

A competição nem sempre é a regra na natureza. Espécies diferentes podem se associar para aumentar suas chances de sobrevivência, uma ajudando a outra, em uma relação denominada mutualismo. Estudos sobre a interação entre certas espécies de plantas e formigas amazônicas revelam a complexidade das relações mutualísticas, que certamente exerceram – e continuam exercendo – um importante papel na evolução da vida em nosso planeta.

David M. Lapola

*Departamento de Ecologia,
Universidade Estadual Paulista
(Rio Claro)*

Emilio M. Bruna

*Department of Wildlife
Ecology and Conservation,
University of Florida
(Estados Unidos)*

Heraldo L. Vasconcelos

*Instituto de Biociências,
Universidade Federal
de Uberlândia (MG)*

Amizade

MUTUALISMO ENTRE PLANTAS

A teoria da evolução baseia-se – em sua concepção original – na luta pela vida e na sobrevivência do mais apto. No entanto, essa visão da natureza, onde a predação e a exclusão competitiva reinam absolutas, está mudando. Novas linhas de pensamento têm nos mostrado que a cooperação entre seres (ou, mais especificamente, o mutualismo) é uma das mais importantes forças da evolução dos organismos. Embora os mutualismos sejam uma das interações mais estudadas em ecologia, só recentemente vêm sendo decifrados os mecanismos pelos quais tais processos se estabelecem e permanecem atuando.

Essas relações incluem desde microrganismos, como algumas bactérias que vivem no interior de nossos intestinos, até macrorganismos, como beija-flores que polinizam plantas. Um dos exemplos mais clássicos de mutualismo envolve formigas que, em troca de alimento e abrigo fornecidos

tênue

E FORMIGAS NA AMAZÔNIA

Figura 1. Galhos da mirmecófito amazônica *Tachigali myrmecophila* com formigas da espécie *Pseudomyrmex concolor*

por certas plantas, as defendem contra o ataque de animais herbívoros. Mas essa parceria nem sempre funciona na forma “eu te dou comida e você me protege dos meus inimigos”. Nossos estudos, conduzidos na Amazônia central, revelaram que nem todas as formigas, de fato, retribuem à altura os favores recebidos de suas plantas hospedeiras.

Os naturalistas britânicos Alfred Wallace (1823-1913) e Charles Darwin (1809-1882), em suas célebres viagens desvendando a teoria da seleção natural, puderam observar o comportamento agressivo de formigas associadas a plantas tropicais. Eles certamente tiveram algumas experiências desagradáveis e doloridas, em particular ao encontrar plantas como as do gênero *Tachigali*, popularmente conhecidas no norte do Brasil como ‘tachi’, e suas ferocíssimas formigas defensoras, do gênero *Pseudomyrmex* (figura 1).

O botânico alemão Richard M. Schomburgk (1811-1891), que conduzia uma expedição pelo interior da então Guiana Britânica, em 1844, descreve em detalhes as sensações de um encontro com uma dessas plantas: “Estava tentando quebrar um de seus galhos quando centenas desses insetos começaram a correr para fora de pequenas aberturas no tronco, me cobriram completamente e no auge da fúria dominaram minha pele com suas mandíbulas e, vomitando um líquido branco, enterraram seus terríveis ferrões em meus músculos. Devo confessar que depois disso um horror misterioso me invadia toda vez que cruzávamos com uma dessas árvores.”

Apesar dos registros dos naturalistas, foi só a partir dos estudos clássicos do ecólogo norte-americano Daniel H. Janzen que tal interação entre formigas e plantas veio à luz da ciência moderna. Janzen estudou, na década de 1960, a interação de ▶



Figura 2. Espinhos modifica- dos (occos) para o abrigo de formigas *Pseudomyrmex* são encontrados nessa espécie mirmecófito da América Central, do gênero *Acacia*, estudada pelo ecólogo Daniel Janzen

formigas *Pseudomyrmex* com plantas do gênero *Acacia* (figura 2), que ocorrem na América Central e no norte da América do Sul.

As acácias, como muitas outras plantas que abrigam formigas, são conhecidas como mirmecófitas – termo derivado das palavras gregas *myrmex* (formiga) e *phyto* (planta) –, ou plantas-de-formiga. Na América tropical, a diversidade de mirmecófitas é notavelmente alta na Amazônia, onde são registradas cerca de 230 espécies, de 17 diferentes famílias. Por motivos ainda desconhecidos, dificilmente as mirmecófitas ocorrem fora das regiões tropicais, sendo que no Sudeste e Sul do Brasil essas plantas são muito raras.

As mirmecófitas caracterizam-se por apresentar estruturas modificadas – as domáceas – usadas como abrigo pelas formigas (figura 3). As domáceas, que incluem desde caules ou galhos ocos até folhas em forma de bolsa, são estruturas naturais que evoluíram sem a interferência direta das formigas ou qualquer outro organismo. Em troca do abrigo e, em geral, também do alimento produzido pela planta dentro ou fora das domáceas (os ‘corpos de alimentação’), as formigas associadas fornecem proteção contra herbívoros, atacan-

do e repelindo inimigos naturais da planta, sejam insetos ou vertebrados. Além da proteção contra herbívoros, as formigas podem proporcionar outros benefícios para sua planta hospedeira.

Na Amazônia peruana, as formigas do gênero *Myrmelachista* que habitam as domáceas de *Tococa guianensis* e *Clidemia heterophylla* (ambas da família Melastomataceae) chegam a matar a vegetação competidora em volta da planta que elas ocupam – o que é chamado de atividade herbicida. Em alguns casos, as formigas associadas também podem fornecer nutrientes essenciais para a planta a partir dos detritos (o ‘lixo’ da colônia) que depositam dentro das domáceas. Também é sabido que plantas com o tronco oco, como as embaúbas (gênero *Cecropia*, família Cecropiaceae), podem usar, durante a fotossíntese, o gás carbônico gerado pela ação das formigas nas domáceas.



Figura 3. Corte transversal de uma domácea da planta *Cordia nodosa*, mostrando as formigas *Azteca* que vivem em seu interior

Figura 4. Ramo de *Maieta guianensis*, uma das plantas estudadas pelos autores, mostrando as domáceas (bolsas verdes na base das folhas) – sem as formigas *Pheidole minutula*, que a defendem contra insetos herbívoros, *M. guianensis* perde grande quantidade de folhas e pára de produzir frutos (as bolinhas vermelhas)



O número exato de espécies de formigas que mantêm associação com plantas mirmecófitas na Amazônia é desconhecido, mas não deve superar duas centenas. A maioria dessas formigas pertence aos gêneros *Myrmelachista*, *Pseudomyrmex*, *Pheidole*, *Crematogaster*, *Azteca* e *Allomerus*, esse último um gênero peculiar por estar exclusivamente associado às mirmecófitas.

SERVIÇO E RECOMPENSA

Na teoria clássica de mutualismo, uma das espécies oferece um serviço ou produto que seu parceiro não pode conseguir sozinho e, em troca, recebe algum tipo de pagamento ou recompensa. Esse processo é por vezes chamado de modelo biológico de mercado, pois se assemelha muito à teoria econômica básica de mercado internacional. Se uma nação A se especializa em determinado produto que o país B tem dificuldades em obter, e se a nação B consegue facilmente produzir algo que interessa ao país A e este não consegue fabricar sozinho, então ambos podem se beneficiar com a especialização e a parceria de mercado.

Tanto no comércio internacional quanto nos mutualismos, porém, pode haver um parceiro que queira obter vantagem da 'boa vontade' do outro e ganhar mais por aquilo que está oferecendo. Se isso acontece, a interação pode se modificar drasticamente. No caso das relações planta-formiga, quando essa assimetria no balanço de troca torna-se exacerbada, uma interação previamente mutualística tende a se tornar parasítica. O quadro torna-se dramático, com as espécies que interagem mostrando uma sutil gradação entre mutualismo (ambas se beneficiam), comensalismo (um dos parceiros se beneficia e o outro nada ganha ou perde) e parasitismo (um se beneficia e o outro sai prejudicado).

Na natureza raramente encontramos casos de mutualismos específicos, isto é, em que uma dada

espécie se relaciona apenas com outra e vice-versa. Isso não é diferente na relação entre formigas e plantas mirmecófitas. Em geral, cada espécie de planta se associa com várias espécies de formigas e cada espécie de formiga pode ocupar várias espécies de plantas. A planta *Tachigali myrmecophila*, por exemplo, pode ser habitada (não simultaneamente) pelas formigas *Azteca schummani*, *Crematogaster* sp., *Pseudomyrmex nigrescens* ou *Pseudomyrmex concolor*. Por sua vez, tais formigas habitam não só *T. myrmecophila*, mas também *T. polyphylla*.

Isso parece ser evolutivamente vantajoso, pois o grau de interdependência entre dois parceiros quaisquer se torna menor e assim a ausência de um dos parceiros não leva à extinção do outro. Por outro lado, essa menor especificidade pode também suscitar preferência por aqueles parceiros que correspondam melhor ao investimento feito, ou parceiros com os quais o balanço de troca seja igualmente equilibrado.

PARES NEM SEMPRE PERFEITOS

Em um de nossos trabalhos de campo, feito nas reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (uma colaboração entre o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e a Smithsonian Institution, dos Estados Unidos), a 70 km ao norte de Manaus, estudamos três espécies de formigas – *Azteca* sp., *Crematogaster laevis* e *Pheidole minutula* – que podem habitar duas plantas, *Maieta guianensis* (figura 4) e *Tococa bullifera* (figura 5), ambas da família Melastomataceae. *C. laevis* ocorre, na área de estudos, em ambas as ▶



Figura 5. As folhas de *Tococa bullifera*, outra planta estudada pelos autores, também têm formigas morando no interior de suas domáceas

espécies de planta, mas *Azteca* sp. só é encontrada em *T. bullifera* e *P. minutula* apenas em *M. guianensis*.

Notamos, em observações prévias, que, dependendo da espécie de formiga que ocupava a planta, havia diferenças no tamanho e às vezes na quantidade de danos às folhas. Para testarmos se as formigas realmente diferiam nos serviços prestados à planta hospedeira, realizamos dois experimentos simples, um analisando o efeito da remoção das formigas (com o uso de inseticida) e o outro simulando ataque de insetos herbívoros, induzindo assim artificialmente a defesa da planta pelas formigas.

Nossos resultados mostraram que, em geral, as formigas são muito importantes para essas plantas: a remoção desses insetos levou, em dois meses, a um aumento de 26% nos danos causados às folhas por insetos herbívoros (figura 6). No entanto, a qualidade dos serviços prestados por cada parceiro (formiga) à planta foi variável. *Azteca* sp. foi a melhor defensora de *T. bullifera*, enquanto *P. minutula* foi a melhor defensora de *M. guianensis* – nos dois casos em comparação com *C. laevis*.

Isso acontece porque diferentes espécies de formigas diferem sensivelmente em sua agressividade contra herbívoros, além de responder de formas distintas às pistas (ou dicas) que a planta dá ao sofrer um ataque de herbívoros. Essas pistas geralmente são compostos químicos, emitidos através das perfurações que os insetos fazem quando se alimentam das folhas das mirmecófitas. Supõe-se que, se a espécie de formiga tiver uma longa história de associação com a planta, responderá de imediato a esse chamado, que as guia até o local onde está o herbívoro, para então atacá-lo. Assim, pode-se especular sobre a existência de ‘pares perfeitos’ entre espécies de plantas e formigas, pares em que tais espécies estariam ecológica e evolutivamente adaptadas umas às outras, e onde

o balanço de troca traria máximo benefício para ambos os parceiros.

Nossas observações revelaram que *C. laevis* é uma formiga pouco ágil e pouco agressiva contra outros insetos, o que explica por que os níveis de herbivoria foram maiores nas plantas associadas a esse inseto. Além disso, o número de operárias de *C. laevis* recrutadas (mobilizadas para a defesa da planta) durante nossas simulações de ataques de herbívoros foi menor em relação ao número mobilizado por *Azteca* sp. e *P. minutula*. Um detalhe, porém, faz com que *C. laevis* não seja considerada uma parasita das plantas que habita: ela defende bem as folhas jovens – e tais folhas são as principais responsáveis pela fotossíntese nessas plantas. Além disso, essas folhas são também a porção da planta mais procurada pelos herbívoros, já que contêm poucas defesas químicas (compostos secundários, como taninos) que inibem a ação dos ‘atacantes’. Isso mostra a importância da defesa dessas folhas pelas formigas. Embora as plantas habitadas por *C. laevis* sofram mais danos com a herbivoria que as habitadas por *P. minutula* ou *Azteca* sp., ainda assim a taxa de dano, naquelas plantas, é seis vezes menor que em plantas sem formiga alguma.

Portanto, não se trata de uma parasita, já que confere algum benefício à planta hospedeira, mas pode ser considerada a parceira menos desejável nessa relação mutualística. Isso porque *C. laevis* tira proveito do investimento que a planta faz em domáceas e corpos de alimentação, mas não fornece à planta uma compensação tão boa quanto aquela garantida por *Azteca* sp. ou *P. minutula*. Outros pesquisadores já propuseram que a associação de *C. laevis* com plantas-de-formiga seria relativamente recente e que, por isso, essa espécie de formiga desempenhou um papel menor na evolução das características mirmecófitas dessas plantas.

Evidências ecológicas confirmam essa hipótese. Em primeiro lugar, ao contrário do que ocorre com a maioria das espécies associadas a mirmecófitas, o ninho de *C. laevis* não está limitado à planta hospedeira, expandindo-se também para o solo e para a serapilheira (a camada de folhas e detritos acumulados sobre o solo), onde se aloja parte da colônia, incluindo a rainha. Além disso, as entradas das domáceas de *T. bullifera* e especialmente as de *M. guianensis* são muito pequenas para que as rainhas de *C. laevis* entrem sem antes alargá-las com suas mandíbulas. Pesquisas futuras com outras plantas também ocupadas por *C. laevis*, como algumas espécies dos gêneros *Clidemia* e *Myrmidone*, aliadas a estudos filogenéticos, poderão revelar se a ausência de resposta de *C. laevis* aos es-

tímulos emitidos pela planta hospedeira durante o ataque de herbívoros é de fato resultado de uma história co-evolutiva limitada.

Uma vez que as plantas mirmecófitas, em geral, investem pouco em defesas químicas (taninos, alcalóides) ou físicas (como a maior dureza foliar), elas se tornam fundamentalmente dependentes das formigas para sua sobrevivência e seu sucesso reprodutivo. Há indícios, porém, de que as formigas dependem muito mais das plantas do que o contrário, principalmente devido à grande competição entre esses insetos por locais de nidificação e aos riscos de inundação e predação que enfrentariam fora de suas moradas vegetais. Só que, como prediz a teoria do mutualismo, quanto maior a diferença no balanço de troca, maior a chance de a relação evoluir para um parasitismo ou deixar de existir, caso não haja uma resposta do parceiro que está sendo prejudicado.

MOSAICO DE MUTUALISMOS

Em recente estudo na Amazônia, os ecólogos Thiago Izzo e Heraldo Vasconcelos descobriram que, para ganhar espaço, as formigas da espécie *Allomerus octoarticulatus* cortam as inflorescências (cachos de flores) de sua planta hospedeira, *Hirtella myrmecophila* (família Chrysobalanaceae), o que favorece o nascimento de mais folhas e domáceas, permitindo o crescimento da colônia, mas prejudicando a reprodução da planta. Se não houvesse uma resposta da planta, essa formiga se tornaria parasita de sua hospedeira, que não poderia se reproduzir. No entanto, *H. myrmecophila* 'dá o troco', derrubando as domáceas das folhas mais velhas, o que a livra das formigas e permite o aparecimento de flores nos galhos 'liberados'.

Vale notar que *A. octoarticulatus*, é praticamente a única espécie de formiga que se associa com *H. myrmecophila*, enquanto *C. laevis* não é a única que faz parceria com *T. bullifera* ou com *M. guianensis*. Portanto, ao que tudo indica, o sucesso ou pelo menos a permanência evolutiva dessa interação como mutualística depende da presença de *C. laevis* em níveis baixos dentro das populações de *T. bullifera* e *M. guianensis*. Isso de fato acontece: *C. laevis* habita apenas cerca de 25% dessas plantas.

Assim, *T. bullifera* e *M. guianensis* não se prejudicam como espécies, pois ainda podem contar com seus melhores parceiros (*Azteca* sp. e *P. minutula*). Por outro lado, a próxima geração de *C.*

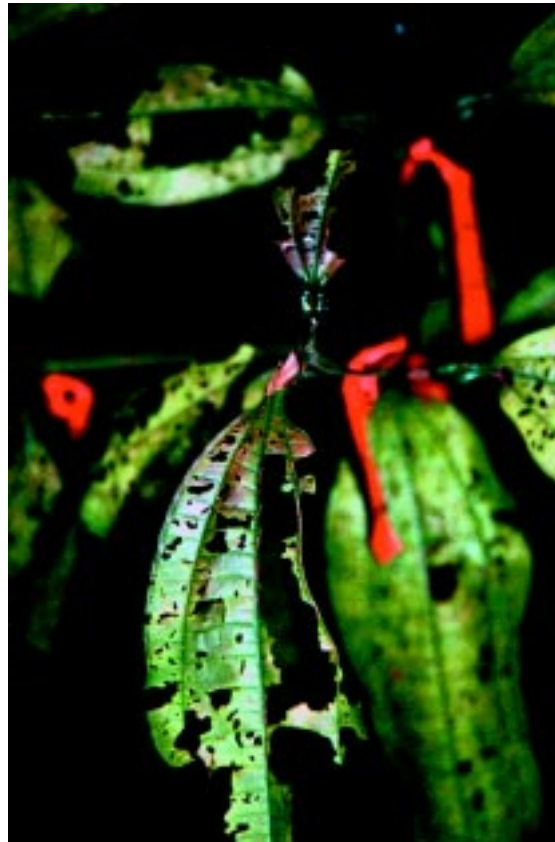


Figura 6. Quando as formigas são retiradas das folhas de *T. bullifera*, os danos causados por insetos herbívoros aumentam muito

laevis pode contar com hospedeiras dessas duas espécies, pois o baixo índice de ocupação evita que as populações das plantas sejam levadas ao colapso, e os bons serviços prestados por *Azteca* sp. e *P. minutula* asseguram a sobrevivência de *T. bullifera* e *M. guianensis*.

Por fim, é importante considerar que a composição das associações entre formigas e mirmecófitas pode variar geograficamente, uma vez que os limites de ocorrência de uma dada espécie de planta nem sempre coincidem com os de uma dada espécie de formiga e vice-versa. Isso acaba gerando um complexo mosaico de interações, quando considerado em larga escala, o que pode determinar o estabelecimento e permanência de diferenciados mutualismos em distintos locais da floresta amazônica. Essa configuração, por sua vez, depende de como cada parceiro se relaciona com o outro, e se há desequilíbrio no balanço de troca. Essas e outras questões demonstram que estamos apenas começando a entender toda a complexidade dos mutualismos – relações muito mais comuns nas florestas tropicais do que se imaginava até há pouco tempo e que certamente desempenham papel fundamental na evolução dos seres vivos. ■

SUGESTÕES PARA LEITURA

- BENSON, W. W. 'Amazon ant-plants', in G. T. Prance & T. E. Lovejoy (eds.). *Amazônia*, New York, Pergamon Press, 1985.
- FONSECA, C.R. 'Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree', in *Journal of Ecology*, v. 82, p. 833, 1994.
- HOEKSEMA, J. D. & BRUNA, E. M. 'Pursuing the big questions about interspecific mutualism: a review of theoretical approaches', in *Oecologia*, v. 125, p. 321, 2000.
- IZZO, T. J. & VASCONCELOS, H. L. 'Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant', in *Oecologia*, v. 133, p. 200, 2002.
- LAPOLA, D. M., BRUNA, E. M. & VASCONCELOS, H. L. 'Contrasting responses to induction cues by ants inhabiting *Maieta guianensis* (Melastomataceae)', in *Biotropica*, v. 35, p. 295, 2003.