agrupamento, aumentando as taxas de herbivoria para essas plantas quando elas ocorrem associadas a espécies com mais defesas.

Não encontramos evidências de facilitação entre *C. capitellata* e os indivíduos que ocorrem associados a ela em agrupamentos. Isso pode ter ocorrido devido à presença de tricomas e outras estruturas de defesa que protegem bem algumas plantas mesmo fora de agrupamentos. Além disso, a associação com *C. capitellata* pode causar um efeito contrário, levando ao aumento da herbivoria pela redução das defesas de algumas plantas em decorrência da deficiência de luz e pela atração de herbívoros para plantas menos defendidas que *C. capitellata*. Sugerimos que novos estudos considerem apenas espécies com poucas defesas contra herbivoria e investiguem se há maior atração de herbívoros generalistas para espécies com menos defesas em agrupamentos.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Gustavo e ao Billy pela orientação e pela ajuda em campo, ao Murillo pela ajuda com a elaboração das imagens e a Letícia e Adriana pela revisão do manuscrito e discussões sobre o tema.

## REFERÊNCIAS

- Bader, M.J.; I. van Geloof & M. Rietkerk. 2007. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology*, 191:33-45.
- Barbosa, J.M.; D. Goedert.; M.B. dos Santos.; M. Loiola & T.K. Martins. 2010. Tricomas glandulares conferem defesa contra herbivoria em *Clidemia* sp. (Melastomataceae). Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Berendse, F.; H. Kroon & W.G. Braakhekke. 2007. Acquisition, use and loss of nutrients, pp. 259-283. Em: *Functional plant ecology* (F. Pugnaire & F. Valladares, eds.). CRC Press, Boca Raton.
- Bernays, E.A. & R.F. Chapman. 1994. *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman &

- Hall, New York.
- Bonanomi, G.; G. Incerti & S. Mazzoleni. 2011. Assessing occurrence, specificity and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. *Plant Ecology*, 212:1777-1790.
- Brooker, R.W.; F.T. Maestre; R.M. Callaway; C.L. Lortie; L.A. Cavieres; G. Kunstler; P. Liancourt; K. Tielbörger; J.M.J. Travis; F. Anthelme; C. Armas; L. Coll; E. Corcket; S. Delzon; E. Forey; Z. Kikvidze; J. Olofsson; F. Pugnaire; C.L. Quiroz; P. Saccone; K. Schifffers; M. Seifan; B. Touzard & R. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology*, 96:18-34.
- Callaway, R.M.; R.W. Brooker; P. Choler; Z. Kikvidze; C.J. Lortie; R. Michalet; L. Paolini; F.I. Pugnaire; B. Newingham; E.T. Aschehoug; C. Armas; D. Kikodze & B.J. Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417:844-848.
- 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>.
- Collinge, S.K. 2009. *Ecology of fragmented landscapes*. The Johns Hopkins University Press, Massachusetts.
- Goldenberg, R.; C.M. Fogaça & H.B. Dequech. 2005. *Clidemia*, *Ossaea* e *Pleiochiton* (Melastomataceae) no estado do Paraná, Brasil. *Hoehnea*, 32:453-466.
- Hanley, M.E.; B.B. Lamont; M.M. Fairbanks & C.M. Rafferty. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8:157-178.
- Kamil, A.; J.R. Krebs & H.R. Pulliam. 1987. *Foraging behavior*. Plenum Press, New York.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98:419-428.
- Kobe, R.K. 1997. Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos*, 80:226-233.
- Kunstler, G.; T. Curt; M. Bouchaud & J. Lepart. 2006. Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17:379-388.
- Maestre, F.T.; R.M. Callaway; F. Valladares & C.J. Lortie. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97:199-205.
- Millán, C.H.; T.E. Chaves.; B. Gonçalves & L. Lima. 2011. Influência do local de ocorrência de *Clidemia capitellata* (Melastomataceae) na abundância da aranha *Peucetia rubrolineata* (Oxyopidae). 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.
- Prado, P.; A. Chalom & 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/>.
- Rebollo, S.; D.G. Milchunas; I. Noy-Meir & P.L. Chapman. 2002. The role of a spiny plant refuge in structuring grazed short grass steppe plant communities. *Oikos*, 98:53-64.
- Shumway, S.W. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*, 124:138-148.
- Stephens, D.W. & J.R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Veneklaas, E.J. & L. Poorter. 1998. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments: inherent variation in plant growth, pp. 337-361. Em: *Physiological mechanisms and ecological consequences* (H. Lambers, H. Poorter & M.M.I. van Vuuren, eds.). Backhuys Publishers, Leiden.

**Orientação:** Gustavo Acácio & Gustavo S. Requena