

Custos e benefícios da alocação energética no crescimento vegetal: resposta adaptativa ou sinal filogenético?

Daniel Caetano da Silva

Introdução

Plantas apresentam diversos atributos que estão relacionados com suas aptidões, tais como a produção de sementes, captação de radiação solar e absorção de água do solo (McGraw & Wulff 1983). Indivíduos que crescem rapidamente provavelmente serão os primeiros a ter acesso à radiação solar e a atingir a maturação sexual. No entanto, a energia investida em crescimento não pode ser realocada no desenvolvimento de outros atributos importantes como defesa contra herbívoros, reservas energéticas, tolerância ao frio e estruturas reprodutivas (flores, néctar e frutos). Dessa forma, é estabelecida uma relação de custo-benefício na alocação de energia para o crescimento e para outras funções importantes para as plantas (McGraw & Garbutt 1990).

Existem diferentes estratégias de crescimento nas plantas relacionadas à alocação diferencial de energia entre várias estruturas ou funções. Por

exemplo, o número, a forma, o tamanho e a disposição das folhas são componentes que determinam parcialmente a capacidade de uma planta absorver radiação solar (Falster & Westoby 2003). Dado que a quantidade de energia disponível para a alocação em folhas é limitada, a planta pode apresentar duas estratégias: (a) produzir folhas grandes com pouco investimento de carbono por área ou (b) folhas pequenas com muito investimento de carbono por área (Wright *et al.* 2006). Há, portanto, uma demanda conflitante entre a área de cada folha e a massa de carbono investida nela (Yang *et al.* 2008). Da mesma forma, há também uma demanda conflitante relacionada à alocação de recursos para o crescimento e para defesas contra herbívoros. Parte da energia que poderia ser utilizada para o crescimento vegetativo pode ser investida em estruturas ou compostos químicos destinados a evitar ou minimizar os danos causados pela

herbivoria (Elle *et al.* 1999).

Diversos trabalhos já exploraram as relações de custo-benefício na alocação energética em plantas (Strauss *et al.* 2002). No entanto, muitos destes trabalhos não levam em consideração as eventuais influências da relação de parentesco entre as espécies sobre as relações de custo-benefício. Por exemplo, Shure & Wilson (1993) desenvolveram um estudo sobre a resposta de plantas pioneiras e tardias à abertura de clareiras. A variação encontrada nos resultados que não podia ser explicada somente com base nas variáveis ambientais foi explicada como resultado de diferenças em atributos intrínsecos das espécies, como velocidade de crescimento e presença de defesas químicas contra herbivoria. No entanto, alguns atributos podem ser compartilhados entre espécies aparentadas, o que pode inserir um ruído filogenético nos resultados encontrados e dificultar a identificação dos padrões. Por esse motivo faz-se necessária a utilização de um método que busque minimizar esse efeito (Harvey & Pagel 1991).

O método de contrastes

filogenéticos utiliza o comprimento dos ramos de uma filogenia para estimar um valor médio e uma variância entre pares de terminais (e ancestrais) para um dado atributo quantitativo mapeado na filogenia (Harvey & Pagel 1991; Diniz-Filho 2000). Com isso é possível controlar a influência da dependência filogenética das espécies antes de efetuarmos uma análise de correlação ou algum outro tipo de teste que tenha como pressuposto a independência entre as amostras (Harvey & Pagel 1991).

O objetivo desse trabalho foi investigar duas demandas conflitantes na alocação de energia para o crescimento das plantas utilizando o método comparativo de contrastes filogenéticos. As seguintes hipóteses foram testadas: 1) existe uma demanda conflitante entre o investimento na área foliar e na massa de carbono por área foliar (MFA) em angiospermas. Espera-se que quanto maior o investimento da planta em área foliar, menor o investimento em massa de carbono por área; 2) existe uma demanda conflitante entre a alocação de energia para o crescimento e a defesa contra herbivoria em angiospermas. Espera-se que quanto

maior o investimento em crescimento menor a quantidade de defesas químicas e estruturais nas folhas e, portanto, maior a herbivoria. Adicionalmente, foram feitas correlações entre os atributos de interesse com e sem a aplicação do método de contrastes filogenéticos, no intuito de avaliar a influência das relações de parentesco sobre esses atributos. Caso a correlação entre os atributos analisados seja fruto somente do sinal filogenético, espera-se encontrar correlações nas análises que não consideram a filogenia e não encontrar correlações quando o método de contrastes filogenéticos é aplicado.

Métodos

Amostragem e identificação

A coleta de dados foi realizada em dois ambientes distintos: floresta madura e capoeira, ambos localizados na Reserva do Km 41 (2°24'S, 59°43'O), pertencente ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) na Amazônia Central. A amostragem foi feita em dois ambientes para maximizar a variação nas estratégias de alocação de energia entre as espécies amostradas, pois a

floresta contínua apresenta menor disponibilidade de luz (i.e. menor disponibilidade de recursos para fotossíntese) do que a capoeira. Foram amostrados 69 indivíduos de arbustos e arvoretas até 4 m de altura, pertencentes a 23 espécies, compreendendo 10 famílias de angiospermas: Annonaceae, Burseraceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Salicaceae, Urticaceae e Violaceae. Para cada família foram amostradas pelo menos duas espécies e para cada espécie foram amostrados três indivíduos. As plantas foram coletadas ao longo de trilhas e identificadas até o menor nível taxonômico possível utilizando um guia de identificação (Ribeiro *et al.* 1999).

Medições

Para cada indivíduo amostrado, as seguintes medições foram feitas: comprimento e maior largura da folha, massa de carbono por área foliar (MFA), altura total da planta, diâmetro à altura do solo (DAS), e índice de área foliar removida (Dirzo & Domingues 1995). As medidas de comprimento e maior largura foram obtidas de uma

folha totalmente expandida por indivíduo (i.e. três folhas por espécie) e foram utilizadas para estimar a área foliar, aproximando-a da área de uma elipse (área elipse = $\frac{3}{4} * \pi * R * r$, sendo R = comprimento / 2 e r = maior largura / 2). Foi calculada a média da área das três folhas para cada uma das espécies amostradas.

A massa de carbono por área foliar (MFA) foi calculada utilizando dois discos de tecido foliar (corte transversal), com área de 95 mm², obtidos de uma folha de cada indivíduo amostrado (i.e. seis discos de tecido foliar para cada espécie). Os discos foliares foram secados em forno caseiro por 20 min a aproximadamente 180 °C e posteriormente pesados em uma balança de precisão de 0,001 g. Para o cálculo do MFA, foi utilizada a razão entre a massa seca (g) e a área (cm²) dos seis discos de tecidos foliar de cada espécie (Wright *et al.* 2004).

Como estimativa indireta do investimento em crescimento vertical, foi utilizada a razão entre a altura total (medida do solo até a base da gema apical do ramo mais alto) e o diâmetro do caule na altura do solo (DAS), de

forma que quanto maior o valor desta razão, mais rápido é o crescimento da planta. A área foliar removida foi calculada para 20 folhas por indivíduo amostrado, seguindo o índice de herbivoria proposto por Dirzo & Domingues (1995). Este índice classifica as folhas em categorias de acordo com a porcentagem de área foliar removida, sendo: 0% (categoria 0); 1-5% (categoria 1); 6-12% (categoria 2); 13-24% (categoria 3); 25-50% (categoria 4) e 51-99% (categoria 5). Foram somados os valores das categorias atribuídas a cada folha e dividido pelo número total de folhas, obtendo-se um valor médio do índice por indivíduo. Quanto maior o índice de área foliar removida, menor a quantidade de defesas de uma planta, já que os herbívoros tendem a concentrar seu ataque em plantas com menos defesa (Hull-Sanders & Eubanks 2005).

Contrastes filogenéticos e testes

Para computar os contrastes filogenéticos dos atributos medidos nas plantas foram calculadas a diferença e a média entre os valores de dois terminais adjacentes na filogenia, os quais

possuem um ancestral comum e exclusivo (i.e. grupo irmão). A diferença entre os dois terminais quanto ao valor do atributo mensurado foi utilizada como o valor de contraste e a média como o valor do ancestral hipotético do grupo. Em uma segunda etapa, o ancestral substitui o grupo irmão na filogenia, formando um novo

grupo irmão com o terminal adjacente. Então, o novo grupo irmão é utilizado para o cálculo do contraste e do valor do ancestral hipotético do grupo (veja exemplo na Figura 1). Este procedimento foi repetido para cada grupo irmão da filogenia, gerando os valores de contrastes filogenéticos (Diniz-Filho 2000).

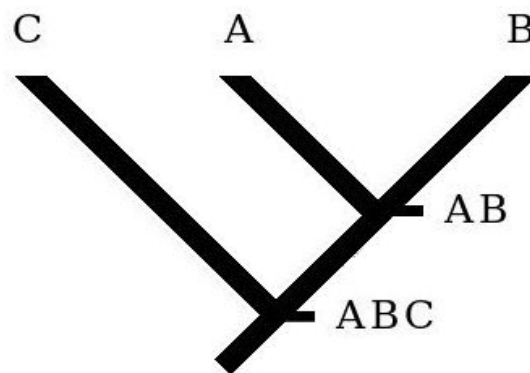


Figura 1. Cálculo dos contrastes filogenéticos. É calculada a diferença e a média dos valores dos atributos de A e B, gerando, respectivamente um valor de contraste e o valor atribuído ao ancestral AB. Então, para calcular o contraste entre C e o grupo irmão A + B, é utilizado a diferença entre C e o ancestral AB, gerando um valor de contraste e um valor para o ancestral ABC.

A hipótese filogenética usada para a análise de contrastes foi desenvolvida pelo Angiosperm Phylogeny Group (APG II 2003) e por Soltis *et al.* (2008) para as ordens e algumas famílias de angiospermas. Nos casos em que mais de duas espécies de uma mesma família foram amostradas, espécies de um mesmo gênero foram agrupadas em um

grupo irmão. No caso de espécies da mesma família, porém pertencentes a gêneros distintos, a relação de parentesco entre as espécies foi inferida por similaridade morfológica de características vegetativas. A figura 2 mostra a relação de parentesco entre as 23 espécies de plantas amostradas.

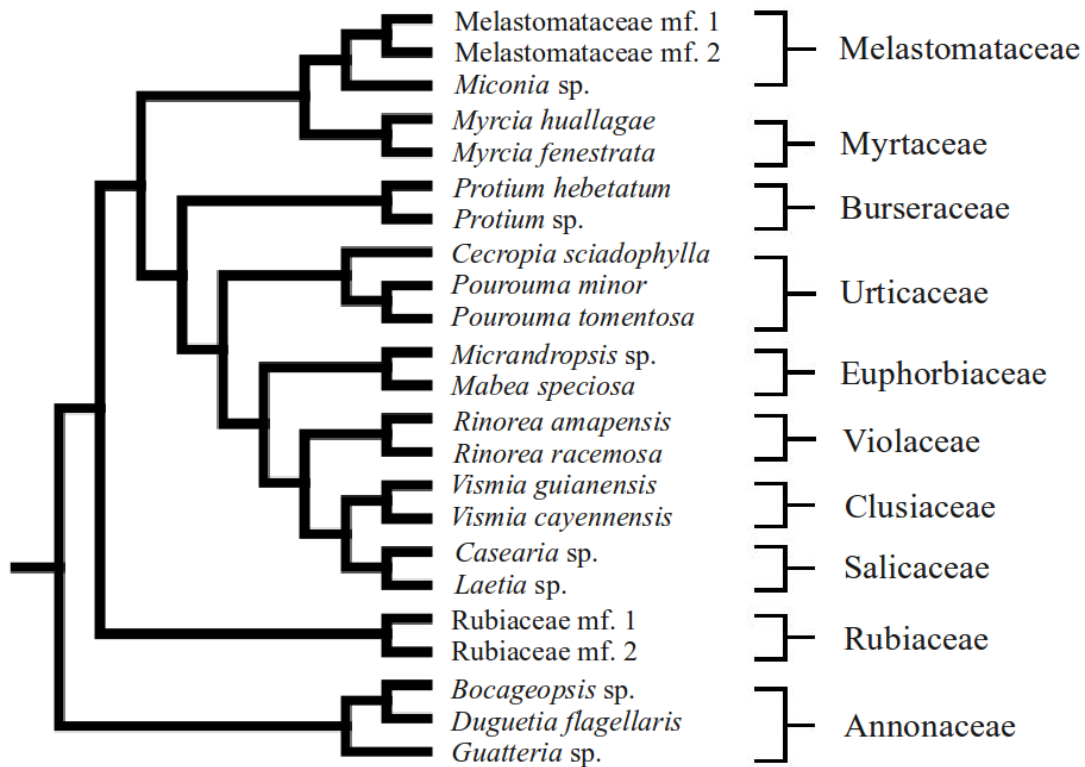


Figura 2. Filogenia das espécies de angiospermas amostradas, baseado na hipótese filogenética proposta por APG II (2003) e Soltis *et al.* (2008). Os exemplares de uma mesma família cujos gêneros não foram identificados foram classificados em morfotipos (mf.).

Para testar a hipótese de que existe uma demanda conflitante entre a área foliar e o investimento em massa de carbono por área foliar (MFA), foi efetuada uma correlação entre os contrastes filogenéticos da área foliar e os contrastes dos valores de MFA. Para testar a hipótese de que existe uma demanda conflitante entre a alocação de energia para o crescimento e a defesa contra herbivoria, foi efetuada uma correlação entre os contrastes da razão

entre altura total e DAS e o índice de área foliar removida.

Resultados

A área foliar variou entre 16,6 cm² e 917,9 cm² (média de 289,0 ± 249,01 cm²) e o MFA variou entre 0,04 g/cm² e 0,08 g/cm² (média de 0,03 ± 0,01 g/cm²). Não houve correlação entre os contrastes filogenéticos da área foliar e os contrastes da massa por área foliar (MFA) ($r^2 = 0,040$, $F = 0,825$ $p = 0,374$,

Figura 3). Também não houve correlação entre a área foliar e os valores de MFA sem a utilização do

método de contrastes filogenéticos ($r^2 = 0,004$, $F = 0,092$, $p = 0,765$).

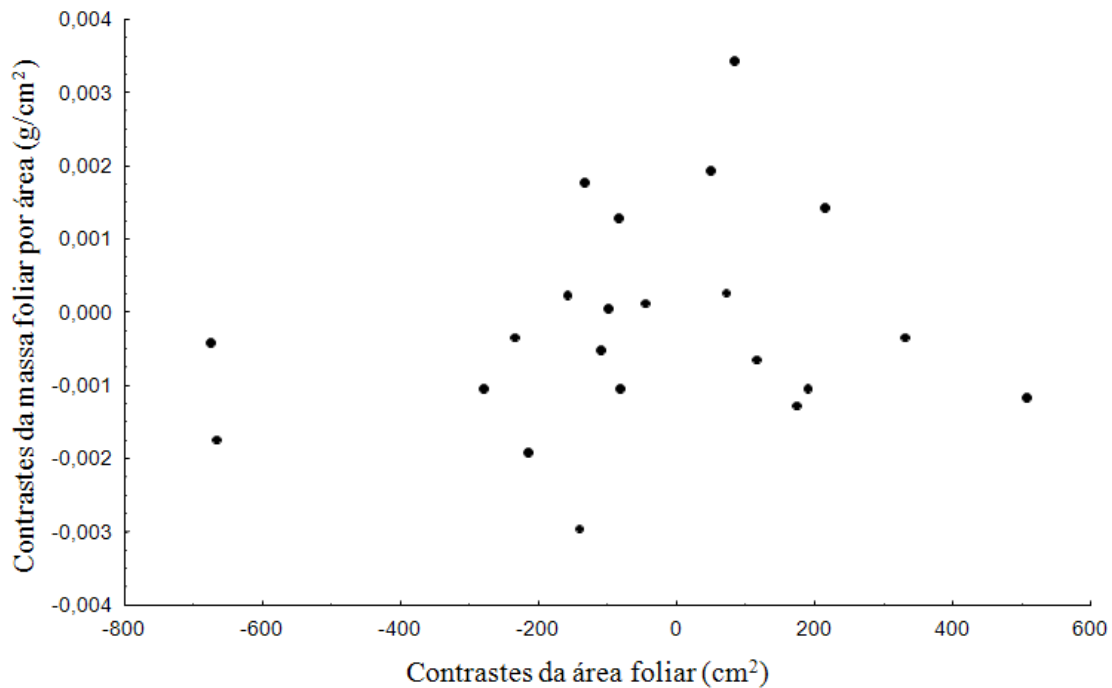


Figura 3. Correlação entre os contrastes da massa foliar por área (g/m²) e os contrastes da área foliar (cm²). Os valores de contrastes foram calculados a partir do método de contrastes filogenéticos (Diniz-Filho 2000).

A razão altura total / DAS variou entre 73 cm e 188 cm (média de $130 \pm 29,3$ cm) e o índice de área foliar removida variou entre 0,34 e 2,48 (média de $1,27 \pm 0,59$). Não houve correlação entre os contrastes da razão altura total / DAS e os contrastes do

índice de área foliar removida ($r^2 = 0,006$, $F = 0,137$, $p = 0,715$, Figura 4). Também não houve correlação entre as duas variáveis sem a utilização do método de contrastes filogenéticos ($r^2 = 0,000$, $F = 0,004$, $p = 0,948$).

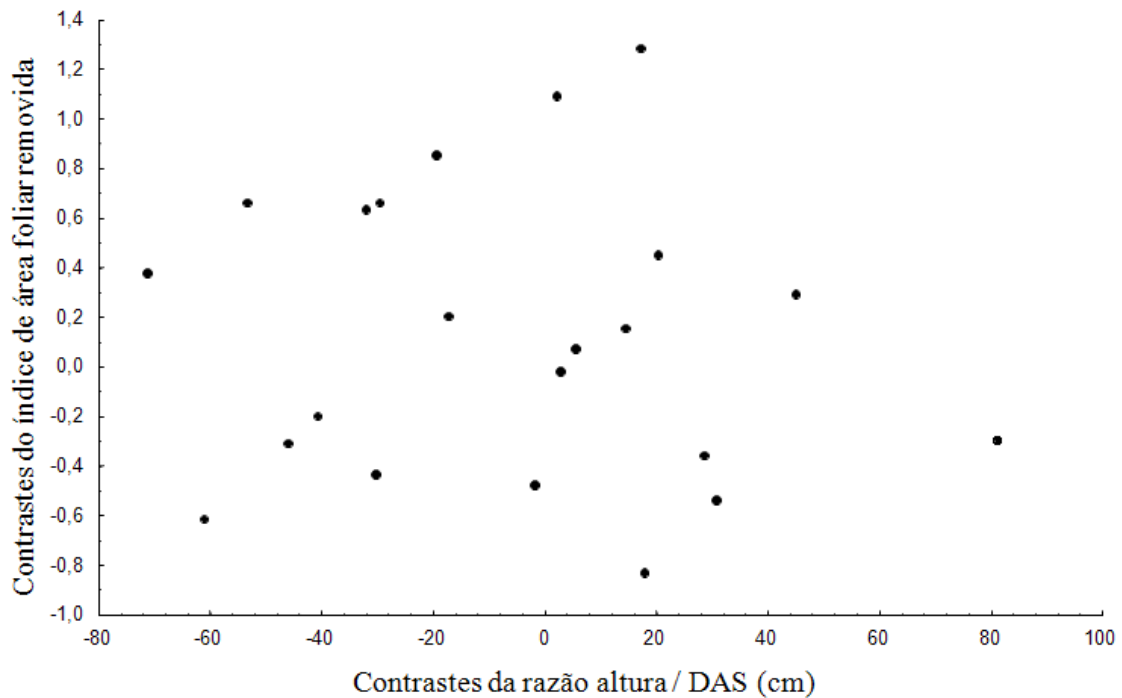


Figura 4. Correlação entre os contrastes do índice de área foliar removida e os contrastes da razão altura / DAS (cm) calculados a partir do método de contrastes filogenéticos (Diniz-Filho 2000).

Discussão

Não há evidências que suportem a existência de uma demanda conflitante entre o MFA e a área foliar. Houve uma grande variação na área foliar das espécies amostradas, no entanto, a variação nos valores de MFA foi muito pequena. Isso mostra que, as diferentes espécies amostradas apresentam investimento em massa de carbono por área muito semelhante, independentemente da área foliar.

Plantas que crescem em ambientes com baixa disponibilidade de luz, como na floresta madura, necessitam de alta eficiência no aproveitamento da luminosidade que incide sobre as folhas. Portanto, há uma tendência no investimento de energia para aumentar a área fotossintética total. Este incremento em área fotossintética, por sua vez, pode resultar de um aumento na área foliar, do número de folhas ou de uma modulação de ambos

atributos (Yang *et al.* 2008). Plantas que produzem folhas com valores baixos de MFA investem menos energia para produzir uma mesma área fotossintética total do que plantas com maior MFA (Lambers & Poorter 2004). Portanto, a área fotossintética total de uma planta pode ser aumentada na ausência de um incremento no investimento de energia por uma modulação do investimento em MFA (Poorter *et al.* 2009). No entanto, já que a variação nos valores de MFA nas espécies amostradas foi muito pequena, as plantas amostradas provavelmente não modulam o investimento em MFA para aumentar a área fotossintética total. Logo, o incremento na área fotossintética total necessariamente demanda um incremento no investimento de energia. Isso pode explicar a ausência de correlação entre a área foliar e os valores de MFA, pois as plantas podem aumentar a área fotossintética total por uma variação na área foliar e no número de folhas, independentemente do MFA.

Também não há evidência de que existe uma demanda conflitante entre o crescimento e o investimento em defesas contra herbivoria. O

investimento em defesas contra herbivoria, é custoso para a planta, podendo reduzir seu sucesso reprodutivo e taxa de crescimento (Elle 2009). Além disso, plantas que ocorrem em ambientes com elevada disponibilidade de recursos em geral apresentam altas taxas de crescimento. Segundo a hipótese da disponibilidade de recursos (Coley *et al.* 1985) nesses ambientes as plantas investiriam menos em defesas contra herbivoria, uma vez que a produção de novas estruturas seria menos custosa do que o investimento em defesas. Esse poderia ser mais um argumento sustentando a existência de uma demanda conflitante entre o investimento em crescimento e o investimento em defesas contra herbivoria que, entretanto, não obteve suporte nesse estudo. Por outro lado, plantas que crescem mais rapidamente também apresentam maior taxa de substituição de folhas (Ryser 1996). Comparadas às folhas das plantas de crescimento lento as folhas das plantas de crescimento rápido permanecem por menos tempo expostas aos herbívoros. Esse menor intervalo de exposição das folhas aos herbívoros pode ter resultado

em uma subestimação dos valores do índice de área foliar removida.

A análise dos dados sem a aplicação do método de contrastes filogenéticos não modificou o resultado das correlações entre os atributos mensurados, como era esperado. Provavelmente isso se deve ao alto grau de plasticidade no crescimento das plantas (Doust 1989). Características plásticas são fenótipos que possuem grande variação, muitas vezes relacionadas com fatores ambientais como disponibilidade de recursos ou estresse (Valladares & Niinemets 2007). O alto grau de plasticidade de uma dada característica pode provocar a anulação de um possível sinal filogenético, pois a variação dentro de um grupo monofilético se torna semelhante ou maior do que a variação encontrada entre os grupos. Os atributos plásticos relacionados com o crescimento vegetativo das plantas conferem grande vantagem adaptativa, pois esta plasticidade resulta na capacidade de responder às variações na disponibilidade de recursos do ambiente.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer especialmente às pessoas que ajudaram na coleta e na identificação das plantas amostradas neste projeto: Júnior (“É merrmo...”), Marcel (Bebê e Bernadete) e Georgia. Sem a ajuda de vocês eu não conseguiria diferenciar nada no meio daquele verde todo.

A todos os alunos do curso, pela experiência única e por dividir todos esses momentos maravilhosos na “Amazonía”. Agradeço a Paulinha pela meiguice extrema; a Karol e o Eduardo por dividir o medo de não achar as mochilas no aeroporto; a Carine pelos momentos de discussão na Dimona; ao Caio por ser o Caio; a Luana por perder os peixes no Igarapó; ao Marcel por todas as risadas e piadas incríveis; ao Tico por conseguir encontrar tudo na Amazônia, desde jabuti a onicóforo raivoso e a toda a turma pela companhia e apoio! Aos professores e monitores, agradeço de coração por todas as dicas e pelo aprendizado que, com certeza, vai servir para o resto da minha vida!

Referências

- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141:399-436.
- Diniz-Filho, J.A.F. 2000. Métodos filogenéticos comparativos. São Paulo: Holos Editora.
- Dirzo, R. & C. Domingues. 1995. Plant-animal interaction in Mesoamerican tropical dry forest, pp. 305-325. In: Seasonally dry tropical forests (S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina, eds.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Doust, J.L. 1989. Plant reproductive strategies and resource allocation. *Trends in Ecology and Evolution*, 4:230-234.
- Elle, E., N.M. Van-Dam & D. Hare. 1999. Cost of glandular trichomes, a “resistance” character in *Datura wrightii* Regel (Solanaceae). *Evolution*, 53:22-35.
- Falster, D.S. & M. Westoby. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist*, 158:509-525.
- Garland, T., P.E. Midford & A.R. Ives. 1999. An introduction to phylogenetically based statistical methods, with a new method for confidence intervals on ancestral values. *American Zoologist*, 39:374-388.
- Harvey, P.H. & M. Pagel. 1991. The comparative method in evolutionary biology. New York: Oxford University Press.
- Hull-Sanders, H.M. & M.D. Eubanks. 2005. Plant defense theory provides insight into interactions involving inbred plants and insect herbivores. *Ecology*, 86:897-904.
- Lambers, H. & H. Poorter. 2004. Inherent variation in growth rate between higher plant: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 34:283-362.
- Martins, E.P. 1996. Conducting phylogenetic comparative studies when the phylogeny is not known.

- Evolution*, 50:12-22.
- Martins, E.P. 2000. Adaptation and the comparative method. *Trends in Ecology and Evolution*, 15:296-299.
- McGraw, J.B. & K. Garbutt. 1990. The analysis of plant growth in ecological and evolutionary studies. *Trends in Ecology and Evolution*, 5:251-254.
- McGraw, J.B. & R.D. Wulff. 1983. The study of plant growth: A link between the physiological ecology and population biology of plants. *Journal of Theoretical Biology*, 103:21-28.
- Nishimura, P.Y., S. Boff, A. Fujikawa & R.S. Bovendorp. 2009. Alocação de recursos e herbivoria em *Hibiscus pernambucensis* (Malvaceae) em uma área de restinga. In: Livro do curso de campo Ecologia da Mata Atlântica (G. Machado, P.I. Prado & A.A. Oliveira, eds.). São Paulo: USP.
- Poorter, H., Ü. Niinemets, L. Poorter, I.J. Wright & R. Villar. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182:565-588.
- Ribeiro, J.E.L.S., M.J.G. Hopkins, A. Vicentini, C.A. Sothers, M.A.S. Costa, J.M. Brito, M.A.D. Souza, L.H. Martins, L. Lohmann, P.A.C.L. Assunção, E.C. Pereira, C.F. Silva, M.R. Mesquita & L.C. Procópio. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. Manaus: INPA.
- Ryser, P. 1996. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, 10:717-723.
- Schulze, E.D., E. Beck & K.M. Hohenstein. 2002. Light, pp. 23-27. In: Plant Ecology (E.D. Schulze, E. Beck & K.M. Hohenstein eds.). Berlin: Springer.
- Shure, D.J. & L.A. Wilson. 1993. Patch-size effects on plant phenolics in successional openings of the Southern Appalachians. *Ecology*, 74:55-67.

- Soltis, D.E., C.D. Bell, S. Kim & P.S. Soltis. 2008. Origin and early evolution of angiosperms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133:3-25.
- Strauss, S.Y., J.A. Rudgers, J.A. Lau & R.E. Irwin. 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 17:278-285.
- Valladares, F. & Ü. Niinemets. 2007. The architecture of plant crowns: From design rules to light capture and performance, pp. 101-150. In: Functional plant ecology 2^a ed. (F.I. Pugnaire & F. Valladares, eds.). New York: CRC Press.
- Wright, I.J., D.S. Falster, M. Pickup & M. Westoby. 2006. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum*, 127:445-456.
- Wright, I.J., P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J.H.C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P.K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B.B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S.C. Thomas, M.G. Tjolkner, E.J. Veneklaas & R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428:821-827.
- Yang, D., G. Li & S. Sun. 2008. The generality of leaf size versus number trade-off in temperate woody species. *Annals of Botany*, 102:623-629.