

Efeito da disponibilidade de luz e da espécie de formiga mutualista no tamanho da folha e da domácea da mirmecófita *Tococa bullifera* (Melastomataceae)

Maíra Figueiredo Goulart

1. Introdução

As florestas tropicais são ambientes heterogêneos, compostos por um mosaico de regiões com diferentes características edáficas, climáticas e biológicas. Mesmo em uma escala local, a heterogeneidade ambiental dessas florestas pode ser marcante, se dando em especial pela eventual descontinuidade do dossel, que cria microambientes ensolarados em um sub-bosque geralmente sombreado (Almeida 1989). Essas diferentes condições ambientais promovem alterações nas características morfológicas e fisiológicas das plantas (Larcher 1986).

Uma característica morfológica que é fortemente determinada pelas condições ambientais nas quais a planta se desenvolve é a área das folhas (Falser & Westoby 2003). De maneira geral, folhas maiores conferem vantagens às plantas em ambientes sombreados, pois maximizam a captação de luz. Por outro lado, em ambientes ensolarados, a captação de luz por essas folhas pode ser excessiva e causar uma condição de estresse no aparato fotossintético conhecido como fotoinibição (Larcher 1986). A adequação do tamanho da folha às condições ambientais às quais o indivíduo está sujeito é importante pois as folhas determinam a produção fotossintética, a assimilação de carbono e, conseqüentemente, as demais fases do ciclo de vida como floração e frutificação (Falser & Westoby 2003).

De maneira geral, a longevidade das folhas é negativamente relacionada com a disponibilidade de luz no ambiente. Em um ambiente com pouca disponibilidade de luz, o alto custo energético da produção de uma folha grande precisa ser compensado com sua maior durabilidade (Larcher 1986). A diferença na longevidade foliar pode, por sua vez, influenciar os mecanismos de defesa contra herbívoros. O modelo proposto por McKey (1984) sugere que defesas químicas, como a produção de compostos secundários qualitativos (lignina e taninos), são energeticamente mais custosas. Nesse sentido, não é energeticamente viável para uma planta com folhas de vida curta investir nas defesas químicas. Portanto, esse mecanismo de defesa é geralmente adotado apenas por plantas com folhas longevas. Por outro lado, o modelo indica que defesas biológicas, como associações mutualísticas com formigas, apresentam um custo de produção relativamente mais baixo, sendo adequadas a folhas de vida curta. Dessa forma, seria esperado que plantas em ambientes com maior disponibilidade de luz apresentem uma maior alocação de recursos para defesa biológica contra herbívoros.

Tococa bullifera (D.C.) (Melastomataceae) é um arbusto comum nos sub-bosques das florestas de terra firme na Amazônia central. Essa espécie apresenta associação mutualística com formigas *Azteca* sp. (Dolichoderinae) e *Crematogaster laevis* (Mayr) (Myrmicinae) que

colonizam estruturas constituídas de um par de câmaras adjacentes localizadas na base das folhas, conhecidas como domáceas (Vasconcelos & Davidson 2000). Existem evidências de que plantas associadas a *Azteca* sp. são melhor defendidas contra herbívoros do que plantas associadas a *C. laevis* (Vasconcelos & Davidson 2000). De maneira geral, para formigas associadas a plantas mirmecófitas, o espaço para nidificação é um recurso essencial e limitado (Fonseca 1999). Existe uma relação positiva entre o tamanho da planta e o tamanho da colônia que ela pode abrigar (Fonseca 1999) e entre o tamanho da domácea e a quantidade de formigas que nela vive (Martins & Osses 2004).

O objetivo geral desse trabalho foi avaliar se: 1) indivíduos de *T. bullifera* apresentam uma relação entre a área média das folhas e a disponibilidade de luz no ambiente; 2) se o investimento em defesas biológicas (tamanho das domáceas) é influenciado pela disponibilidade de luz e 3) se a identidade da formiga mutualista influencia a alocação em defesas ou em área média das folhas.

2. Material & métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva do Km 41 (54°50'O; 02°25'S), pertencente ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. A reserva localiza-se a cerca de 80 km ao norte de Manaus (AM) e compreende uma área de 10.000 ha de floresta não perturbada por atividades humanas, inserida em uma área maior de floresta contínua. O clima da região é tropical úmido, com temperatura média de 26,7°C e precipitação anual de cerca de 2100 mm. A vegetação é, em sua maior parte, composta por floresta de terra firme (50 a 100 m de altitude) e apresenta mais de 1000 espécies arbóreas (Lovejoy & Bierregaard 1991).

No local existem 16 espécies de plantas mirmecófitas, sendo *T. bullifera* uma das mais comuns (Fonseca & Ganade 1996).

2.2 Coleta de dados

A coleta de dados se deu em agosto de 2005. Foram selecionados 30 indivíduos de *T. bullifera*, 17 colonizados por formigas *Azteca* sp. e 13 por *C. laevis*. Esses indivíduos encontravam-se em diferentes condições de disponibilidade de luz. Nenhum critério morfológico ou de distância mínima entre as plantas foi adotado na seleção.

Em cada planta foram tomados ao acaso três ramos e cinco folhas em cada um desses ramos. Em indivíduos pequenos que não apresentavam essa quantidade de ramos, foi avaliado o maior número de ramos disponível. Foram medidas somente folhas maduras já totalmente expandidas que estivessem na posição mais apical dos ramos. Assim, foram medidas folhas cujo início do desenvolvimento se deu em uma condição ambiental próxima daquela do período de estudo.

Para cada folha, foi medido o comprimento e a largura máxima. As folhas apresentam um formato próximo a uma elipse, e a estimativa das áreas se deu por: $(\text{comprimento}/2) * (\text{largura}/2) * \pi$. Nessas mesmas folhas, foi medido o comprimento e o diâmetro da domácea e, posteriormente, foi estimada a área da domácea, dada por: $\text{comprimento} * \text{diâmetro}$. A razão área da domácea/área da folha representa o investimento em defesa biológica contra herbívoros em função do investimento em área foliar por parte desses indivíduos. Para cada indivíduo, categorizou-se a cor das folhas em verde ou roxa/vermelha. Foram consideradas folhas verdes somente aquelas que visualmente não apresentavam pigmentos roxos ou vermelhos. A ocorrência de folhas roxas/vermelhas indica a presença da antocianina, que tem a função de

proteção contra fungos patogênicos, raios UV e, possivelmente, contra herbívoros (Coley & Kursar 1996). Dessa forma, a coloração das folhas foi utilizada como medida indireta de investimento em defesa química.

Por fim, para cada indivíduo de *T. bullifera* foi identificado a formiga mutualista associada. Foi também estimada a porcentagem de área descoberta pelo dossel sobre cada planta, tomando-se quatro medidas em diferentes posições com um densiômetro esférico convexo. O valor médio dessas medidas foi utilizado como uma estimativa da disponibilidade de luz para as plantas.

2.3 Análise de dados

Para cada indivíduo foi calculado o valor médio e o desvio padrão das medidas de área da folha e área da domécea e da razão área da domécea/área da folha. Em seguida foram realizadas análises de covariância (ANCOVAs) para testar o efeito da porcentagem de dossel descoberto e da espécie de formiga mutualista sobre essas variáveis. O efeito da abertura do dossel sobre as variáveis dependentes foi testado para cada espécie de formiga por regressão linear simples, nos casos em que foram observadas interações significativas nas análises de covariância. A frequência de folhas verdes e roxas/vermelhas em plantas colonizadas por diferentes espécies de formigas foi comparada por teste exato de Fisher.

3. Resultados

A área média das folhas de indivíduos de *Tococa bullifera* quando associados a formigas *Azteca* sp. foi cerca de $170 \pm 31,0 \text{ cm}^2$ e com *Crematogaster laevis* foi de $179 \pm 27,8 \text{ cm}^2$. Existe uma relação negativa entre a disponibilidade de luz e o aumento da área foliar, independente da espécie de formiga associada à planta. (Figura 1A; Tabela 1).

A área média das domáceas de indivíduos com *Azteca* foi cerca de $400 \pm 104,3 \text{ mm}^2$ e com *Crematogaster* foi de $258 \pm 45,7 \text{ mm}^2$. A área média da domécea em indivíduos colonizados por *Azteca* se correlacionou positivamente com a disponibilidade de luz. No entanto, plantas colonizadas por *Crematogaster* não apresentaram relação entre o tamanho médio da domécea e a disponibilidade de luz (Figura 1B; Tabelas 1 e 2).

Indivíduos de *T. bullifera* associados a *Azteca* apresentaram uma relação positiva entre a razão área da domécea/área da folha e a disponibilidade de luz. Já plantas colonizadas por *Crematogaster* não apresentaram qualquer relação entre razão área da domécea/área da folha e a disponibilidade de luz (Figura 1C; Tabelas 1 e 2).

Do total de 17 indivíduos de *T. bullifera* colonizados por *Azteca*, apenas cinco apresentaram folhas roxas/vermelhas, enquanto todos os 13 indivíduos associados a *Crematogaster* apresentaram folhas roxas/avermelhadas. Portanto, houve uma diferença significativa entre as frequências de indivíduos com folhas verdes e a frequência de indivíduos com folhas roxas/vermelhas associadas a diferentes espécies de formigas (teste exato de Fisher $p=0,001$).

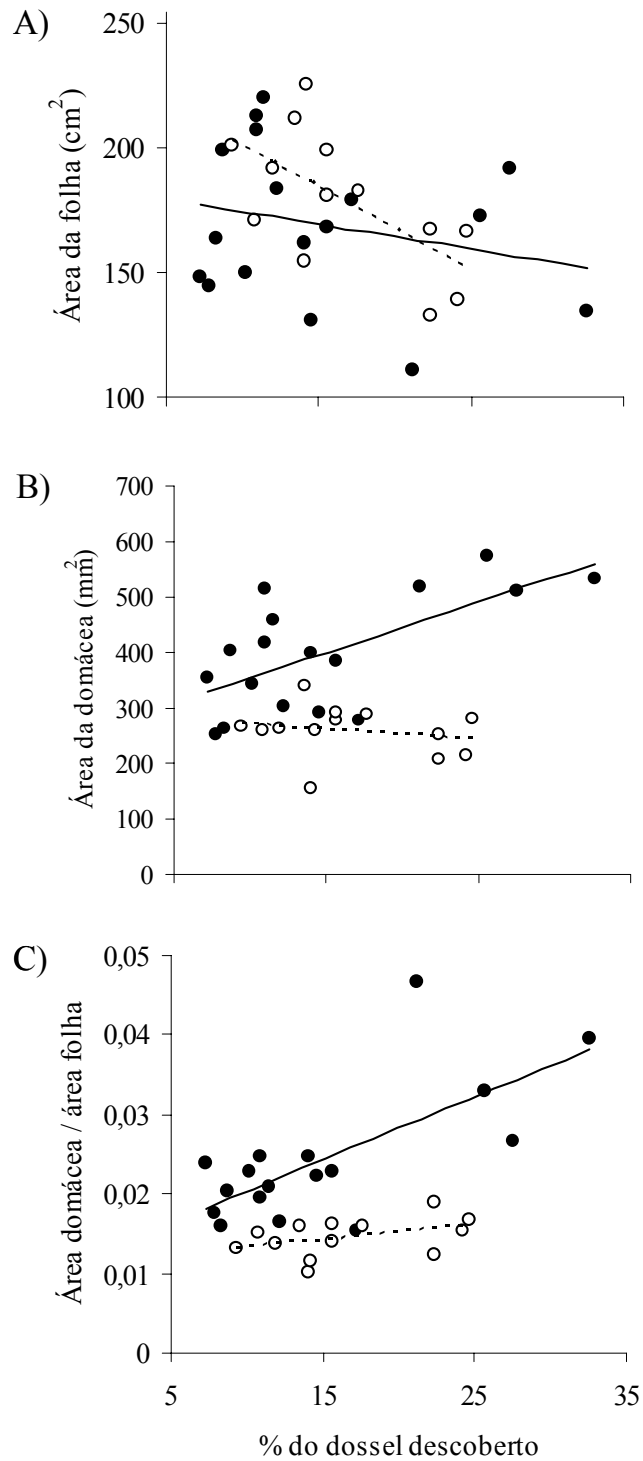


Figura 1. Regressões lineares entre a porcentagem do dossel descoberto e características morfológicas de *Tococa bullifera*. Círculos pretos indicam indivíduos em associação com formigas *Azteca* sp. e círculos brancos, indivíduos associados com formigas *Crematogaster laevis*.

Tabela 1. Análise de covariância entre características morfológicas de *Tococa bullifera*, a disponibilidade de luz no ambiente e a formiga mutualista (*Azteca* sp. e *Crematogaster laevis*).

Características	Fonte de variação	gl	F	P
Área da folha	Luz	1	5,866	0,023
	Formigas	1	2,673	0,114
	Luz * formigas	1	1,741	0,198
Área da domécea	Luz	1	2,624	0,117
	Formigas	1	0,119	0,733
	Luz * formigas	1	6,064	0,021
Área da domécea/área da folha	Luz	1	9,081	0,006
	Formigas	1	0,042	0,839
	Luz * formigas	1	3,403	0,051

Tabela 2. Regressões lineares entre características morfológicas de *Tococa bullifera* com diferentes espécies de formigas associadas (*Azteca* sp. e *Crematogaster laevis*) e a disponibilidade de luz no ambiente.

Características	Fonte de variação	gl	F	P
Área da domécea	<i>Azteca</i>	1	11,288	0,004
	<i>Crematogaster</i>	1	0,525	0,484
Área da domécea/área da folha	<i>Azteca</i>	1	21,259	0,000
	<i>Crematogaster</i>	1	2,190	0,167

4. Discussão

Nesse estudo foi demonstrada uma associação entre o tamanho das folhas de *Tococa bullifera* e a disponibilidade de luz no ambiente. Assim como previsto pelo padrão descrito para comunidades vegetais, os indivíduos dessa espécie em condições de menor disponibilidade de luz apresentaram folhas com tamanho significativamente menor do que as folhas dos indivíduos em locais com maior disponibilidade de luz. A morfologia da folha está altamente relacionada ao desenvolvimento do indivíduo, pois influencia processos fisiológicos como

fotossíntese, respiração e transpiração (Larcher 1986). Dessa forma, verificou-se que *T. bullifera* é capaz de se adaptar a diferentes condições ambientais, o que deve ser determinante no sucesso de ocupação dessa espécie nos diferentes microhabitats do sub-bosque.

O modelo proposto por McKey (1984) sugere que uma planta deve apresentar um maior investimento em defesa biológica contra herbívoros quanto maior for a disponibilidade de luz no ambiente. Esse maior investimento em defesa biológica pode estar promovendo um aumento no tamanho das doméceas de plantas

mirmecófitas em ambientes com maior disponibilidade de luz, já que domáceas maiores abrigam um maior número de formigas (Martins & Osses 2004). Nesse sentido, os resultados apresentados quanto à interação entre *T. bullifera* e *Azteca* corroboram o modelo proposto.

O modelo proposto por McKey (1984) não é, no entanto, corroborado pelos dados sobre a interação entre *T. bullifera* e *C. laevis*, pois não foi verificado um aumento da domácea das plantas em microambientes mais ensolarados. Deve ser considerado o fato de *C. laevis*, aparentemente, defender a planta hospedeira de forma menos eficiente do que *Azteca* (Vasconcelos & Davidson 2000). Se de fato ocorre um maior nível de dano por herbivoria nas folhas de indivíduos associados a *C. laevis*, isso poderia desencadear um processo de troca de mecanismo de defesa. Foi verificado que indivíduos associados a *C. laevis* apresentam folhas pigmentadas de roxo e vermelho. A coloração das folhas deve estar associada à presença da antocianina que pode ter alguma função relacionada à defesa contra herbívoros, ainda que dados a esse respeito seja incipientes (Coley & Kursar 1996). A maior produção de antocianina em folhas de indivíduos colonizados por *C. laevis* poderia ser desencadeada pelo maior nível de herbivoria ao qual essas folhas estão sujeitas.

Deve ser considerado que ambas espécies de formigas associadas a *T. bullifera* cultivam coccídeos no interior das domáceas, mas *C. laevis* o faz com maior intensidade (T. Izzo, comunicação pessoal). Os coccídeos alimentam-se da seiva elaborada da planta hospedeira, podendo, dessa forma, prejudicar seu desenvolvimento. Nesse sentido, existe a possibilidade de que a maior produção de antocianina nas folhas dos indivíduos colonizados por *C. laevis* não seja apenas desencadeada por

dano causado por herbívoros mas também pelo dano causado pelos coccídeos parasitas.

De maneira geral, nesse estudo foi demonstrado que a espécie de formiga associada a *T. bullifera* não influencia no tamanho das folhas dos indivíduos, mas influencia o tamanho das domáceas. Foi verificado que as domáceas das plantas associadas a *Azteca* sp. são maiores do que as associadas a *C. laevis* e que, no primeiro caso, um maior tamanho médio de domácea é encontrado nas plantas em ambientes com maior disponibilidade de luz. *T. bullifera* é uma espécie mirmecófita com características interessantes e que propiciam estudos experimentais. Indivíduos dessa espécie são abundantes, ocorrem em um amplo gradiente de luz e apresentam, aparentemente, mecanismos de defesa biológicos e químicos contra herbívoros. Estudos futuros devem procurar investigar a interação de *T. bullifera* com os coccídeos parasitas e se as domáceas dessa espécie são capazes de absorver nutrientes provenientes de formigas ou herbívoros mortos, como já relatado para outras espécies (T.J. Izzo, comunicação pessoal). De forma geral, estudos com *T. bullifera* poderiam permitir uma melhor compreensão sobre a evolução da relação mutualística entre plantas e formigas e também sobre evolução da relação entre essas e os herbívoros.

5. Agradecimentos

Thiago Izzo me apresentou as mirmecófitas e fez ótimas sugestões. Glauco Machado e Henrique Nascimento possibilitaram minha participação no EFA 2005. Agradeço a eles, aos demais professores e aos colegas por terem feito desta uma experiência maravilhosa.

6. Referencias bibliográficas

- Almeida, S.S. 1989. Clareiras naturais na Amazônia central: abundância, distribuição, estrutura e aspectos da colonização vegetal. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, AM.
- Coley, D.C. & Kursar, T.A. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs. *In* Tropical Forest Ecophysiology, Mulkey, S.S.; Chazon, R.L. & Smith, A.P. (eds.). Chapman and Hall, New York.
- Falser, D.S & Westoby, M. 2003. Leaf size and leaf angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* 158: 509-525.
- Fonseca, C.R. 1999. Amazonian ant-plant interaction and the nesting space limitation hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 15: 807-825.
- Fonseca, C.R. & Ganade, G. 1996. Asymmetries compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology* 65: 339-347.
- Izzo, T.J. 2002. Influência de *Allomerus octarticulatus* (Formicidae: Myrmicinae) sobre a herbivoria e reprodução de *Hirtella myrmecophyla* (Chrysobalanaceae). Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, AM.
- Larcher, W. 1986. *Ecofisiologia Vegetal*. Editora Pedagógica e Universitaria Ltda., São Paulo.
- Lovejoy, T.E. & Bierregaard, R.O. 1991. Central Amazonian Forests and the Minimal Critical Size of Ecosystem Project. *In* Four Neotropical Rainforests, Gentry, A.H. (ed.). Yale University Press, New Haven.
- Martins, E.G. & Osses, F. 2004. Caracterização da associação entre as formigas e a mirmecófita *Tococa* aff. *coronata* (Melastomataceae). Livro do curso de campo "Ecologia da Floresta Amazônica", edição 2004.
- McKey, D. 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rain forest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81-99.
- Vasconcelos, H.L. & Davidson, D.W. 2000. Relationship between plant size and ant associates in two Amazonian ant-plants. *Biotropica* 32: 100-111.