

Tamanho importa! Indivíduos maiores da mirmecófita amazônica *Hirtella myrmecophila* (Chrysobalanaceae) são melhor protegidos contra herbívoros

Ernane Henrique Monteiro Vieira-Neto

Introdução

Plantas mirmecófitas apresentam relações obrigatórias e mutualísticas com formigas (Vasconcelos & Davidson 2000). Existem cerca de 250 espécies de mirmecófitas pertencentes a diversas famílias de plantas na região Neotropical (Benson 1985). Todas possuem algum tipo de estrutura especializada, denominada domácea, que serve de abrigo para colônias de formigas (Beattie 1985) que, geralmente, não nidificam em nenhum outro lugar e forrageiam exclusivamente na planta hospedeira (Fonseca & Ganade 1996; Fonseca 1999). Além disso, as mirmecófitas podem prover recursos nutricionais para as formigas, como corpúsculos mullerianos e nectários extraflorais (Benson 1985). Por sua vez, as formigas protegem a planta hospedeira contra herbívoros (Vasconcelos 1991; Fonseca 1994), cortam a vegetação competidora que cresce no entorno da planta (Janzen 1966, 1969; Federle *et al.* 1998) ou mesmo provêem nutrientes à planta através dos detritos que acumulam dentro das domáceas (Treseder *et al.* 1995). Essa troca de benefícios garante a estabilidade da interação formiga-planta ao longo do tempo (Heil & McKey 2003).

A fase juvenil das mirmecófitas é, talvez, a mais importante da vida dessas plantas (McKey 1984). Normalmente, as mirmecófitas começam a ser colonizadas por

formigas assim que a primeira domácea é produzida (Vasconcelos 1993). Existem evidências de que a associação com formigas aumenta a sobrevivência de indivíduos jovens de algumas espécies de mirmecófitas e esse aumento na sobrevivência está associado à capacidade das formigas associadas em defender as plantas hospedeiras contra herbívoros (Schupp 1986). De fato, vários estudos demonstraram que formigas associadas a plantas mirmecófitas recrutam rápida e agressivamente em resposta a algum dano foliar (Fiala *et al.* 1989; Fiala & Maschwitz 1990).

Sabe-se que as folhas em expansão e recém-expandidas da mirmecófita *Hirtella myrmecophila* têm menor quantidade de lignina em seus tecidos e são preferidas por herbívoros (Izzo 2000). Assim, as operárias da formiga associada *Allomerus octoarticulatus* concentram sua atividade de forrageamento nessas folhas (Izzo & Vasconcelos 2002). Além disso, as formigas matam as inflorescências recém-produzidas para que a planta aloque recursos apenas em crescimento e produção de novas folhas, o que resultaria em crescimento da colônia e mais espaço para forrageamento (Izzo & Vasconcelos 2002). Por sua vez, indivíduos maiores de *Hirtella myrmecophila* abortam as domáceas das folhas velhas, que são menos atacadas por herbívoros, o que reduz a

presença de formigas nesses ramos, permitindo a produção de flores (Izzo & Vasconcelos 2002).

Dado que as formigas usam as domáceas das mirmecófitas para nidificar e expandir a colônia, é esperado que o número de domáceas seja um fator limitante para o crescimento da colônia (Fonseca 1999). Colônias da formiga *Pseudomyrmex concolor*, por exemplo, têm seu tamanho associado à quantidade de domáceas da planta hospedeira *Tachigali* spp. (Fonseca 1993). Isso implica que, com o crescimento da planta, e conseqüente aumento da colônia, existe uma maior demanda energética. Logo deve haver uma maior disponibilidade de operárias forrageando para encontrar e subjugar presas, incluindo potenciais herbívoros (Izzo & Vasconcelos 2005), o que indiretamente beneficiaria a planta hospedeira (Rocha & Bergallo 1992; Fonseca & Benson 2003). Entretanto, faltam evidências para explicar como as formigas associadas defendem mais eficazmente plantas maiores contra herbívoros.

Meu objetivo foi determinar como os indivíduos maiores de *H. myrmecophila* são melhor defendidos por *A. octoarticulatus* contra herbívoros. Minha hipótese é de que plantas maiores apresentam menor herbivoria, pois colônias de formigas em plantas maiores são mais numerosas e, portanto, localizam potenciais herbívoros mais rapidamente do que colônias em plantas menores, que apresentam menos operárias.

Material & métodos

Área de estudo

Desenvolvi o trabalho na Reserva do Km 41, administrada pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF/INPA) (02°24'S; 58°52'O) e localizada cerca de 80 km ao norte de Manaus, AM. A reserva é composta por floresta tropical úmida de terra-firme, com a altura do dossel variando entre 30 e 37 m e árvores emergentes podendo atingir 55 m de altura (Laurance *et al.* 1998). O relevo é caracterizado por áreas de platô, vertentes e baixios que apresentam flora diferenciada (Ribeiro *et al.* 1999). A média de precipitação na região é de 2.000 mm/ano, com temperatura média anual de 26 °C (Gascon & Bierregaard 2001).

Espécies estudadas e descrição do sistema

A planta mirmecófita *Hirtella myrmecophila* (Chrysobalanaceae) é uma arvoreta bastante abundante no sub-bosque de florestas de terra-firme na Amazônia Central (Romero & Izzo 2004) e geralmente é encontrada associada à formiga *Allomerus octoarticulatus* (Myrmicinae). A planta não produz recurso alimentar algum para a formiga, que se alimenta predominantemente de insetos que são capturados nas folhas (Izzo 2002; Izzo & Vasconcelos 2002).

Realizei uma procura ativa por indivíduos de *H. myrmecophila* em áreas de vertente e platô da reserva, uma vez que a planta é pouco comum em áreas de baixio (T.J.

Izzo com. pess.). Em cada indivíduo encontrado, medi a altura até o ápice e contei o número total de folhas. Contei também o número de operárias de *A. octoarticulatus* forrageando nas duas faces de folhas recém-expandidas (reconhecidas pela coloração verde clara e brilhante), evitando o contato com as mesmas. Em seguida, estimei a área foliar consumida por herbívoros em cinco folhas sorteadas de cada planta amostrada, com o auxílio de um papel milimetrado. Todos os 30 indivíduos de *H. myrmecophila* amostrados neste estudo abrigavam uma colônia de *A. octoarticulatus*. A altura das plantas amostradas foi de $136,0 \pm 79,4$ cm (média \pm dp) e o número de folhas foi de $58,8 \pm 40,5$.

Relação entre tamanho da planta e eficiência das formigas em localizar herbívoros

Para testar a hipótese de que colônias de formigas em plantas maiores localizam herbívoros mais eficazmente, realizei um experimento utilizando cupins como modelos herbívoros. Colei um cupim na extremidade adaxial de uma folha recém-expandida sorteada em cada indivíduo de *H. myrmecophila*. Registre o tempo até a primeira operária de *A. octoarticulatus* localizar o cupim (tempo de localização). Em seguida, medi o tempo até uma segunda operária recrutada pela primeira formiga chegar ao cupim (tempo de recrutamento). Repliquei o experimento 15 vezes.

Análises estatísticas

O número total de folhas e a altura da planta estavam fortemente correlacionados (correlação de Pearson, $r = 0,72$; $p < 0,001$). Dessa forma, optei por utilizar o número de folhas em todas as análises. Como um dos indivíduos de *H. myrmecophila* estudados apresentou muitas folhas velhas, ele foi retirado de todas as análises. Utilizei regressões lineares simples (Zar 1984) para determinar a relação entre o número médio de formigas forrageando nas folhas recém-expandidas e o número total de folhas das plantas. Também utilizei regressões lineares simples para relacionar o número médio de formigas nas folhas recém-expandidas e o tempo de localização e de recrutamento de operárias. Finalmente, utilizei uma correlação de Spearman para relacionar o número médio de formigas e a área foliar média consumida por herbívoros, uma vez que os dados de área foliar não apresentavam homogeneidade de variâncias.

Resultados

O número médio de formigas forrageando nas folhas recém-expandidas foi de $4,4 \pm 4,8$ indivíduos por folha, e a área foliar média consumida por herbívoros foi de $1,4 \pm 3,8$ cm². Houve uma relação positiva entre o número médio de operárias de *Allomerus octoarticulatus* forrageando nas folhas recém-expandidas e o número total de folhas dos indivíduos de *Hirtella myrmecophila* ($R^2 = 0,18$; $p = 0,049$; Figura 1).

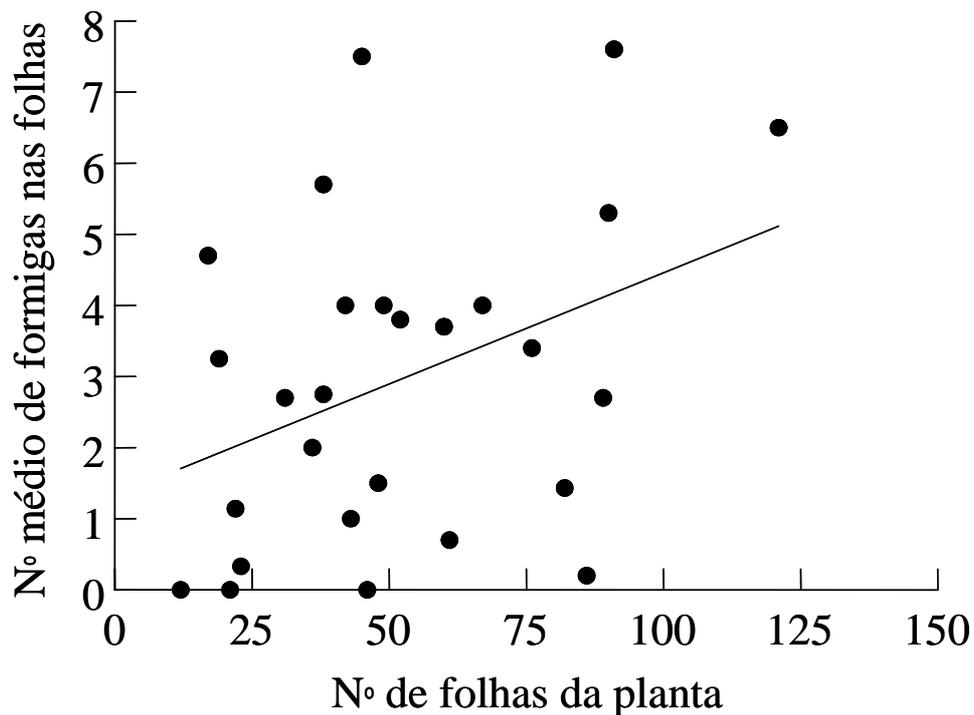


Figura 1. Relação entre o número total de folhas e o número de operárias da formiga *Allomerus octoarticulatus* forrageando em folhas recém-expandidas de *Hirtella myrmecophila* na Amazônia Central.

O tempo de localização dos cupins foi relacionado com o número de formigas forrageando nas folhas ($R^2 = 0,29$; $p = 0,039$; Figura 2). Entretanto, não encontrei relação entre o tempo de recrutamento de operárias e o número de formigas nas folhas ($R^2 = 0,11$; $p = 0,264$; Figura 3). De maneira geral, uma única operária localizava o cupim e, após passar

algum tempo antenando-o e mordendo-o, voltava até a domácea para recrutar outras operárias. Por fim, encontrei também uma correlação negativa entre o número médio de formigas e a área média da folha consumida por herbívoros ($r = -0,348$; $n = 29$; $p < 0,05$; Figura 4).

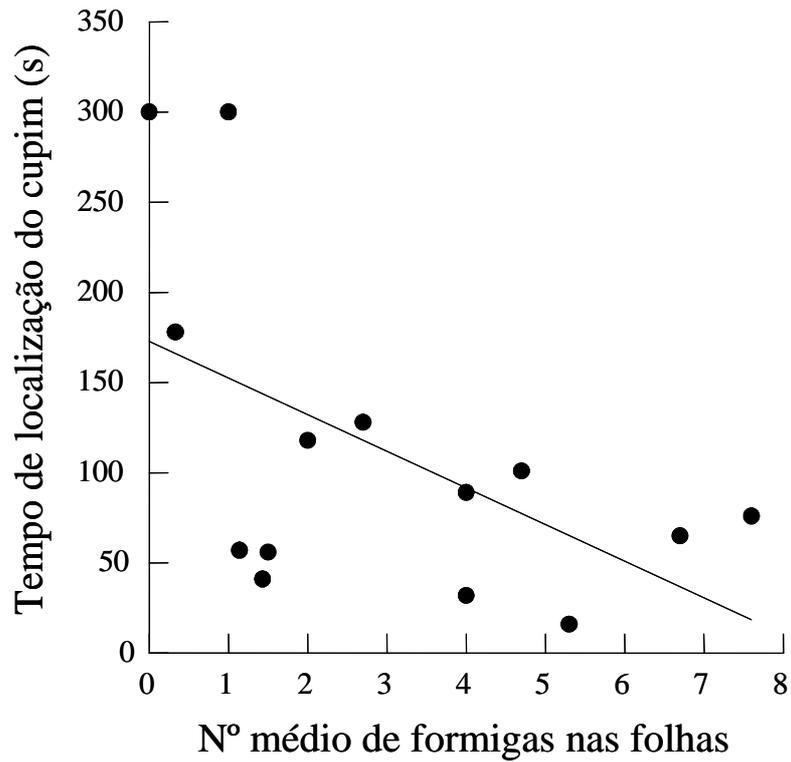


Figura 2. Relação entre o número médio de operárias da formiga *Allomerus octoarticulatus* forrageando em folhas recém-expandidas de *Hirtella myrmecophila* e o tempo gasto pela primeira operária para localizar o cupim.

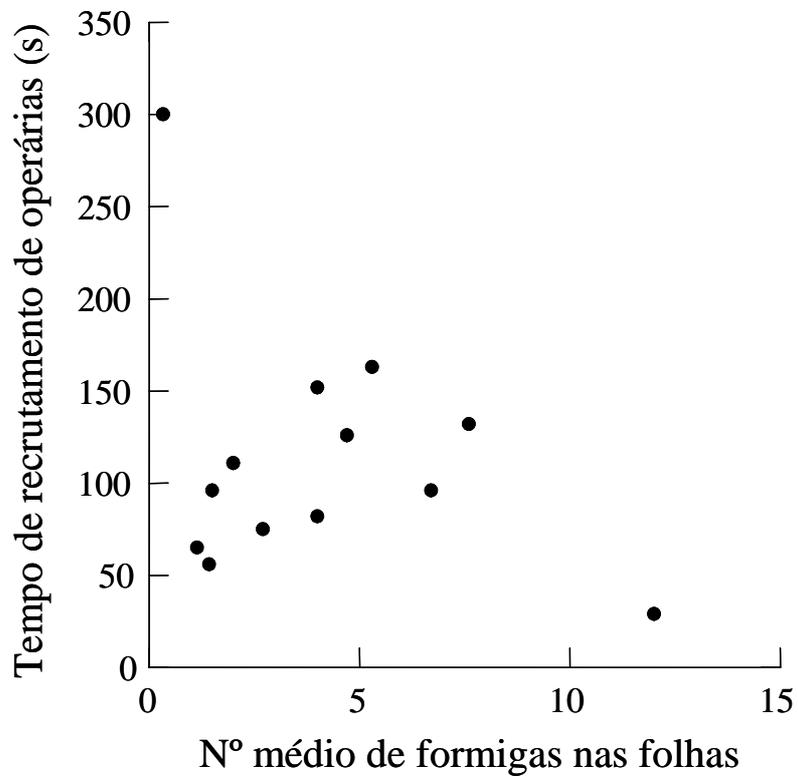


Figura 3. Relação entre o número médio de operárias da formiga *Allomerus octoarticulatus* forrageando em folhas recém-expandidas de *Hirtella myrmecophila* e o tempo gasto pela primeira operária para recrutar outras operárias até o cupim.

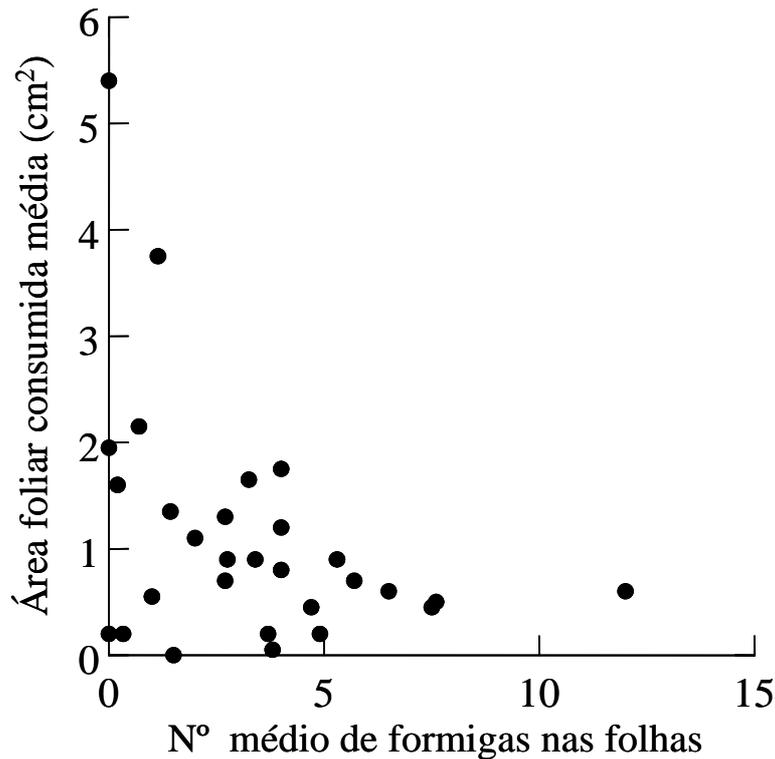


Figura 4. Relação entre o número médio de operárias da formiga *Allomerus octoarticulatus* forrageando em folhas recém-expandidas de *Hirtella myrmecophila* e a área foliar consumida média das folhas da planta.

Discussão

Plantas possuem uma variedade de estratégias defensivas contra herbívoros, incluindo defesas químicas, físicas e bióticas (Agrawal & Rutter 1998). A associação com formigas como forma de defesa biótica é uma estratégia bem desenvolvida por plantas mirmecófitas (Heil & McKey 2003). As mirmecófitas se beneficiam da defesa proporcionada pelas formigas, tanto pela menor área foliar que perdem para os herbívoros como pelo menor investimento em estratégias alternativas de defesa, o que permite que a planta aloque mais recursos para crescimento e produção de novas folhas e domáceas (Izzo & Vasconcelos 2002). Com o crescimento da planta hospedeira, a colônia de formigas associada também cresce (Fonseca

1999). De fato, este estudo indica que indivíduos de *Hirtella myrmecophila* com maior número de folhas apresentaram um maior número de formigas forrageando nas folhas recém-expandidas. Com o crescimento da colônia, a demanda energética para sua manutenção aumenta (Hölldobler & Wilson 1990) e mais operárias forrageiam por presas nas folhas, reduzindo o tempo de permanência de herbívoros na planta e, conseqüentemente, diminuindo a herbivoria (Rocha & Bergallo 1992). Adicionalmente, as colônias de formigas em plantas maiores de *H. myrmecophila* foram mais eficazes na localização de herbívoros, uma vez que os cupins adicionados experimentalmente às folhas foram mais rapidamente localizados por operárias de *Allomerus octoarticulatus*. Entretanto, o tempo de

recrutamento de outras operárias até o cupim não foi diferente entre plantas com maior e menor número de formigas, o que sugere que o tempo de recrutamento de operárias é uma característica intrínseca à colônia e não depende do tamanho da planta.

A hipótese de aumento na eficiência de defesa das formigas relacionada à ontogenia da planta *H. myrmecophila* (Izzo & Vasconcelos 2005) é apoiada pelos resultados deste estudo, já que as plantas com mais folhas e formigas apresentaram uma menor quantidade de área foliar consumida por herbívoros. Além disso, a variação na herbivoria diminuiu com o aumento da planta, de modo que nas plantas pequenas a herbivoria pode ser alta ou baixa, mas nas plantas grandes é sempre baixa. Este padrão parece ser recorrente nos mutualismos entre mirmecófitas e formigas (e.g. Rocha & Bergallo 1992). Plantas jovens e menores devem usar estratégias alternativas de defesa, tanto químicas, como a produção de compostos secundários, quanto físicas, como tricomas foliares (Schupp 1986). Assim, com a ontogenia da planta, a alocação de recursos em defesas químicas e físicas diminuiria em função do aumento da eficiência da defesa biótica das formigas. Dessa forma, a planta poderia investir mais em crescimento e reprodução, aumentando seu valor adaptativo (Agrawal & Rutter 1998). Essa troca de defesas com a ontogenia da planta valoriza a importância da defesa anti-herbivoria para a estabilidade da relação formigas-mirmecófitas (Agrawal & Rutter 1998), que resulta na formação de um

ciclo de benefícios nesse mutualismo: plantas jovens são colonizadas por formigas, crescem mais e são menos atacadas por herbívoros, enquanto a colônia de formigas ganha um abrigo inicial e cada vez mais espaço para forrageamento e aumento da colônia.

Agradecimentos

Primeiramente, gostaria de deixar clara a minha revolta com os forídeos amazônicos! Tinham que desaparecer justo agora? Já mais calmo, agradeço ao Thiago Izzo por refinar a idéia do meu plano C em trabalhar com mirmecófitas, e também aos amigos Tadeu Guerra e Daniel González, que me emprestaram seus Notebooks para a produção deste manuscrito no momento em que a luta por um computador estava no auge. Agradeço também à minha amigona, Daniele Kasper (Dani), pela leitura crítica e sugestões para meu texto, enquanto ela ainda fazia o dela. Aea, valeu por ler a parada, Lora! Também agradeço aos dois revisores, Glauco Machado e Thiago Izzo, pela leitura e comentários valiosos que melhoraram muito a qualidade deste trabalho. Agradeço ao pessoal de apoio do PDBFF, aos professores participantes, ao mestre Brau e em especial aos coordenadores do Curso de Campo Ecologia da Floresta Amazônica 2006, Glauco e Zé Luis, pela oportunidade de participar deste curso maravilhoso e de estar em um lugar que sonho conhecer desde criança. Agradeço também a TODOS os colegas do curso, agora amigos, pela ótima convivência nesses 30 dias de muito trabalho até altas horas da

madrugada, mas também de muita diversão, conversas, músicas, festas e brincadeiras descontraídas. Até aprendi (mais ou menos) a dançar vários tipos de música! Vocês são o máximo e moram no meu coração! Obrigado a todos pelos inúmeros aprendizados pessoais e profissionais, que eu certamente usarei sempre. Posso dizer, com segurança, que tudo o que farei daqui para frente será muito mais fácil devido, em grande parte, aos aprendizados durante esse curso! Enfim, obrigado pelo melhor mês da minha vida!

Referências bibliográficas

- Agrawal, A.A. & Rutter, T.R. 1998. Dynamic anti-herbivore defense in ant-plant: the role of induced responses. *Oikos* 83: 227-236.
- Beattie, A.J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benson, W.W. 1985. Amazon ant-plants. In: Amazonia, Prance, G.T. & Lovejoy, T.E. (eds.). Pergamon Press, Oxford, pp. 239-266.
- Federle, W.; Maschwitz, U. & Fiala, B. 1998. The two-partner system of *Camponotus* (*Colobopsis*) sp.1 and *Maracanga puncticulata* (Euphorbiaceae): natural history of the exceptional ant partner. *Insectes Sociaux* 45: 1-16.
- Fiala, B. & Maschwitz, U. 1990. Studies on the south east Asian ant-plant association *Crematogaster borneensis*/ *Macaranga*: adaptations of the ant partner. *Insectes Sociaux* 37: 212-31.
- Fiala, B.; Maschwitz, U.; Tho, Y.P. & Helbig, A.J. 1989. Studies of south east Asian ant-plant associations: protection of *Macaranga* trees by *Crematogaster borneensis*. *Oecologia* 79: 463-470.
- Fonseca, C.R. 1993. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. *Oikos* 67: 473-482.
- Fonseca, C.R. 1994. Herbivory and the long-lived leave of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology* 82: 833-842.
- Fonseca, C.R. 1999. Amazonian ant-plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 15: 807-825.
- Fonseca, C.R. & Benson, W.W. 2003. Ontogenetic succession in Amazonian ant trees. *Oikos* 102: 407-412.
- Fonseca, C.R. & Ganade, G. 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology* 65: 339-347.
- Gascon, C. & Bierregaard, R.O. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments: The study site, experimental design, and research activity. In: Lessons from Amazonia – The ecology and conservation of a fragmented forest, Bierregaard, R.O.; Gascon, C.; Lovejoy, T.E. & Mesquita, R.C.G. (eds.). Yale University, Michigan, 458 pp.
- Heil, M. & Mckey, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in

- ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 425-453.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. *The ants*. The Belknap Press, Cambridge, 732 pp.
- Izzo, T.J. & Vasconcelos, H.L. 2002. Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. *Oecologia* 133: 200-205.
- Izzo, T.J. 2002. Influência de *Allomerus octoarticulatus* (Formicidae; Myrmicinae) sobre a herbivoria e reprodução de *Hirtella myrmecophila* (Chrysobalanaceae). Tese de Mestrado, INPA-UA, Manaus-AM, 45 pp.
- Izzo, T.J. & Vasconcelos, H.L. 2005. Ants and plant size shape the structure of the arthropod community of *Hirtella myrmecophila*, an Amazonian ant-plant. *Ecological Entomology* 30: 650-656.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- Janzen, D.H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50: 147-153.
- Laurance, W.F.; Ferreira, L.V.; Merona, J.M.R. de & Laurance, S. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032-2040.
- 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.
- Rocha, C.F.D. & Bergallo, H.G. 1992. Bigger ant colonies reduce herbivory and herbivore residence time on leaves of an ant-plant: *Azteca muelleri* vs. *Coelomera ruficornis* on *Cecropia pachystachya*. *Oecologia* 91: 249-252.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R. & Procópio, L.C. 1999. Flora da reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. DFID-INPA, Manaus, 792 pp.
- Romero, G.Q. & Izzo T.J. 2004. Leaf damage induces ant recruitment in the Amazonian ant-plant *Hirtella myrmecophila*. *Journal of Tropical Ecology* 20: 675-682.
- Schupp, E.W. 1986. *Azteca* protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees. *Oecologia* 70: 379-385.
- Treseder, K.K.; Davidson, D.W. & Ehleringer, J.R. 1995. Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. *Nature* 375: 137-139.
- 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.

Vasconcelos, H.L. 1993. Ant colonization of
Maieta guianensis seedlings, an Amazon
ant plant. *Oecologia* 95: 439-443.

Vasconcelos, H.L. & Davidson, D.W. 2000.
Relationship between plant size and ant

associates in two Amazonian ant-plants.
Biotropica 31: 100-111.

Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice
Hall, New Jersey, 718 pp.