

Resposta discriminante de *Pheidole minutula* (Hymenoptera Formicidae) em plantas de *Maieta guianensis* (melastomataceae) e suas implicações para a evolução do mutualismo obrigatório entre formigas e plantas

Agustín Camacho Guerrero

1. Introdução

Plantas e formigas apresentam toda uma gama de relações de mutualismo que vão desde proteção ocasional em troca de néctar extrafloral até relações de mutualismo obrigatório, com desenvolvimento de estruturas secundárias por parte da planta (Benson 1985). A intimidade das relações entre algumas plantas e formigas e a quantidade de estruturas anatômicas que parecem criadas para serem usadas pelas formigas tem forjado, de um lado, a escola protecionista (*sensu* Brown 1960a) que postula que as formigas protegem as plantas desde antigo e que estas responderam com ao desenvolvimento de estruturas que promoviam a sobrevivência das formigas, estabelecendo-se entre elas uma relação mutualista. A escola explotacionista defende que as formigas são as únicas beneficiadas desta relação e que as estruturas criadas pelas mirmecófitas teriam outras funções desconhecidas. A pesar de que estas escolas são muito antigas, na atualidade ainda não está muito claro quem dirige a evolução dos sistemas mutualistas entre plantas e formigas. Para alguns autores, as formigas funcionam como meras defesas bióticas e induzíveis das plantas (Agrawal 1998) ao passo que outros defendem a importância dos interesses das formigas na

evolução destes sistemas mutualísticos (Benson 1985)

A Amazônia central é um lugar rico em espécies de mirmecófitas (Vasconcelos 1991). Entre elas se encontra *Maieta guianensis*, uma melastomatácea de pequeno porte, de cor verde escura e frutos avermelhados. A planta tem folhas pilosas e opostas estando entre as suas características mais relevantes a umas estruturas secundárias localizadas na base de algumas folhas, chamadas domáceas (Benson 1985), que servem como refúgio para colônias de *Pheidole minutula* e *Crematogaster laevis*. *Maieta guianensis* possui ramos que tipicamente acabam em quatro folhas, com duas de maior tamanho e presença de domácea e outras duas menores e sem domácea. *P.minutula* é uma espécie de tamanho pequeno, onívora e sem ferrão. As operárias desta espécie patrulham as folhas e atacam aos animais que pousam em cima delas, defendendo a planta contra os herbívoros (Christianini & Machado 2004). O sistema mutualista formado por *Maieta guianensis* e *Pheidole minutula* está descrito em maior profundidade em Vasconcelos (1991)

Segundo Agrawal (1998) Uma vez desenvolvidas relações de mutualismo obrigatório, a resposta defensiva por parte da formiga passaria a ser principalmente auto-induzida, não precisando de recompensas por parte da planta,

pois o sucesso da colônia dependeria do vigor da planta para o tamanho da colônia. Neste sentido, seria esperado que se o vigor da planta fosse tão importante para as formigas estas defenderiam a planta em toda sua extensão e que a existência estímulos interessantes para a colônia, como comida ou perigo para a colônia não influiriam em esta resposta.

Com objetivo de esclarecer os fatores que determinam a manutenção do sistema mutualista obrigatório formado por *P. minutula* e *M. guianensis*, foi realizado um experimento para testar se:

O recrutamento de *P. minutula* em resposta a um estímulo alimentício (larvas de cupim) se dá com maior intensidade em folhas de *M. guianensis* que tem domácea

O recrutamento de *P. minutula* em resposta ao dano foliar é influenciado por estímulos prévios relacionados à alimentação.

2. Material & métodos

2.1 Área de estudo

O experimento foi realizado no fim do mês de agosto, dentro da reserva de floresta contínua Km 41, pertencente ao Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF). A reserva apresenta altitude entre os 100 e 150 metros e engloba florestas de terra firme. A pluviosidade anual varia entre 1900-2500 mm anuais, com uma estação seca que vai de Junho a Outubro. Para mais informações veja Lovejoy & Bierregard (1990).

2.2 Desenho experimental

Uma vez que as respostas de recrutamento induzidas em *P. minutula* parecem

variar grandemente de uma planta para outra (Christianini & Machado 2004), decidi realizar todos os tratamentos pareados, de modo que as variações entre plantas não afetassem as comparações entre os tratamentos. Foram localizadas 30 plantas, e em cada uma delas, selecionou-se um ramo (unidade amostral) com quatro folhas desenvolvidas e situadas na posição terminal de um dos galhos da planta. Em cada uma das folhas do ramo selecionado, foi contado o número de formigas que estava presente e posteriormente foram colocadas dez ninfas de cupim em uma folha com domácea e em outra sem domácea, selecionadas ao acaso. O efeito do estímulo mecânico provocado pela movimentação da folha durante a colocação dos cupins em duas das folhas foi simulado golpeando levemente uma vez as outras duas folhas com um lápis, depois disto, o número de formigas existentes em cada folha foi contado seis vezes com intervalos de dois minutos. depois das contagens, as quatro folhas foram cortadas pela metade com uma tesoura, foi repetido o processo de contagem por outros seis intervalos de dois minutos. Para determinar diferenças existentes no número de operárias patrulhando folhas com e sem domácea, foi registrada em 19 das plantas amostradas a quantidade de formigas presentes em cada folha.

2.3 Análise dos dados

O número de formigas ou de operárias maiores existentes em cada folha e a cada tempo foi comparado usando uma análise de variância que avaliou o efeito da planta, do tratamento e da interação entre estes. Um teste t para amostras independentes foi usado para avaliar as diferenças no número de formigas existentes nas folhas antes do início do experimento. Todas as análises foram realizadas usando o programa Statistica 6.0

3. Resultados

Foi detectado um efeito da interação entre a adição de cupins e a existência de domácea na planta (Tabela 1) O resto dos tratamentos não apresentaram diferenças significativas.

Tabela 1. Resultados das análises de variância no número total de operárias e no número de operárias maiores de *Pheidole minutula* sobre folhas de *Maieta guianensis* .

	g.l.	F	p
Total operárias			
Planta	28	1,88	0,015
Tratamento	3	42,19	<0,001
R1	11	7,23	<0,001
R1*planta	308	1,15	0,065
R1*tratamento	33	5,71	< 0,001
Operárias maiores			
Planta	28	1,716	0,031
Tratamento	3	8,545	<0,001
R1	10	5,792	0,001
R1*planta	280	,991	,529
R1*tratamento	30	6,238	0,000*

O gráfico (Figura 1) mostra que, depois do dano foliar, o maior número de formigas corresponde de novo a combinação dos tratamentos de presença de domácea e cupins. As operárias maiores, responderam similarmente ao tratamento com cupins quando comparadas com o resto de operárias e experimentaram um grande aumento da variância. após a aplicação do dano foliar (Figura 2). Na contagem prévia ao experimento, houve uma maior quantidade de formigas em folhas com domáceas (2,71 formigas por folha com domácea frente a 0,17 por folha sem domácea) (n=46; t=7,16; g.l.=45; p<0,001)

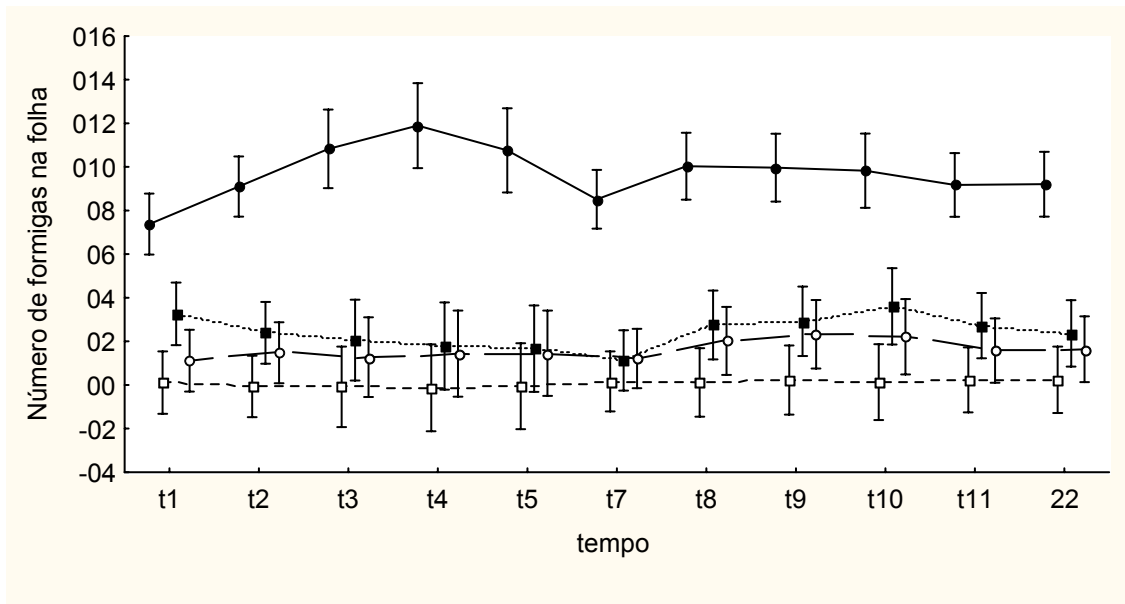


Figura 1. Variação do número de operárias *Pheidole minutula* sobre folhas de *Maieta guianensis* após a colocação de dez larvas de cupim (tempos 1-5) e após realizar uma secção das mesmas folhas pela metade (tempos 6-11). Barras verticais representam intervalos de 95% de confiança. O tempo transcorrido entre cada medida é de 2 minutos. círculos = folhas com aplicação de cupins, pontos cheios= folhas com domáceas, quadrados = não aplicação de cupins.

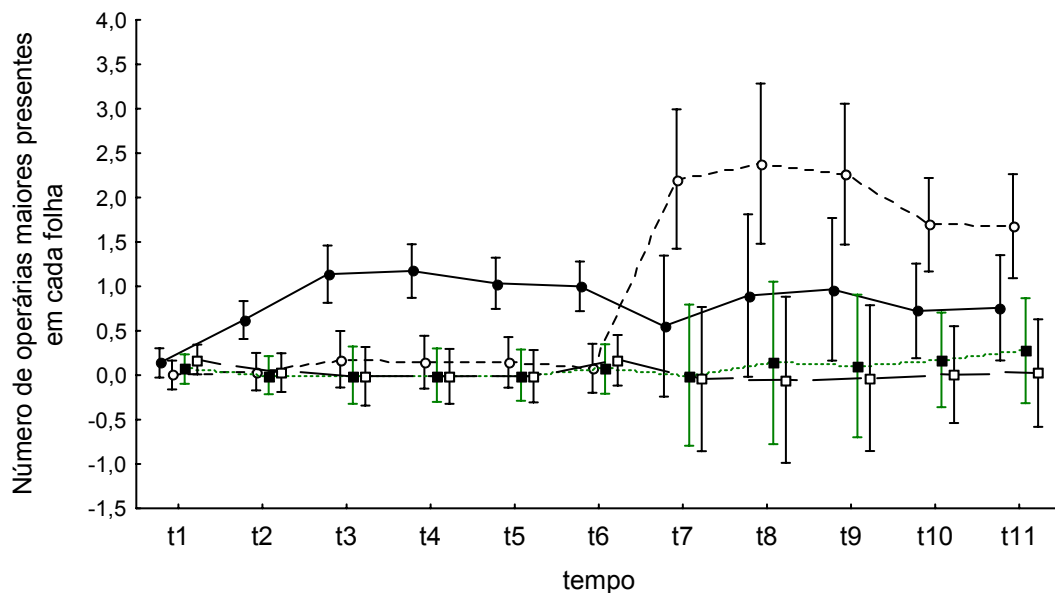


Figura 2. Variação do número de operárias maiores de *Pheidole minutula* sobre folhas de *Maieta guianensis* após colocar dez larvas de cupim (tempos 1-5) e realizar uma secção das mesmas folhas pela metade (tempos 6-11). Barras verticais representam intervalos de 95% de confiança. O tempo transcorrido entre cada medida é de 2 minutos. círculos =folhas com aplicação de cupins, pontos cheios= folhas com domáceas, quadrados= folhas sem aplicação de cupins.

4. Discussão

Segundo Hölldober & Wilson (1990), a pesar de contar com um reduzido repertório individual, as formigas podem realizar respostas complexas como colônias. Isto ocorre porque cada indivíduo responde a uma série de regras simples baseadas em estímulos locais, estas regras, quando aplicadas a um vasto número de indivíduos de diferentes castas, leva à aparição de respostas complexas e otimizadas.

O forte efeito da interação entre a existência de domáceas e a adição de cupins na resposta de *Pheidole* faz pensar que as colônias discriminam e priorizam a resposta aos estímulos, Hölldober & Wilson (1990). As diferentes espécies de *Pheidole* possuem recrutamento de trilha (Hölldober & Wilson 1990), logo o tamanho do recrutamento realizado na colônia em relação a um estímulo estaria condicionado pelo número de operárias iniciais que apresentaram estes estímulos aos seus parceiros. Os dados indicam que as formigas patrulham mais nas folhas com domáceas, Consequentemente, com um maior número de formigas no período anterior a aplicação de um estímulo, haveria um maior recrutamento nestas folhas. Do mesmo modo, folhas com um maior número de indivíduos, motivado pela estimulação prévia com cupins, apresentariam também maior número de operárias nestas folhas após a realização do dano foliar, em detrimento de outras folhas.

O comportamento das operárias maiores também coincide com este “*modus operandi*” da colônia. Inicialmente, estas seguem um padrão de recrutamento muito parecido com o total das operárias, mais após a aplicação do dano foliar a variância aumenta ao dobro. Isto sugere que estas operárias estão se deslocando entre as folhas danificadas aumentando a variação do seu número em cada folha.

Quais as implicações evolutivas destes resultados? Teoricamente, formigas mutualistas obrigatórias deveriam ser cuidadosas com a planta onde moram, pois do seu vigor dependeria o sucesso da colônia. Apesar disto, Frias & Dirzo (1996) não encontraram influência sobre as colônias de *Azteca* sp após a retirada de 40% das folhas de *Cecropia obtusifolia*. Os dados apontam que a manutenção do vigor da planta não é tão importante para desencadear a resposta de *Pheidole minutula* frente a diferentes estímulos, sendo mais importante o sistema de organização próprio das formigas. Estes dados suportam a hipótese de Benson (1985), onde a evolução dos sistemas mutualistas obrigatórios entre plantas e formigas estaria dirigida pelos interesses da formiga mais do que da planta. Em esta situação é mais a planta que teria que preocuparse com o que a formiga faz. Adicionalmente, as folhas de *Maieta guianensis* que não possuem domáceas, são bastante menores do que as folhas que tem (obs. pess.). A maior quantidade de patrulhas e a maior intensidade da resposta de *Pheidole minutula* em folhas com domácea faz supor que as folhas sem domácea estejam sendo menos protegidas. Se isto for certo, a evolução deste sistema mutualista poderia estar sendo dirigida pela adequação da morfologia da planta hospedeira as restrições impostas pelo modo de forrageio da colônia (*i.e.* redução do tamanho das folhas menos protegidas). Futuros estudos podem verificar estas relações e se estas diferenças no tamanho das folhas de *Maieta guianensis* são devidas a processos ontogenéticos ou filogenéticos, assim como suas possíveis implicações na evolução dos sistemas mutualistas entre plantas e formigas.

4.1 Conclusão

Pheidole minutula responde de forma diferencial nas distintas partes da planta de acordo com seu sistema de recrutamento. Apesar de responder a estímulos de dano foliar, a saúde da planta não parece ser um fator importante na resposta de *P.minutula*.

5. Agradecimentos

Agradeço a todo o corpo de professores pelas magníficas ideias e conselhos que me deram sobre meu projeto final e a Paulo Enrique, Emilia Emilia e Murilo Rodrigues pela discussão e sua inapreciável ajuda em todas as fases do projeto.

6. Referências bibliográficas

- Agrawal, A.A. 1998. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a neotropical ant-plant. *Ecology* 79: 2100-2112.
- Agrawal, A.A. & Dubin-Thaler, B.J. 1999. Induced responses to herbivory in the neotropical ant-plant association between *Azteca* ants and *Cecropia* trees: response of ants to potential inducing cues. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 47-54.
- Benson, W.W. 1985. Amazon ant-plants. pp 239-266 *In Amazonia*. Prance, G.T. & Lovejoy, T.E. (eds). Pergamon Press, Oxford,.
- Bronstein, J.L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30: 150-161.
- Brown , J.L. 1960. Ants Acacias and Browsing Mammals. *Ecology* 41(3): 587-592.
- Christianini, A.V. & Machado, G. 2004. Induced biotic responses to herbivory and associated cues in the Amazon ant-plant *Maieta poeppigii*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* no prelo.
- Folgarait, P.J.; Johnson, H.L. & Davidson, D.W. 1994. Responses of *Cecropia* to experimental removal of Müllerian bodies. *Functional Ecology* 8: 22-28.
- Frias, R. & Dirzo R. 1996. Effects of defoliation on mullerian bodies *In Cecropia obtusifolia* in los Tuxtlas.Veracruz. *Bulletin of the Ecological Society of America* 77: 150.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. *The ants*. The Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Lovejoy, T. E. & Bierregaard, R.O. 1990 Central amazonian forest and the minimum critical size of ecosystem project pp 60-70 in Gentry A.H.(ed). *Four neotropical rainforests*. Yale university Press. New York.
- Vasconcelos, H.L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia* 87: 295-298.