

MELISSA GALLO SPOLON

“VARIÇÃO DE COLORAÇÃO EM *DROSER* *HIRTELLA*
(DROSERACEAE) E SUA RELAÇÃO COM VARIÁVEIS AMBIENTAIS.”

CAMPINAS
2013



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA**

MELISSA GALLO SPOLON

**“VARIÇÃO DE COLORAÇÃO EM *DROSER* *HIRTELLA*
(*DROSERACEAE*) E SUA RELAÇÃO COM VARIÁVEIS AMBIENTAIS.”**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
MELISSA GALLO SPOLON
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título de Mestra em
Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. João Vasconcellos Neto
Coorientador: Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero

**CAMPINAS
2013**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
MARA JANAINA DE OLIVEIRA – CRB8/6972
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Sp65v Spolon, Melissa Gallo, 1984-
Variação de coloração em *Drosera hirtella*
(Droseraceae) e sua relação com variáveis ambientais /
Melissa Gallo Spolon. – Campinas, SP: [s.n.], 2013.

Orientador: João Vasconcellos Neto.
Coorientador: Gustavo Quevedo Romero.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Plantas carnívoras. 2. Cor. 3. Isótopos
estáveis. 4. Droseraceae. 5. Campos rupestres. I.
Vasconcellos-Neto, João, 1952-. II. Romero, Gustavo
Quevedo. III. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Color variation in *Drosera hirtella* (Droseraceae) and its relation to environmental variables

Palavras-chave em Inglês:

Carnivorous plants

Color

Stable isotopes

Droseraceae

Rupestrian fields

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Mestra em Ecologia

Banca examinadora:

João Vasconcellos Neto [Orientador]

Rafael Silva Oliveira

José Eugênio Côrtes Figueira

Data da defesa: 25-02-2013

Programa de Pós Graduação: Ecologia

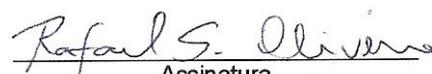
Campinas, 25 de fevereiro de 2013.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Joao Vasconcellos Neto (Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira


Assinatura

Prof. Dr. José Eugênio Cortes Figueira


Assinatura

Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos

Assinatura

Profa. Dra. Tatiana Garabini Cornelissen

Assinatura

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	vi
RESUMO	08
ABSTRACT	10
I – INTRODUÇÃO	12
II – MATERIAIS E MÉTODOS	30
Área de estudo	30
1 – Influência de exposição ao sol e de sombreamento na cor ..	32
1.1 – Influência da exposição ao sol na distribuição de plantas verdes e vermelhas	32
1.2 – Influência da exposição ao sol em plantas verdes e sombreamento em plantas vermelhas	34
1.2.1 – Influência do sombreamento na coloração	37
1.2.2 – Influência da exposição à luz solar na coloração	37
2 – Influência da adição de nutrientes ao substrato sobre a cor	37
3 – Características das plantas e número de presas	39
4 – Influência da cor na captura de presas	40
5 – Análise de isótopo estável	42
III – RESULTADOS	45
1 – Influência de exposição ao sol e de sombreamento na cor	45
1.1 – Influência da exposição ao sol na distribuição de plantas verdes e vermelhas	45
1.2 – Influência da exposição ao sol em plantas verdes e sombreamento em plantas vermelhas	45
1.2.1 – Influência do sombreamento na coloração	45
1.2.2 – Influência da exposição à luz solar na coloração	48
2 – Influência da adição de nutrientes ao substrato sobre a cor	48
3 – Características das plantas e número de presas	52
4 – Influência da cor na captura de presas	54
5 – Análise de isótopo estável	56

IV – DISCUSSÃO	60
1 – Influência de exposição ao sol e de sombreamento na cor	60
2 – Influência da adição de nutrientes ao substrato (sobre a cor)	61
3 – Características das plantas e número de presas	62
4 – Influência da cor na captura de presas	63
5 – Análise de isótopo estável	64
V – CONSIDERAÇÕES FINAIS	66
VI – REFERÊNCIAS	68

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Dorival e Iede, e seus respectivos companheiros, Gisele e Carlos, por me apoiarem sempre, e ao meu irmão, Leandro, por me fazer ver que as coisas não precisam ser sempre tão complexas, as ervilhas são verdes ou amarelas;

Ao meu namorado, Victor, por estar do meu lado, acompanhando no campo, ajudando tanto a pensar sobre o meu trabalho quanto a esquecer um pouco dele quando preciso;

Ao meu orientador João Vasconcellos-Neto, pelo apoio desde a graduação, pela orientação, por me acompanhar tantas vezes em campo, pelos ensinamentos e correções, pela compreensão que eu precisei tantas vezes, pela paciência e por me apresentar as Droseras e a Serra do Cipó;

Ao meu co-orientador Gustavo Quevedo Romero, pelos ensinamentos, pela orientação, pelas correções e pela paciência;

Aos professores que participaram da pré-banca, pela disponibilidade e pelas sugestões;

A Geraldo Wilson Fernandes, por permitir a realização deste estudo em sua propriedade;

Ao amigo Gustavo Shimizu e ao professor Fernando Rivadavia, pelo auxílio na identificação da espécie-alvo do presente estudo;

À professora Cláudia Haddad e ao amigo e técnico Luciano Pereira, pelo auxílio com a solução nutritiva;

Ao professor André Victor Lucci Freitas pelo incentivo e por me ouvir;

Aos professores Flávio Antonio Maës dos Santos, Fernando Roberto Martins, Jorge Yoshio Tamashiro e Rafael Silva Oliveira pelo curso de campo, pelas orientações e pelas boas conversas;

Aos professores Paulo Sérgio Oliveira e Cristiana Simão Seixas por terem se encantando pelas plantas carnívoras;

Aos amigos Márcio, Aline, Paula, Adriana, Henrique e Mateus, que me acompanharam em campo, em estufa e macerações, em infortúnios alfandegários, entre outros;

Ao Thiago Souza, que teve muito boa vontade em me auxiliar com algumas análises estatísticas;

À Maria Célia Duarte Pio, por ser muito mais que a secretária do PPG-Ecologia, mas uma mãe para todos os alunos, realizando o seu trabalho de forma infinitamente superior ao esperado;

À Márcia Bussiol Manfrinatti, por me ajudar a atravessar as fase mais difíceis;

Ao CNPq pela bolsa de mestrado concedida;

E a todos que de alguma forma deram sua contribuição direta ou indiretamente, que torceram por mim, que compreenderam minhas ausências em algumas ocasiões e que me arrastaram para recarregar as baterias em outras;

A minha gratidão a todos!

Melissa Gallo Spolon

RESUMO

Plantas carnívoras, além de autotróficas também capturam presas, o que lhes permite ocupar ambientes pobres em nutrientes. Na região da Serra do Cipó – MG, em uma área de campos rupestres, encontra-se com frequência a espécie de planta carnívora *Drosera hirtella* A. St.-Hil. var. *hirtella* (*D. hirtella*), que apresenta variação na coloração das folhas e tricomas, havendo plantas desde totalmente verdes até totalmente vermelhas. Essa variação natural permitiu a realização de experimentos para testar as quatro hipóteses que serão descritas nos parágrafos a seguir.

Para a primeira hipótese, esperava-se que *D. hirtella* mais expostas ao sol fossem mais frequentemente vermelhas, enquanto as menos expostas fossem mais frequentemente verdes, sendo a cor vermelha provavelmente uma forma de proteção contra a fotodegradação. Esta hipótese foi corroborada pelo primeiro experimento, que mostrou forte relação da cor de *D. hirtella* com o nível de exposição solar além de uma grande plasticidade da coloração dessa espécie de acordo com as condições de luminosidade.

A segunda hipótese de trabalho foi parcialmente corroborada, pois se esperava que *D. hirtella* em áreas de solos mais pobres (menor concentração de nitrogênio) fossem mais frequentemente vermelhas, enquanto que *D. hirtella* em áreas de solos mais férteis (maior concentração de nitrogênio) fossem mais frequentemente verdes. O segundo experimento mostrou que os nutrientes disponíveis podem interferir na coloração da planta. A cor poderia ser assim uma resposta à deficiência de nutrientes disponíveis no solo, mas não necessariamente à deficiência de nitrogênio.

A terceira hipótese, em que se esperava que *D. hirtella* de cor vermelha atraíssem mais insetos do que as de cor verde (um maior número de presas capturadas seria importante em solos pobres em nitrogênio), foi parcialmente corroborada pelos terceiro e quarto experimentos. A atratividade da forma vermelha de *D. hirtella* foi verificada, no entanto o segundo e o quinto experimentos mostraram que o nitrogênio presente no solo pode não estar interferindo diretamente na cor ou no número de presas capturadas. No terceiro experimento foi possível verificar que plantas vermelhas capturaram mais presas do que plantas verdes e plantas intermediárias. No entanto não ficou claro se a maior taxa de captura foi devida à coloração ou à quantidade de mucilagem, pois plantas vermelhas apresentaram mais tricomas funcionais. O quarto

experimento mostrou que simulacros de plantas vermelhas capturaram mais presas em potencial do que simulacros de plantas verdes.

Por fim, o quinto experimento não corroborou as previsões da quarta hipótese em que se esperava que *D. hirtella* vermelhas, por capturarem mais presas, deveriam acumular mais ^{15}N em seus tecidos do que as verdes; enquanto os tecidos das plantas verdes teriam mais nitrogênio total do que os tecidos das plantas vermelhas - por estarem em solos supostamente mais ricos em nitrogênio total. A única relação significativa foi a inesperada menor quantidade de ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) em plantas vermelhas. No entanto os resultados também sugerem que plantas vermelhas possam estar obtendo um ganho proporcionalmente maior de $\delta^{15}\text{N}$, sugerindo que plantas verdes e vermelhas possam utilizar formas diferentes de processar esse isótopo.

ABSTRACT

Carnivorous plants are autotrophic organisms that also capture prey, allowing them to occupy nutrient-deficient habitats. In an area of rupestrian fields in the region of Serra do Cipó – MG, the species of carnivorous plant *Drosera hirtella* A. St.-Hil. var. *hirtella* (*D. hirtella*) is frequently observed displaying color variation of its leaves and trichomes, which goes from totally green in some plants until completely red in others. This color variation has led to the experimental tests to examine the validity of four hypotheses.

For the first hypothesis we expected that plants of *D. hirtella* more exposed to the sun were more often red whereas the least exposed plants were more frequently green. The red color is probably a form of protection against photodegradation. The first experiment showed a strong correlation between color of *D. hirtella* plants with the level of sun exposure and a great plasticity of this species color in accordance with light conditions.

The second hypothesis was only partially supported as we expected that *D. hirtella* in areas of poor soils (less nitrogen) were most often red, whereas *D. hirtella* in areas of more fertile soils (more nitrogen) should be most often green. The second experiment showed that the availability of nutrients might also influence plant coloration. The color variation could be a general response to nutrient-deficient soils, but not necessarily a response to nitrogen deficiency.

The third hypothesis, in which we expected that red plants would attract more insects than green plants (because a greater number of captured preys would be more important in low nitrogen soils), was partially supported by third and fourth experiments. The attractiveness of the red form of *D. hirtella* was confirmed, but the second and the fifth experiments showed that the nitrogen present in the soil may be not directly interfering in color and/or prey capture. In the third experiment we found that red plants caught more prey than green plants and intermediate plants. However it was unclear whether the higher catch rate was due to color or to the quantity of mucilage, because red plants showed more functional trichomes than green plants. The simulations of the fourth experimental block showed that the simulacra of red plants caught more potential prey than simulacra of green plants.

Finally, as mentioned above, the fifth experiment did not exhibit the expected results of the fourth hypothesis, where it was expected that the red form of *D. hirtella*, by

capturing more prey, should accumulate more ^{15}N in their tissues than the green one; whereas the green plants tissues - supposedly living in soils richer in total nitrogen - should have more total nitrogen than the red plants tissues. The only significant relationship was the unexpected smaller $\delta^{15}\text{N}$ in red plants. However the results also suggest that red plants may have a proportionally greater gain of $\delta^{15}\text{N}$, suggesting that green and red plants may use different ways of processing this isotope.

I - INTRODUÇÃO

HISTÓRICO

As plantas chamadas de carnívoras, ou insetívoras, despertam interesse há muito tempo e, notadamente na Europa do século XIX, são envoltas em mistério e lendas que incluíam desde a incredulidade do hábito carnívoro em plantas até a captura e alimentação de seres humanos (Chase *et al.* 2009). Mas apesar de os primeiros investigadores do assunto terem ficado reticentes quanto à possibilidade de plantas efetivamente consumirem pequenos invertebrados (Chase *et al.* 2009), já entre 1768 e 1780 havia observações e alguma experimentação sobre os hábitos insetívoros da hoje mundialmente conhecida *Venus fly-trap* (*Dionea muscipula*) e das *sun-dew plants* (*Drosera* spp.) (Beal 1876).

Em meados de 1860, Charles Robert Darwin teve seus primeiros contatos com essas plantas e mais especificamente com a *Venus fly-trap* que o levou a realizar uma série de experimentos incluindo a adição de fluídos orgânicos nitrogenados e não nitrogenados nas folhas de plantas carnívoras (ou suspeitas de o serem). Desse modo, estes trabalhos forneceram as primeiras evidências experimentais e descrições detalhadas de estruturas em oito gêneros de plantas que podiam capturar insetos, culminando na publicação do livro "*Insectivorous plants*", em 1875 (Darwin 1875; Ellison & Gotelli 2001; Ellison *et al.* 2003; Chase *et al.* 2009; Ellison & Gotelli 2009).

Assim como Darwin, outros contemporâneos foram cativados pela beleza e excentricidade dessas plantas e levados a observar e a realizar experimentos que pudessem esclarecer o hábito carnívoro no reino vegetal. Dentre os estudos resultantes dessa curiosidade está um artigo publicado na revista *The American Naturalist* em 1873 em que Mrs. Mary Treat supôs, por observação de presas mortas que caíram das folhas para o pé da planta, que os nutrientes seriam absorvidos pelas raízes. Após ter realizado uma série de experimentos com substâncias depositadas diretamente sobre as folhas e também colocadas a certas distâncias das plantas para tentar provocar a atração e movimentação de folhas e tricomas, concluiu que as *Droseras* eram realmente carnívoras e que absorviam substâncias animais através das folhas. Além disso, Mrs. Treat comunicava-se regularmente com Darwin (Chase *et al.* 2009) e mencionou no artigo de 1873 uma observação dele sobre pressionar a folha de uma *Drosera* em determinado

ponto e esta ser paralizada pela metade, concordando com o pesquisador sobre a possível presença de nervos.

Em 1876, pouco depois do lançamento do livro de Darwin, "*Insectivorous Plants*", W.J. Beal publicou na revista *The American Naturalist* o artigo intitulado "Plantas Carnívoras" e declarou que esse termo vinha substituindo o até então mais utilizado "plantas insetívoras". Ele mencionou a descoberta por Mr. Ellis, mais de cem anos antes, em 1768, da forma peculiar das pontas das folhas da *Venus fly-trap* (do tipo *steel-trap*, tipo de armadilha formada por dois semicírculos dentados que se fecham sobre si quando pressionados no centro). Beal (1876) também mencionou que numerosos experimentos levaram os botânicos da época a acreditarem que os insetos não apenas eram capturados, mas digeridos por fluídos secretados pela planta, tendo seus nutrientes absorvidos pelos tecidos vegetais. Outro trabalho mencionado por Beal (1876), do ano de 1780, fala sobre a forma de captura utilizada pelas Droseras (*Droseraceae*). O mesmo autor corrige uma informação acerca dos jarros da espécie *Sarracenia purpurea*, que seriam "preenchidos por água pura e deliciosa" segundo o livro "The Universe" (1870) de Félix-Archimède Pouchet, dizendo que "na verdade a água seria cheia de insetos e vermes putrefatos"; o episódio mostra um pouco do desconhecimento que havia até então sobre o universo das plantas carnívoras/insetívoras e de como ele foi sendo aos poucos desvendado por pessoas que desenvolveram um grande fascínio por essas plantas.

Alguns anos mais tarde, Jared G. Smith (1893) contrariou a idéia de que as plantas seriam capazes de digerir o conteúdo animal capturado, apresentando trabalhos que indicavam que o papel da planta era apenas fornecer o meio adequado para o desenvolvimento de microorganismos, que seriam os verdadeiros responsáveis pela digestão. Dois trabalhos discutidos por Smith (1893) foram o de Tischutkin (1889), que realizou experimentos com *Pinguicula vulgaris* L. e concluiu que a digestão nas folhas dessa planta seria resultado de ação de bactérias, e não análogo ao de animais (ou seja, com pepsina produzida pela própria planta); e o de Schimper (1882), que teria colocado pedaços de carne bovina em jarros recém-abertos (supostamente ainda sem microorganismos) de *Sarracenia purpurea* e em recipientes com água pura e, não tendo notado diferença no tempo de desintegração dos pedaços de carne concluiu que não havia pepsina nos jarros da planta, sendo provavelmente associação com microorganismos. Smith (1893) ainda expôs outros estudos semelhantes com espécies dos gêneros *Nepenthes*, *Pinguicula* e *Drosera* e concluiu ser claramente uma simbiose entre organismos "mais simples e mais elaborados", além de reforçar que a questão da

absorção dos compostos de nitrogênio livre pela dissolução já havia sido provada por Charles Darwin em seus experimentos (provavelmente referindo-se ao livro “Insectivorous Plants” de 1875).

Esses estudos mais antigos procuraram desvendar se era realmente possível que as plantas (ou pelo menos algumas espécies) pudessem ter desenvolvido uma forma alternativa de alimentação, no caso heterotrófica, esperada normalmente para seres não fotossintetizantes. Assim, o foco dos estudos com plantas carnívoras até o fim do século XX recaiu principalmente sobre as especializações anatômicas e mecanismos fisiológicos associados com a carnivoria botânica, e em identificar características comuns entre as plantas carnívoras (Lloyd 1942; Juniper *et al.* 1989; Ellison & Gotelli 2001, 2003).

A CARNIVORIA EM PLANTAS

Após diversas evidências de carnivoria em algumas plantas, e de suspeitas em tantas outras, passou-se a especular o que poderia ser efetivamente considerada uma planta carnívora. Givnish *et al.* (1984) chegaram a uma definição que é bastante respeitada ainda atualmente e foca em dois pré-requisitos que devem ser preenchidos por uma espécie candidata ao título de planta carnívora. O primeiro refere-se à capacidade de absorver nutrientes provenientes de animais mortos justapostos às superfícies da planta e desde que esses nutrientes promovam um aumento na aptidão do indivíduo sob a forma de aumento no crescimento, na sobrevivência, na produção de pólen ou na produção de sementes. Já o segundo versa sobre a relevância da planta apresentar adaptações ou alocações de recursos inequívocas cujo resultado primário seja a atração, captura e/ou digestão ativas da presa (não necessariamente os três). Os autores justificam o preenchimento dos pré-requisitos dizendo que o primeiro (capacidade de absorção de nutrientes de origem animal) diferencia plantas carnívoras de outras que simplesmente apresentem adaptações de defesa capazes de imobilizar e até matar presas, mas sem conseguir aproveitar os nutrientes obtidos; já o segundo diferencia as plantas carnívoras (capazes de atrair, capturar e/ou digerir) de plantas meramente saprófitas.

Estudos mais recentes apresentam alguns exemplos de mutualismo digestivo como fortes candidatos a entrar no conceito de carnivoria em plantas, dado que métodos alternativos de digestão reduziriam os custos com glândulas digestivas e enzimas, tornando o hábito carnívoro mais eficiente e permitindo a ocupação de alguns habitats

que as plantas consideradas carnívoras pela definição de Givnish *et al.* (1984) não ocupariam (Anderson & Midgley 2003). Anderson & Midgley (2003), em seu estudo com *Roridula* (Roridulaceae), sugerem a necessidade de ampliar o conceito de órgão digestivo de modo a reconhecer mutualismos digestivos extremamente especializados como órgãos digestivos funcionais ou como adaptações para a carnivoría (desde que o mutualismo seja persistente e espécie-específico), já que nesse tipo de relação animal-planta o predador associado atraído para a planta, por exemplo, por uma boa área de forrageamento ou por proteção contra o fogo, contribui com restos alimentares e fezes (Romero *et al.* 2006), novamente, reduzindo os gastos da planta com a digestão.

Já Chase *et al.* (2009) usam uma definição ainda mais ampla. Para estes autores qualquer planta que apresente ao menos a capacidade de absorver, por qualquer tecido, os produtos de decomposição de matéria orgânica poderia ser considerada carnívora. Nessa definição não importa se a decomposição é ou não realizada pelo próprio indivíduo ou mesmo se há ou não um mutualismo espécie-específico persistente, desde que haja a capacidade de absorver nutrientes orgânicos e que isso aumente sua aptidão levando, por exemplo, ao aumento de produção de sementes. Ou seja, plantas associadas, por exemplo, com bactérias decompositoras, desde que sejam capazes de absorver os produtos dessa decomposição, seriam consideradas carnívoras.

FATORES ANCESTRAIS

As variações na definição sobre o que efetivamente é uma planta carnívora levam-nos a refletir sobre as estruturas que servem de algum modo ao hábito carnívoro, já que métodos de atração, por exemplo, são altamente desenvolvidos em flores de muitas angiospermas. Assim é também a secreção de mucilagem, que é quase universal nas coifas de raízes e é produzida de forma virtualmente idêntica nas glândulas das plantas carnívoras. Muitas flores são capazes de manter seus polinizadores presos temporariamente (exemplos em Aristolochiaceae, Araceae, Nymphaeaceae e Anonaceae), embora plantas carnívoras não utilizem estruturas florais para captura de presas. O movimento também é uma capacidade comum em muitas plantas, a maioria muito lenta, como os fototropismos, mas outras muito rápidas (não necessariamente relacionadas a insetos), como o nastismo de *Mimosa pudica* L., a popular dormideira. A secreção de enzimas digestivas é comum a muitas sementes em germinação e virtualmente toda

superfície de uma planta, fora a óbvia superfície da raiz, é capaz de absorver pequenas e grandes moléculas. Além disso outras características, como guias direcionais e visual e odores atrativos, somadas às já mencionadas, também aparecem em plantas não carnívoras. Aparentemente o que distingue a carnívoros é a presença de várias características combinadas (Juniper 1986; Pietropaolo & Pietropaolo 1997; Chase *et al.* 2009).

Chase *et al.* (2009) resumem a idéia de que nas angiospermas, ou ao menos nas eudicotiledôneas, o aparato glandular minimamente necessário para a secreção da mucilagem ou outros compostos que capturam animais é difundido quase ao ponto de ser universal. Essa mesma idéia fez Croizat pensar que a carnivoros pudesse ser um atributo ancestral em angiospermas (Croizat 1960 *apud* Chase *et al.* 2009; Ellison & Gotelli 2009), assim as plantas consideradas carnívoras “completas” seriam apenas casos mais refinados das capacidades subjacentes presentes em todas as angiospermas.

De fato há registros, por exemplo, de associações entre algumas espécies de plantas com tricomas glandulares e aranhas (*Peucetia rubrolineata* e *P. flava*) em que estas conseguem se movimentar pelas plantas sem serem pegadas e podem se alimentar de insetos aderidos aos tricomas pegajosos das plantas hospedeiras (Vasconcellos-Neto *et al.* 2007). As aranhas reduzem o ataque de herbívoros às folhas e inflorescências das plantas hospedeiras e parte significativa das presas é obtida a partir de vítimas dos tricomas pegajosos (Romero *et al.* 2008).

Esse último exemplo mostra que as plantas que atraem essas aranhas não entram em nenhuma das definições de plantas carnívoras, já que em princípio não são capazes sequer de absorver compostos nitrogenados orgânicos das vítimas de seus tricomas, e que estes não tem como função primária a atração de vítimas, mas apenas proteção contra predação. No entanto é possível especular porque essas plantas (e outras que apresentam características que permitiram levar ao hábito carnívoro) não são carnívoras, dado que já apresentam algumas adaptações, e que a carnivoros parece ser vantajosa, suplementando a planta com nutrientes muitas vezes difíceis de obter no solo, de acordo com o tipo desse solo, clima, estágio sucessional e competição com outras plantas próximas.

CUSTO/BENEFÍCIO DA CARNIVORIA EM PLANTAS

Para tentar entender melhor a evolução do hábito carnívoro em plantas, Givnish *et al.* (1984) formularam um modelo de custo/benefício em que a carnivoría seria esperada se o aumento de nutrientes promovesse vantagens estruturais e energéticas às plantas carnívoras em relação às não carnívoras co-ocorrentes; e desde que os custos das adaptações não excedam os benefícios. Nesse modelo foram identificadas três formas nas quais os nutrientes obtidos - através de estruturas especializadas em atrair/capturar/digerir/absorver presas - se transformariam em benefícios extras para as plantas.

A primeira forma de benefício refere-se a como o aporte de nutrientes aumentaria a fotossíntese, sendo o benefício notado através de um aumento de massa foliar ou de um aumento na taxa fotossintética por unidade de massa foliar. Embora os estudos que mediram diretamente a taxa fotossintética tenham apresentado resultados discutíveis (Ellison & Gotelli 2009), Ellison (2006) confirmou a primeira forma de benefício ao reunir diversos estudos em que, na maioria deles, as plantas carnívoras se beneficiavam da adição de presas apresentando aumento em termos de massa foliar e/ou de biomassa total, medida indireta da melhoria fotossintética.

Na segunda forma de benefício, o excesso de nutrientes obtidos pela captura de presas seria alocado de maneira desproporcional para a reprodução. O modelo de Givnish *et al.* (1984) foi baseado em bromélias epífitas, cuja reprodução é afetada diretamente pela escassez de fósforo e nitrogênio já que as plantas usualmente deslocam grandes porções desses nutrientes para produção de flores e sementes. Esse segundo postulado também foi demonstrado por diversos estudos, de acordo com Ellison & Gotelli (2009).

Finalmente, como terceira forma de benefício, a carnivoría serviria como alternativa energética para a fotossíntese. Este parece ser o benefício mais incerto até então, dado que todos os estudos apontados pelos próprios autores (Givnish *et al.* 1984) foram contra essa hipótese. Mais recentemente Ellison & Gotelli (2009) mencionam alguns poucos estudos de fluxo de nutrientes com uso de isótopos estáveis de carbono, demonstrando a incorporação de ^{14}C a partir de presas enriquecidas, e sugerem que esse benefício deva ser mais provável em plantas carnívoras subaquáticas, já que a dissolução do gás carbônico pode ser um fator limitante da fotossíntese nesse meio.

Baseados nesses benefícios, Givnish *et al.* (1984) tentam explicar a ampla ocorrência de plantas carnívoras em ambientes úmidos ou encharcados (em ao menos um período do ano), ensolarados e de solo pobre. Segundo os autores, os maiores benefícios para a carnivoría seriam esperados em solos pobres, já que a falta de nutrientes minerais, limitante da fotossíntese, seria amenizada pela capacidade de absorver compostos orgânicos. Além disso, considerando-se uma suplementação suficiente de nutrientes a partir de presas, os maiores limitantes para a fotossíntese no meio terrestre seriam água e luz.

O modelo de custo/benefício de Givnish *et al.* (1984) pressupõe que a adaptação e o investimento em carnivoría são custosos para a planta e dependem da disponibilidade de recursos. Assim, em um ambiente em que o substrato conta com maior disponibilidade de nutrientes os benefícios da carnivoría são menores enquanto os custos permanecem constantes. Neste caso o investimento em carnivoría tenderia a decrescer, o que Ellison e Gotelli (2002) mostraram em seu estudo com populações naturais de *Sarracenia purpurea*, que reduziram o investimento em estruturas carnívoras (menor produção de jarros de captura) em detrimento do aumento de produção de folhas fotossintetizantes quando receberam adição de suplemento nitrogenado (NH₄Cl). Thóren *et al.* (2003) também mostraram que *Drosera rotundifolia* reduziu a produção de mucilagem eficiente em captura conforme recebeu adição de nutrientes ao solo (Nitrogênio a partir do adubo químico NPK 14:5:21). O estudo de 2003 de Thóren e colaboradores também mediu e confirmou o efeito negativo do sombreamento, pois a limitação da fotossíntese levou à insuficiência do aporte de carbono. A necessidade da luz também foi mostrada nos estudos de Zamora *et al.* (1998) em que *Pinguicula vallisneriifolia* reduziu a produção de mucilagem quando sombreada, mas em condições ideais e alimentada por insetos aumentou o investimento em estruturas carnívoras.

O conceito de custo/benefício da carnivoría em plantas, obtido através principalmente do estudo com bromélias epífitas por Givnish *et al.* (1984) foi ampliado por Benzing (Benzing 2000 *apud* Ellison & Gotelli 2001, 2009), que acrescentou ainda a disponibilidade de nutrientes através de serapilheira como recurso de extrema importância para a existência da carnivoría em bromélias.

Laakkonen *et al.* (2006) modificaram e refinaram mais um pouco os modelos anteriores propondo uma nova questão para a evolução do hábito carnívoro, ao menos no gênero *Utricularia*, que inclui a eficiência respiratória como mais um parâmetro de *tradeoff*. Os autores mencionam que as taxas fotossintéticas nesse gênero chegam a ser

de 7 a 10 vezes menor nas armadilhas do que nas folhas fotossintetizantes, enquanto a respiração pode ser de 75 a 200% maior, o que se torna essencial ao funcionamento das armadilhas de *Utricularia*, que precisam ser “reiniciadas” antes de cada nova captura, ou seja, a armadilha precisa ser novamente preparada para que tenha condições de criar um vácuo para sugar uma nova presa, diferentemente de outras armadilhas mais simples e menos dispendiosas.

TIRANDO O MELHOR DE UMA SITUAÇÃO RUIM

Os estudos que tentam equacionar a relação de custo-benefício para a carnivoría - que apareceu diversas vezes durante a evolução das plantas - mostram que esta é uma entre as diversas estratégias de adaptação possíveis para condições ambientais desfavoráveis, principalmente no tocante à disponibilidade de nutrientes, de água e luminosidade (Givnish *et al.* 1984, Adamec 1997). Mais de 600 espécies de plantas carnívoras desenvolveram-se independentemente em ao menos seis subclasses diferentes de angiospermas em todo o mundo (Albert *et al.* 1992; Ellison & Gotelli 2001, 2009) em pântanos, brejos, *outwash plains* (*sandar*), no topo de *inselbergs*, *tepuis* e outras montanhas, vales, barrancos, lagos e lagoas, normalmente com luminosidade e umidade abundantes e a severa limitação de macronutrientes do solo, notadamente nitrogênio e fósforo (Ellison 2006), com ocorrência de polimorfismos e variações de cores, desde o nível do mar até 3500 metros de altitude, mostrando grande plasticidade (Juniper *et al.* 1989; Adamec 1997; Araújo *et al.* 2007).

A grande maioria das plantas consideradas carnívoras/insetívoras é capaz de realizar fotossíntese em algum grau e as presas servem como alternativa e complemento alimentar heterotrófico em solos com baixa oferta de matéria inorgânica do substrato (Araújo *et al.* 2007), já que essa condição afeta o funcionamento normal das raízes dessas plantas e é amplificada em solos encharcados e anóxicos (Adamec 1997). A acidez do substrato também constitui empecilho à existência e ação de bactérias nitrificantes, provoca a solubilização de substâncias tóxicas para as raízes e torna indisponíveis alguns micronutrientes essenciais (Adamec 1997; Araújo *et al.* 2007). Adlassnig *et al.* (2005) e Adamec (1997) reforçam essa idéia quando dizem que virtualmente todas as plantas carnívoras são competidoras fracas, mas que geralmente ocorrem em habitats extremos em que a maioria das plantas não consegue crescer,

condições ecológicas que requerem adaptações morfológicas e fisiológicas especializadas. Entre as adaptações estão o crescimento em geral lento, com baixa necessidade de nutrientes do solo e capacidade de armazenar nutrientes em seus órgãos, principalmente N, P e K, e de reutilizá-los eficientemente (Adamec 1997, 2002), além de algumas convergências evolutivas como a presença de armadilhas semelhantes em famílias de plantas distintas (Ellison & Gotelli 2001).

ESTUDOS RECENTES

Segundo Ellison e Gotelli (2009) o foco voltado para semelhanças ecológicas obscureceu importantes diferenças nos diversos grupos de plantas carnívoras. Estudos mais recentes têm focado nessas diferenças e também têm usado plantas carnívoras como sistemas-modelo para o estudo de diversas questões, desde genética molecular à fisiologia, até ecologia evolutiva (Ellison e Gotelli 2009). Diversos estudos visam compreender o *tradeoff* entre a atração de presas/polinizadores; velocidade das taxas de substituição de nucleotídeos em diferentes espécies como medida de velocidade de especialização; padrão de captura de presas, notadamente com espécies de carnívoras coocorrentes; fatores de atração; taxas de captura; e refinamentos da teoria do custo-benefício da carnivoría em plantas (Chittka & Waser 1997; Cameron 2002; Rivadavia *et al.* 2003; Jobson *et al.* 2004; Ellison & Gotelli 2001, 2003 e 2009; Schaefer & Ruxton 2009).

Outros estudos vêm ainda utilizando os isótopos estáveis, como ^{14}C e ^{15}N , para mapear o aporte de nutrientes em plantas carnívoras e tentar compreender melhor o fluxo de nutrientes provenientes de animais (Schulze *et al.* 2001; Moran *et al.* 2001; Butler *et al.* 2008; Ellison & Gotelli 2009). A análise de isótopos estáveis fornece um valioso método quantitativo para acompanhar fluxos de nutrientes entre componentes da biosfera (Tassilo *et al.* 2007), dado que a proporção de isótopos estáveis de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$), por exemplo, é maior em consumidores do que em consumidos, com os consumidores sendo normalmente de 3–4‰ mais enriquecidos (Dawson *et al.* 2002; Post 2002), o que torna provável que plantas carnívoras possam conter maior $\delta^{15}\text{N}$ do que plantas não carnívoras coocorrentes.

Há ainda muitos estudos que tentam esclarecer as filogenias das plantas carnívoras, principalmente com técnicas de biologia molecular. O entendimento atual do arranjo filogenético das plantas carnívoras reafirma a ocorrência de convergência nos

mecanismos de captura e dados genômicos sugerem mecanismos bioquímicos, fisiológicos e ecológicos que podem ter levado à rápida diversificação de pelo menos algumas linhagens carnívoras (Ellison & Gotelli 2001, 2009; Rivadavia *et al.* 2003; Müller *et al.* 2004; Okabe *et al.* 2005; Laakkonen *et al.* 2006; Fleischmann *et al.* 2010).

FILOGENIA DE PLANTAS CARNÍVORAS

Ellison e Gotelli, em sua revisão de 2009, apresentam uma filogenia de angiospermas com as famílias atualmente identificadas e reconhecidas como carnívoras, famílias com apenas um ou dois gêneros de carnívoras e uma família com uma possível espécie carnívora. Em Poales há dois gêneros de Bromeliaceae, *Brocchinia* (com três espécies) e *Catopsis* (uma espécie) (Givnish *et al.* 1984; Frank & O`Meara 1984; Jolivet 1998; Plachno *et al.* 2006; Ellison & Gotelli 2009), além de *Paepalanthus*, em Eriocaulaceae, que têm sido estudada como possível carnívora (Jolivet 1998; Nishi 2011). Em Caryophyllales há Droseraceae com *Drosera* (cerca de 160 spp), *Dionaea* (uma sp) e *Aldrovanda* (uma sp); Nepenthaceae com *Nepenthes* (cerca de 100 spp); Drosophyllaceae com *Drosophyllum* (uma sp) e Dioconphyllaceae com *Triphyophyllum*, uma espécie apenas, com hábito carnívoro apenas quando jovem (Crowder *et al.* 1990; Slack & Gate 2000; Schnell 2002; Rivadavia *et al.* 2003; Chase *et al.* 2009; Ellison & Gotelli 2009). Em Oxalidales há Cephalotalaceae com uma espécie de gênero *Cephalotus* (Jolivet 1998; Ellison & Gotelli 2009). Em Ericales há Sarraceniaceae com *Sarracenia* (11 spp) *Heliophora* (seis spp) e *Darlingtonia* (uma sp), além de Roridulaceae com *Roridula* (duas spp) (Givnish *et al.* 1984; Pietropaolo & Pietropaolo 1997; Jolivet 1998; Plachno *et al.* 2006; Ellison & Gotelli 2009). E finalmente em Lamiales há Lentiburiaceae com *Pinguicula* (cerca de 80 spp), *Genlisea* (21 sp) e *Utricularia* (cerca de 250 spp); Byblidaceae com o gênero *Byblis* (cinco spp) e Martyniaceae, com a possivelmente carnívora *Ibicella* (uma sp) (Pietropaolo & Pietropaolo 1997; Jolivet 1998; Müller *et al.* 2006; Chase *et al.* 2009; Ellison & Gotelli 2009).

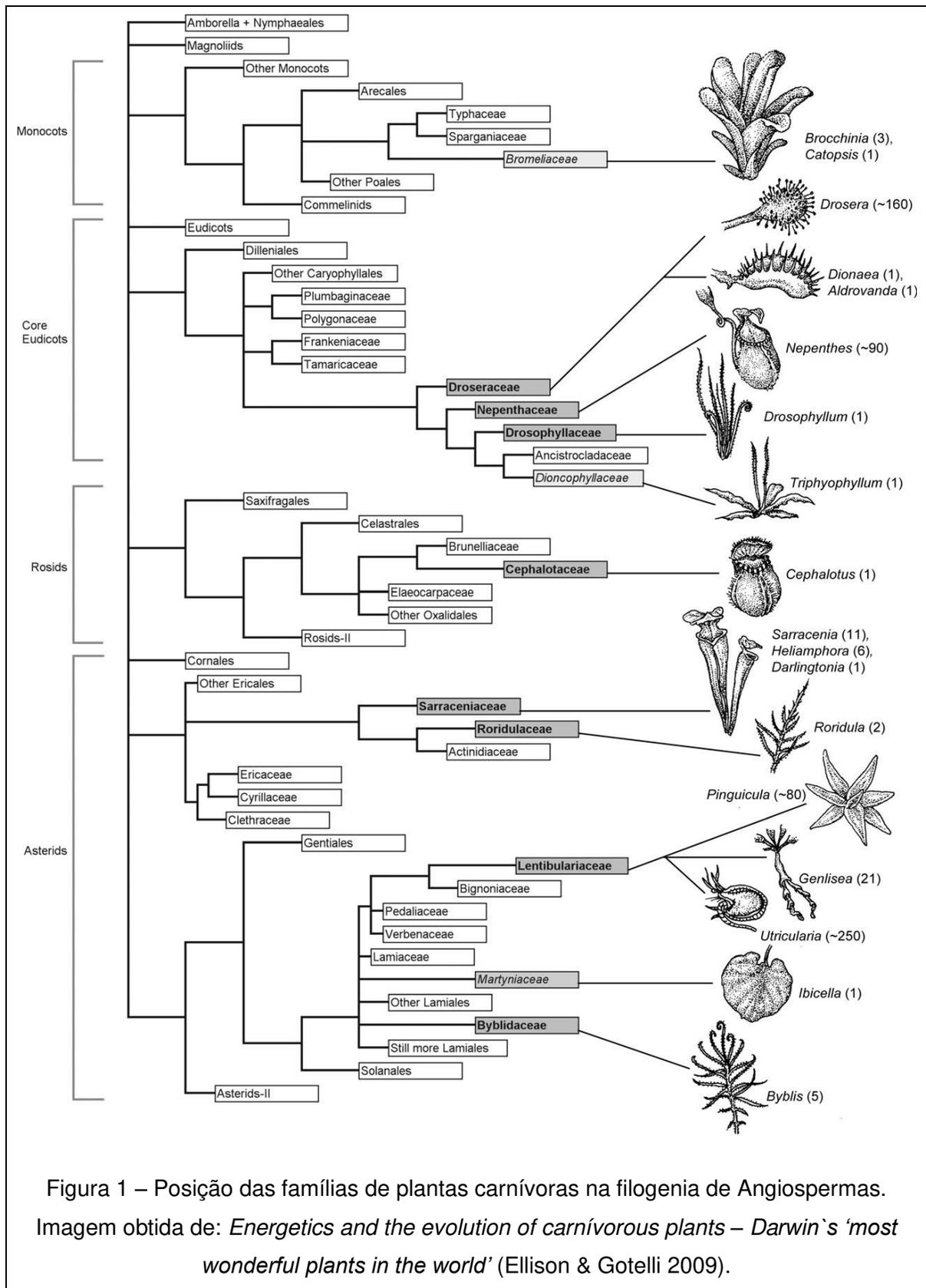


Figura 1 – Posição das famílias de plantas carnívoras na filogenia de Angiospermas. Imagem obtida de: *Energetics and the evolution of carnivorous plants – Darwin's 'most wonderful plants in the world'* (Ellison & Gotelli 2009).

TIPOS DE ARMADILHAS

É interessante notar que há basicamente quatro tipos de armadilhas de plantas carnívoras, e que podem ser observadas na filogenia da figura 1, duas mais complexas e restritas a poucos gêneros (sucção e jaula) e outras duas mais simples e bastante difundidas (jarro e adesivas).

Entre as menos comuns há as armadilhas do tipo jaula e armadilhas de sucção (aquáticas). As primeiras, jaula ou *snap-trap*, estão presentes apenas em *Dioanaea* e *Aldrovanda*, sendo que a primeira é terrestre e apresenta como principais fatores de atração a coloração avermelhada no centro da armadilha e glândulas de néctar nas bordas. A captura ocorre quando os três pares de pelo-gatilho são acionados e provocam o fechamento da armadilha e aprisionamento da vítima, com digestão e absorção realizadas por glândulas especializadas. A segunda possui funcionamento extremamente parecido com a primeira, mas é aquática e o fechamento ocorre com maior velocidade (Pietropaolo & Pietropaolo 1997; Chase *et al.* 2009). Por último há dois tipos de armadilhas de sucção em dois gêneros de Lentiburiaceae (*Genlisea* e *Utricularia*) com armadilhas distintas, extremamente complexas e especializadas, sendo cada gênero único em seu desenvolvimento e funcionamento peculiares (apesar de não haver apenas uma espécie em cada gênero, como ocorre com *Dionaea* e *Aldrovanda*) (Pietropaolo & Pietropaolo 1997; Chase *et al.* 2009).

Já entre as armadilhas consideradas mais simples há a armadilha do tipo jarro, que ocorre nas Bromeliaceae e Eriocaulaceae (Poales) de forma incompleta, já que as folhas que formam o jarro são apenas sobrepostas, enquanto em Nepenthaceae (Caryophyllales), Cephalotaceae (Oxalidales) e Sarraceniaceae (Ericales) o jarro-armadilha é formado por uma fusão de folhas. Esse tipo de armadilha geralmente envolve a atração da presa através de reflexão da luz ultra violeta, de odores, cores e néctar. A captura geralmente envolve o deslizamento da presa para dentro do jarro e impedimento do retorno da presa para fora dele através de presença de cera, peristômio escorregadio, pelos invertidos e fenestrações. A digestão parece ser realizada por enzimas e ou bactérias associadas e a absorção ocorre por glândulas ou tricomas absorptivos (Pietropaolo & Pietropaolo 1997; Jolivet 1998; Pachno *et al.* 2006; Ellison & Gotelli 2009). Já a armadilha do tipo adesiva ocorre em *Drosera*, *Drosophyllum*, *Triphyophyllum* (Caryophyllales), *Roridula* (Ericales), *Pinguicula*, *Ibicella* e *Byblis* (Lamiales). Esse tipo de armadilha geralmente exerce atração de presas através de reflexão de UV, odor, néctar e

coloração. A captura é realizada através de mucilagem ou outro exudato pegajoso, secretados por tricomas especializados, que impede a fuga da presa uma vez que essa tenha sido atraída para a folha-armadilha. Já a digestão parece ser realizada por enzimas produzidas pelas chamadas glândulas sésseis ou por predadores associados (mutualismo digestivo) e a absorção ocorre através da epiderme das folhas, pelas glândulas sésseis ou pelas raízes (Pietropaolo & Pietropaolo 1997; Jolivet 1998; Anderson & Midgley 2003; Pachno *et al.* 2006; Chase *et al.* 2009; Ellison & Gotelli 2009).

O GÊNERO *DROSERA*

Como já mencionado, o hábito carnívoro em plantas é bastante frequente em angiospermas, e na ordem Caryophyllales aparecem três famílias compostas exclusivamente por espécies carnívoras (Ellison & Gotelli 2009). Na família Droseraceae o gênero *Drosera* apresenta armadilhas adesivas e é representado por cerca de 150 espécies distribuídas ao redor do mundo, principalmente na Austrália, África e América do Sul, com algumas espécies também no Hemisfério Norte (Rivadavia *et al.* 2003). As *Droseras* receberam esse nome do grego orvalho, devido aos tricomas glandulares, presentes principalmente na face adaxial das folhas, cobertos nas pontas por gotas de uma secreção mucilagínosa ácida e com enzimas (Crowder *et al.* 1990), mas existem também as glândulas sésseis, encontradas em praticamente todas as superfícies expostas e responsáveis pela absorção dos materiais digeridos (Pietropaolo & Pietropaolo 1997). Ainda segundo Crowder e colaboradores (1990), na maior parte do mundo essas plantas vivem em lugares úmidos, embora haja espécies vivendo em regiões secas. Elas apresentam uma alta demanda de luz, havendo poucas espécies de florestas e formam rosetas, embora haja formações diferentes (Crowder *et al.* 1990). O tamanho pode variar de poucos centímetros até cerca de 1 metro de altura (Crowder *et al.* 1990).

No Brasil são encontradas algumas espécies de *Droseras*, entre elas a espécie *Drosera hirtella* A. St.-Hil. var. *hirtella* (*D. hirtella*), o objeto de estudo deste trabalho. A espécie, caracterizada pelo pequeno porte (na área de estudo as rosetas mediram em média 26 mm de diâmetro e as plantas normalmente não chegavam a um centímetro de altura) e folhas repletas de tricomas glandulares dispostas em roseta, foi estudada na área de proteção ambiental (APA) Morro da Pedreira, pertencente à zona de amortecimento do Parque Nacional da Serra do Cipó, município de Jaboticatubas, MG,

em área pertencente ao Complexo do Espinhaço e com vegetação característica de campo rupestre (Rodrigues *et al.* 2005).

Na área de estudo a espécie *D. hirtella* apresenta-se com variação na coloração, com indivíduos totalmente verdes e outros totalmente vermelhos, o que é condizente com a afirmação de Pietropaolo e Pietropaolo (1997) de que essa é uma condição comum em *Droseras*. Essa variação na coloração de indivíduos localizados em áreas muito próximas no campo, às vezes separados por poucos centímetros, levou a questionamentos sobre os fatores responsáveis pela plasticidade na coloração, além das consequências da coloração diferencial em outros aspectos como a capacidade de captura de presas, conforme sugerido pelo trabalho de Ichiishi e colaboradores (1999).

COR E MUCILAGEM

Dois fatores que parecem muito importantes para a atração e captura de presas em *Drosera*, entre outras funções menos evidentes, são a coloração e a presença de tricomas glandulares mucilaginosos.

A coloração não é exclusividade de *Drosera*, flores de angiospermas apresentam-se muito frequentemente com coloração vistosa, chamativa, muitas delas resultado de coevolução com polinizadores. As antocianinas (do grego anthos = flor; kyanos = azul) são pigmentos flavonóides vacuolares normalmente associados às colorações vermelha, roxa e azul em tecidos vegetais, e a expressão dos genes desses pigmentos altamente disseminados em angiospermas quase sempre depende da luz, juntamente com algum fator de estresse fisiológico (Hughes 2009).

O efeito mais óbvio desses pigmentos quando depositados nas flores, especialmente nos tons de vermelho, parece ser efetivamente a sinalização para atração de polinizadores e dispersores. Nesse grupo entram, além das aves, muitos invertebrados e inclusive algumas abelhas, capazes de enxergar vermelho, de distinguí-lo de outras cores por diferenças na intensidade da luz refletida ou simplesmente de diferenciar a porção vermelha do pano de fundo em que se insere (Chittka & Waser 1997; Schaefer & Ruxton 2009).

Outra função das antocianinas está relacionada ao fotoestresse. O excesso de luz pode levar à fotodegradação e à fotoinibição crônica, e esta última pode ser responsável pela redução da produtividade da fotossíntese e ter efeitos negativos tanto no

crescimento quanto na sobrevivência da planta. Essa condição fisiológica pode levar à formação de excesso de componentes oxigenados altamente reativos, como o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), que ao chegarem ao vacúolo de células próximas à região afetada pelo excesso de luminosidade podem ser neutralizados por antocianinas, que possuem ação antioxidante *in vivo* (Hughes 2000; Steyn *et al.* 2002). A deposição de antocianinas também pode ocorrer em resposta à deficiência de nutrientes como fósforo (P) e nitrogênio (N). Segundo Steyn e colaboradores (2002) a deficiência desses dois nutrientes resulta em uma repressão da fotossíntese e em uma maior predisposição para entrar em fotoestresse (fotoinibição e fotodegradação), levando assim à maior produção de antocianinas, o que pode ser notado como uma porção vermelho-arroxeadas principalmente nas bordas das folhas. Logo, além da atração de presas ou mesmo polinizadores em época de reprodução, a cor influenciada por antocianinas pode estar ligada também à proteção do funcionamento metabólico em plantas carnívoras como *Drosera*, que crescem em ambientes com altos níveis de luminosidade e outros fatores de estresse.

O segundo fator importante na atração e captura de presas, além de também estar relacionado às condições de alta luminosidade, é a mucilagem presente em plantas carnívoras com armadilhas adesivas. A mucilagem pode funcionar como um fator de atração, devido à reflexão de raios ultravioleta (Joel *et al.* 1985), além de efetivamente capturar presas. Segundo Zamora e colaboradores (1997, 1998) a adição/captura de presas em *Pinguicula vallisneriifolia* estimulou a secreção de mucilagem, aumentando a probabilidade de capturar presas, em um *feedback* positivo. Zamora e colaboradores (1998) também retomaram o modelo de custo/benefício ao testar a produção de mucilagem em diversas condições de luminosidade e concluir que plantas mais expostas ao sol produziam mucilagem mais viscosa e em maior quantidade do que plantas sombreadas, indicando a importância da eficiência fotossintética na produção dessa substância composta basicamente de carbono. O estudo de 2003 de Thóren e colaboradores com *Drosera rotundifolia* também mediu e confirmou o efeito negativo do sombreamento na produção de mucilagem, já que plantas sombreadas sofrem uma limitação da fotossíntese que leva à insuficiência de aporte de carbono.

OBJETIVO

Vários estudos, incluindo adição de presas e/ou nutrientes ao solo e às folhas de plantas carnívoras, procuram desvendar os processos envolvidos na alimentação de plantas carnívoras de modo a tentar compreender a importância dessas duas fontes de recursos para o seu desenvolvimento e sucesso reprodutivo (Chandler & Anderson 1976 a, 1976 b; Pate & Dixon 1978; Gibson 1991; Schulze *et al.* 1991, 1997, 2001; Adamec 1997; Zamora *et al.* 1997, 1998; Thóren *et al.* 2003; Wakefield *et al.* 2005; Ellison 2006; Glassman 2007; Bott *et al.* 2008; Moon *et al.* 2009;). No entanto quase não há trabalhos tratando da coloração vermelha das plantas carnívoras como fator de atração de presas (mas veja Ichiishi *et al.* 1999; Schaefer & Ruxton 2008), ou mesmo como indicador de condições de estresse nessas plantas.

Assim, o presente estudo teve como objetivo geral responder duas questões que contemplam quatro hipóteses, divididas basicamente em cinco experimentos, usando como modelo *D. hirtella* vermelhas, verdes e intermediárias encontradas na Serra do Cipó, MG. Sabendo-se que as antocianinas podem acumular nas folhas por diversos fatores, entre eles proteção ao excesso de luz solar e resposta metabólica à falta de determinados nutrientes (como N e P); e mesmo como forma de atração/sinalização para polinizadores em flores (Chittka & Waser 1997; Ichiishi *et al.* 1999; Hughes 2000; Steyn *et al.* 2002; Schaefer & Ruxton 2009), o sistema *D. hirtella* e insetos capturados foi usado como modelo para o teste destas 4 hipóteses, conforme descrito a mais a frente.

Na área estudada, plantas vermelhas e verdes de *D. Hirtella* estavam mais ou menos distribuídas em manchas, sendo que as plantas mais verdes pareciam associadas a locais de solo mais escuro e de granulação mais fina, sombreadas por gramíneas relativamente altas (até cerca de 50 cm), enquanto que as plantas mais vermelhas pareciam associadas às porções de solo mais arenoso/pedregoso e mais exposto ao sol. Dessa forma, a primeira questão deste estudo referiu-se a o que pode estar interferindo no padrão de cor observado em campo. Será que cada indivíduo possui sempre a mesma cor, ou possui plasticidade para variar de acordo com o meio? E se há plasticidade, é possível que haja relação da cor com os nutrientes disponíveis no solo, especialmente o nitrogênio, ou com o nível de exposição ao sol?

Já a segunda questão deste estudo foi relacionada à atratividade das formas extremas (plantas verdes e vermelhas) encontradas em campo. Como plantas vermelhas pareciam mais frequentes nas áreas mais arenosas e expostas ao sol, provavelmente

mais sujeitas tanto a fotoestresse como à deficiência de nutrientes no solo, isso não apenas justificaria a maior quantidade visível de antocianinas depositadas em suas folhas (Hughes 2000; Steyn *et al.* 2002), como tornaria as presas um recurso potencialmente mais importante para plantas vermelhas do que para plantas verdes. Será que plantas vermelhas capturam mais presas do que plantas verdes? Se isso for verdadeiro, seria devido à maior atração pela cor (Chittka & Waser 1997; Ichiishi *et al.* 1999; Schaefer & Ruxton 2009), ao tamanho da planta, ao número de tricomas ou à quantidade de mucilagem (Zamora *et al.* 1997)? Se plantas vermelhas efetivamente capturarem mais presas do que plantas verdes, então as plantas vermelhas devem ter uma quantidade de ^{15}N maior do que as plantas verdes, já que esse isótopo estável é cumulativo na cadeia alimentar.

Baseado nestas informações, as seguintes quatro hipóteses foram testadas:

1) Plantas de *D. hirtella* mais expostas ao sol são mais frequentemente vermelhas, enquanto plantas menos expostas são mais frequentemente verdes. A cor vermelha funcionaria como forma de proteção contra raios UV.

2) Plantas de *D. hirtella* em áreas de solos mais pobres (com menos nitrogênio) são mais frequentemente vermelhas, enquanto que plantas de *D. hirtella* em áreas de solos mais férteis (com mais nitrogênio) são mais frequentemente verdes. A cor seria resposta à deficiência de nutrientes disponíveis no solo.

3) Plantas de *D. hirtella* de cor vermelha devem atrair mais insetos do que plantas de cor verde, pois um maior número de presas capturadas seria importante em solos pobres em nitrogênio, ao passo que em solos mais ricos em nitrogênio essa estratégia seria menos importante.

4) Plantas de *D. hirtella* de cor vermelha, se capturam mais presas, devem acumular mais ^{15}N em seus tecidos do que as de cor verde. Por outro lado como solos mais ricos devem ter mais nitrogênio total, então *D. hirtella* verdes teriam mais nitrogênio total que as vermelhas.

Para responder essas questões e verificar as hipóteses relacionadas, foram realizados cinco experimentos independentes na área de estudo durante o ano de 2010. No primeiro experimento, para verificar a interferência da iluminação na coloração das plantas, através do método de parcelas foram feitas contagens de indivíduos verdes e vermelhos em duas áreas: 1) áreas de solo escuro e gramíneas altas e 2) áreas de solo arenoso e exposto ao sol. Na segunda parte do experimento foram selecionadas áreas

com plantas verdes cobertas por gramíneas (em que as droseras foram experimentalmente expostas para observar possíveis alterações de cor) áreas com plantas vermelhas expostas ao sol (em que as droseras foram experimentalmente cobertas com sombrite® para observar possíveis alterações de cor). Foram avaliadas 757 plantas na primeira parte do experimento (254 da área 1 e 503 da área 2) e 60 plantas na segunda parte (30 verdes para exposição e 30 vermelhas para sombreamento).

No segundo experimento, para verificar a influência da concentração de nitrogênio na coloração das plantas de *D. hirtella*, foram selecionadas áreas com droseras em solo arenoso/pedregoso em que as plantas vermelhas foram experimentalmente isoladas com anéis plásticos e supridas por três tipos de solução nutritiva com variações na quantidade de nitrogênio, além de água destilada, para observar possíveis alterações de cor.

No terceiro experimento, para verificar se plantas vermelhas e verdes diferiam em número de presas capturadas, tamanho, número de tricomas e de tricomas com mucilagem foram feitas contagens em campo e em laboratório.

No quarto experimento, para verificar a influência da cor verde ou vermelha na atração de presas, montou-se um experimento com fotos de plantas verdes e vermelhas recobertas com adesivo (Tanglefoot®), removendo o possível efeito atrativo da mucilagem, e os animais presos nas armadilhas em ambos os tipos de simulacros foram quantificados.

No quinto experimento, plantas verdes e vermelhas foram avaliadas quanto à quantidade de nitrogênio total e $\delta^{15}\text{N}$ em seus tecidos e na porção de solo subjacente para verificar se a quantidade desse isótopo estável é maior em plantas vermelhas do que em verdes e também se tal quantidade tem relação com o solo em que cada planta está ou se é mais provável que a maior parte venha das presas.

II - MATERIAIS E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi desenvolvido em área de campo rupestre (vegetação herbácea e arbustiva), 19°17'11" S, 43°35'8" O, entre março de 2009 e julho de 2010, com indivíduos da espécie *Drosera hirtella* A. St.-Hil. var. *hirtella* (*D. hirtella*) que apresentam variação na coloração das folhas e tricomas, indo de totalmente verdes em algumas plantas - passando por uma gradação de tons - até totalmente vermelhos em outras (Fig. 2).

O local estudado fica próximo à MG-010, no distrito Cardeal Mota (mais conhecido como Serra do Cipó), município de Santana do Riacho, Minas Gerais, em uma área particular que faz parte da Área de Proteção Ambiental (APA) Morro da Pedreira, pertencente à zona de amortecimento do Parque Nacional da Serra do Cipó (Fig. 3).

A região montanhosa com altitudes de até cerca de 1400 m acima do nível do mar é parte do Complexo do Espinhaço (Rodrigues *et al.* 2005) e seu clima segue a classificação de Köpen – Cwb – mesotérmico, com baixa amplitude térmica (tanto anual quanto mensal, mas com grandes amplitudes diárias) e precipitação anual próxima a 1400 mm especialmente entre novembro e janeiro (Rodrigues *et al.* 2005). Segundo Rodrigues *et al.* (2005), nas partes mais altas, onde se desenvolve o campo rupestre, o substrato é composto por quartzito, sendo geralmente raso, pobre em matéria orgânica e de baixa capacidade de retenção de água. Os autores ainda mencionam a extrema variedade e diversidade da vegetação da região, que apresenta alto grau de endemismo devido às características geológicas e climáticas extremas. Essas características são os prováveis agentes de seleção de espécies altamente especializadas como seria o caso de plantas carnívoras como Utriculárias, Droseras e *Paepalanthus bromelioides*, e protocarnívoras.



Figura 2 - Exemplos da variedade de colorações em *D. hirtella* na Serra do Cipó-MG.

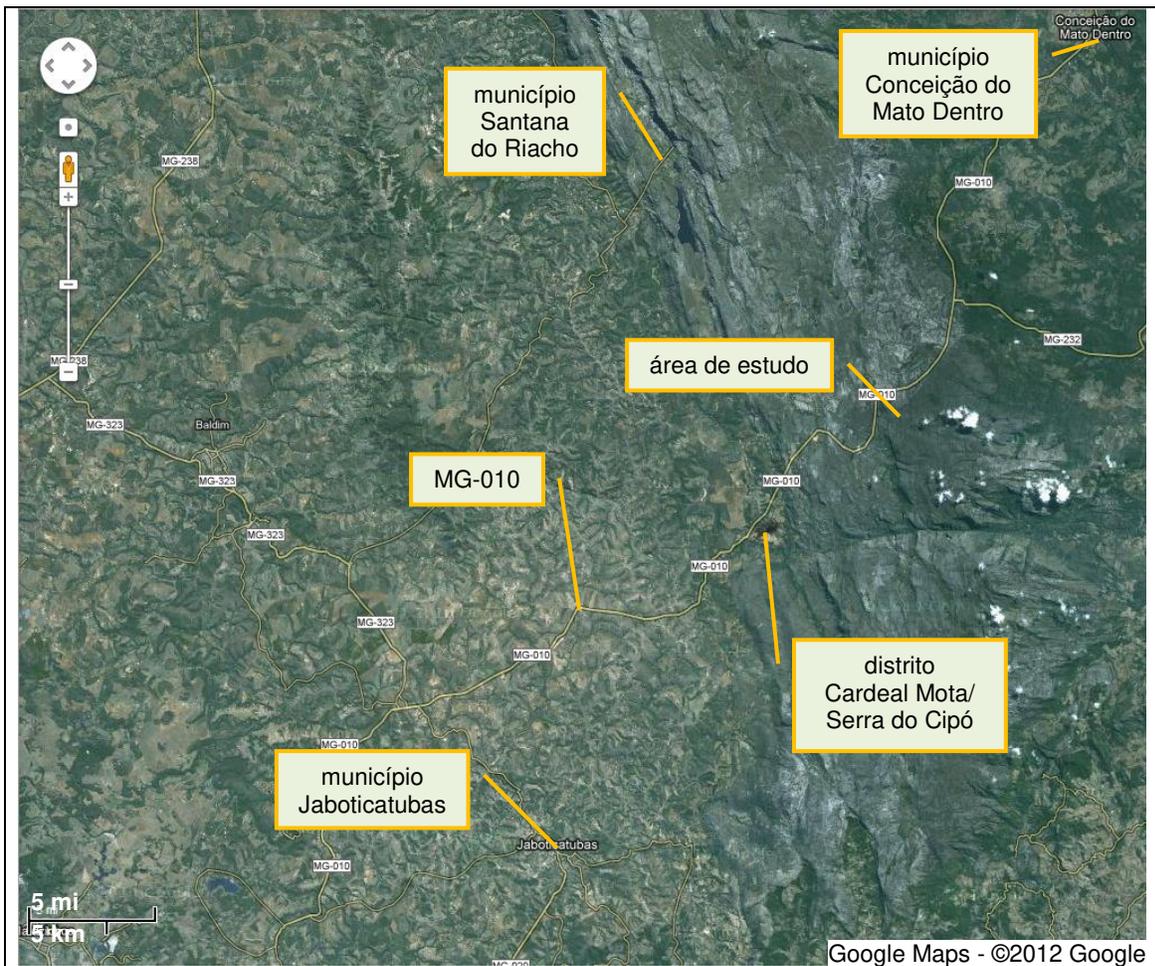


Figura 3 – Área de estudo situa-se no início do Complexo do Espinhaço, próxima à MG-010, entre os municípios de Jaboticatubas, Santana do Riacho e Conceição do Mato Dentro, MG.

1 – INFLUÊNCIA DE EXPOSIÇÃO AO SOL E DE SOMBREAMENTO NA COR

As antocianinas, responsáveis pelas cores amarelas e vermelhas em plantas, parecem ser úteis na atração de polinizadores, mas podem servir para a atração de presas em *Drosera*, ou mesmo ser uma resposta adaptativa ao excesso de radiação UV (Chittka & Waser 1997; Croteau *et al.* 2000; Hughes 2000; Steyn *et al.* 2002; Kämäräinen *et al.* 2003; González-Gallego *et al.* 2007; Schaefer & Ruxton 2009). Supondo que *D. hirtella* mais vermelhas possuam mais antocianinas para proteção contra o excesso de radiação UV e ocorram predominantemente em áreas expostas ao sol, dois aspectos foram investigados: um envolvendo a contagem de indivíduos para verificar a influência da luz na ocorrência dos diferentes padrões de coloração e o segundo com abordagem experimental, em que foram usados o sombreamento e a exposição à luz solar para verificar se ocorriam mudanças na coloração dos indivíduos.

1.1 – INFLUÊNCIA DA EXPOSIÇÃO AO SOL NA DISTRIBUIÇÃO DE PLANTAS VERDES E VERMELHAS:

Para verificar se indivíduos vermelhos e verdes de *D. hirtella* apresentam diferentes padrões de ocorrência, aparecendo em proporções distintas dependendo da cobertura ou exposição à luz solar, foram escolhidas duas áreas: uma com cobertura vegetal abundante/densa (área 1, Fig. 4-A) e outra com solo bastante exposto ao sol (área 2, Fig. 4-B). Em cada área estabeleceram-se cinco transeções de 25 metros de comprimento cada, ao longo das quais foram plotadas parcelas quadradas de 40 x 40 cm em lados alternados das transeções, cobrindo um total de 10 m² por transeção, tendo sido registrados o total de indivíduos verdes e vermelhos em cada área.

A comparação entre as frequências das duas formas de *Drosera* presentes nas duas áreas foi feita através do teste de qui-quadrado (χ^2), testando-se a hipótese nula (H_0) de que as proporções das formas vermelhas e verdes de *Drosera* não diferem em relação ao tipo de sombreamento/cobertura vegetal.



A



B

Figura 4 – Imagens do local de estudo. Área 1, com cobertura vegetal abundante (A).
Área 2, com cobertura vegetal rala e solo exposto (B).

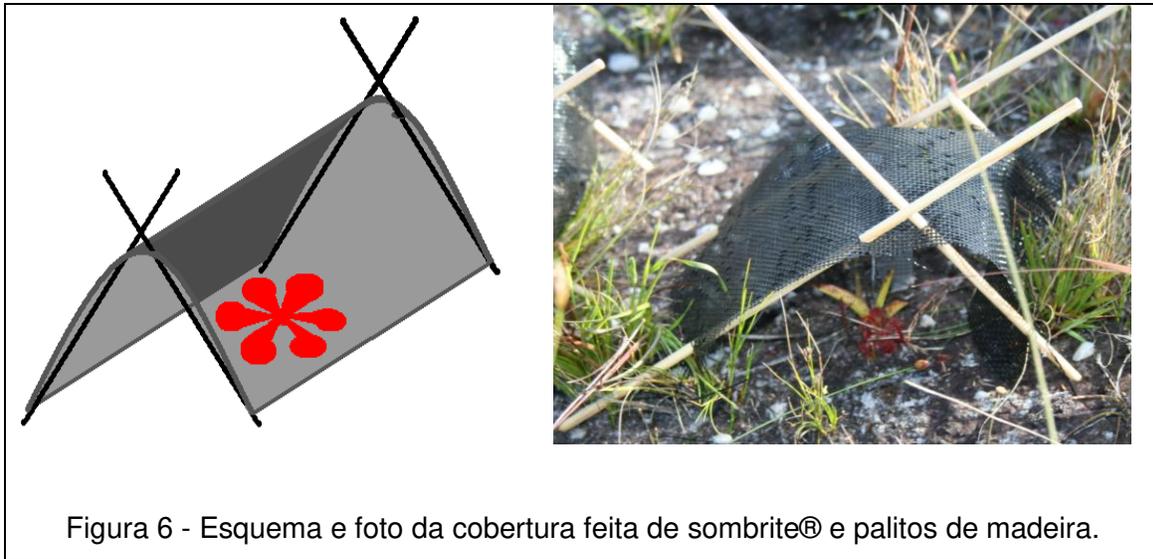
1.2 – INFLUÊNCIA DA EXPOSIÇÃO AO SOL EM PLANTAS VERDES E DO SOMBREAMENTO EM PLANTAS VERMELHAS:

Para verificar a influência da luminosidade na coloração foram montados dois experimentos, um em que indivíduos verdes inicialmente sob a sombra (área 1, Fig. 4-A) foram expostos à luz e o outro em que indivíduos vermelhos inicialmente expostos ao sol (área 2, Fig. 4-B) foram sombreados.

Nos dois experimentos, realizados no ano de 2010, cada planta foi identificada com uma placa numerada e foi fotografada com intervalos de um mês (no início - abril; durante - maio; e ao final do tratamento - junho) para registrar mudanças na coloração e mortalidade. Os registros fotográficos permitiram a comparação das cores de cada indivíduo entre o início e o final do experimento, permitindo classificar as plantas em duas categorias: plantas que permaneceram com a mesma coloração e plantas que sofreram alguma alteração em sua coloração (tanto para o verde quanto para o vermelho).

As plantas fotografadas em cada etapa foram classificadas em sete categorias de coloração (GGG, GG, G, I, R, RR, RRR) indo de totalmente verde a totalmente vermelha, mais uma categoria adicional “X” para plantas que morreram durante os experimentos (Fig. 5). Cada planta foi categorizada no início e no final do tratamento, para a confecção de gráficos que permitissem visualizar a quantidade de plantas em cada categoria de cor antes e após os experimentos.

 <p>GGG – totalmente verde</p>	 <p>RRR – vermelho escuro</p>
 <p>GG – folhas verdes e pontas dos trichomas vermelhas</p>	 <p>RR – vermelho</p>
 <p>G – folhas verdes e trichomas vermelhos</p>	 <p>R – vermelho pálido</p>
 <p>I – intermediário entre G e R</p>	 <p>X – plantas mortas</p>
<p>Figura 5 – Categorias de coloração de <i>D. hirtella</i> (continuação).</p>	



1.2.1 - Influência do sombreamento na coloração.

Para verificar a influência do sombreamento na coloração foram selecionadas 30 plantas de coloração vermelha em uma área de cascalho praticamente sem gramíneas, onde o solo estava exposto ao sol. As plantas foram cobertas com retângulos (de 100 a 200 cm², dependendo do tamanho do grupo de plantas) de tela para sombreamento tipo sombrite® (com diminuição da intensidade luminosa em 80%), sustentados por palitos de madeira de modo a formar pequenas cabanas para diminuir a exposição ao sol (Fig. 6). O uso de testes estatísticos não foi necessário.

1.2.2 – Influência da exposição à luz solar na coloração.

Para verificar a influência da exposição à luz na coloração foram selecionadas 30 plantas verdes em uma área de campim alto (30 a 50 cm de altura) e denso (área 1, Fig. 4-A). Em volta de cada planta selecionada o campim foi amarrado com barbantes e puxado para trás, de modo a aumentar a exposição das Droseras ao sol (Fig. 7). O uso de testes estatísticos não foi necessário.

2 – INFLUÊNCIA DA ADIÇÃO DE NITROGÊNIO AO SUBSTRATO SOBRE A COR

Plantas carnívoras frequentemente ocorrem em substratos com pouca disponibilidade de nutrientes (Adamec 1997, 2002) e quanto menor a quantidade de nutrientes disponível no substrato para ser captado pela raiz mais importante se torna a captura de presas. Como Schaefer e Ruxton (2008) relataram uma maior captura de presas por indivíduos de *Nepenthes ventricosa* que tiveram seus jarros pintados de vermelho (do que quando pintados de verde) e na área estudada *D. hirtella* vermelhas aparecem com maior frequência em substratos mais pobres, é possível que a cor vermelha (presença de antocianinas) funcione como uma compensação à falta de nutrientes no solo, atraindo mais presas. Nesse caso, e se a produção de antocianinas for relativamente mais custosa na presença do que na ausência de nutrientes no solo, espera-se que indivíduos vermelhos suplementados por nutrientes devam tornar-se verdes ou menos vermelhos.

Para verificar o efeito da condição nutricional do solo sobre a coloração de Droseras, foi montado um experimento com quatro tratamentos para verificar se a adição de nutrientes induz mudanças no padrão de cor de Droseras. Oitenta indivíduos vermelhos de *D. hirtella*, todos em substrato pobre (arenoso, e com pouca matéria orgânica) e expostos ao sol, foram identificados no campo, isolados com anéis de plástico (50mm de diâmetro, 1mm de espessura e 25 mm de altura; enterrados cerca de 15mm) e divididos em quatro grupos de vinte plantas. Conjuntos de plantas vizinhas receberam os quatro tipos de tratamento para evitar o efeito da variação do solo. Os grupos foram tratados com 50 ml de solução por planta a cada aplicação; cada planta recebeu duas aplicações da mesma solução, tendo sido a primeira aplicação no tempo zero (abril) e a segunda após 30 dias, sempre no solo contido no anel de plástico.

As soluções utilizadas foram:

Solução I (água) - água destilada,

Solução II (+ 1 N) - solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) completa e em concentração normal,

Solução III (+ ½ N) - solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) completa e diluída à metade da concentração normal,

Solução IV (- 1 N) - solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) sem nitrogênio e em concentração normal.

Os tratamentos foram aplicados no ano de 2010 e cada planta foi identificada com uma placa numerada e fotografada em intervalos de um mês (no início - abril; durante - maio; e ao final do tratamento - junho) para registrar mudanças na coloração e mortalidade.

Os registros fotográficos permitiram a comparação das cores de cada indivíduo entre o início e o final do experimento, possibilitando classificar as plantas em duas categorias: plantas que permaneceram com a mesma coloração e plantas que sofreram alguma alteração em sua coloração (tanto para o verde quanto para o vermelho). O teste G foi aplicado para verificar se havia diferença entre as frequências observadas de plantas vermelhas e verdes no início e ao final dos tratamentos.

3 – CARACTERÍSTICAS DAS PLANTAS E NÚMERO DE PRESAS

Dado que o custo da carnivoría em plantas parece ser relacionado principalmente ao aporte de carbono, necessário para manter mecanismos de atração e captura (Zamora *et al.* 1998; Thorén *et al.* 2003), a limitação de luz e a diminuição da disponibilidade de carbono proveniente da fotossíntese aumentariam o custo relativo de manter estruturas carnívoras. Assim Droseras de coloração vermelha (frequentemente mais expostas ao sol), intermediária e verde (frequentemente mais sombreadas) apresentariam diferenças morfológicas e funcionais que poderiam refletir na captura de presas. Para verificar a importância da coloração de Droseras na captura de presas, 60 plantas foram selecionadas, sendo 20 verdes, 20 de coloração intermediária e 20 vermelhas. Para cada planta foi registrado: o número de presas, o diâmetro (mm) da planta seca, o número de tricomas em uma folha média e o número de tricomas funcionais (com gotículas de mucilagem) em uma folha média.

As plantas foram inspecionadas em campo com lupa de mão para registrar o número de presas e o número de tricomas funcionais com secreção. Tanto para a contagem dos tricomas quanto dos tricomas funcionais foi escolhida e removida de cada planta uma folha saudável de tamanho médio. A contagem do número total de tricomas foi realizada em laboratório com auxílio de lupa de bancada. O diâmetro foi medido em milímetros, em laboratório com a planta seca com auxílio de paquímetro e papel milimetrado.

O número de presas capturadas por planta foi comparado através do teste de Mann-Whitney, já que apenas plantas vermelhas e intermediárias capturaram presas. Os diâmetros de plantas vermelhas, intermediárias e verdes, foram comparados através de ANOVA e do teste complementar de Holm-Sidak, assim como os números totais de tricomas por planta dos três grupos de cores. As comparações entre os números de tricomas funcionais por planta, também divididas em plantas verdes, intermediárias e vermelhas, foram feitas através do teste Kruskal-Wallis e do teste complementar de Tukey.

4 – INFLUÊNCIA DA COR NA CAPTURA DE PRESAS

A reflexão dos raios ultravioleta nas gotas de mucilagem de *Drosera*, assim como em outras espécies de plantas carnívoras, pode ser importante fator de atração de presas (Joel *et al.* 1985). No entanto Chittka e Waser (1997) mostram que abelhas, apesar de não terem visão específica do vermelho conseguem distingui-lo. Além disso, Schaefer e Ruxton (2008) verificaram que jarros de *Nepenthes ventricosa* pintados de vermelho capturaram mais presas que quando pintados de verde, indicando algum efeito atrativo da cor vermelha. Assim Para verificar o efeito independente da coloração das plantas na atração de presas, montou-se um experimento utilizando simulacros verdes e vermelhos feitos a partir de fotografias de *D. hirtella* e cola adesiva transparente tanglefoot® (The Tanglefoot Company, USA), excluindo-se assim o possível efeito atrativo das gotas de mucilagem, que aparentam estar em quantidade e consistência distintas em plantas verdes e vermelhas encontradas no campo. As imagens foram reproduzidas com cerca de 26mm de diâmetro, tamanho próximo ao encontrado para a espécie na área estudada (entre 10 e 33mm), com área individual da armadilha de 5,31cm². As reproduções das imagens de *D. hirtella* verdes e vermelhas foram impressas em papel filme e recortadas no formato da planta. As fotografias foram fixadas pelo centro por alfinetes diretamente ao chão, simulando a disposição em duas dimensões típica da espécie, e recobertas por tanglefoot® (Fig. 8).

Também foram utilizadas folhas de transparência para retroprojetor, recobertas por tanglefoot® como armadilhas-controle de duas formas: as de solo, com dimensões de 11 x 14,1cm (155,1cm² cada), foram fixadas com alfinetes ao chão; e as aéreas, medindo 14,2 x 21,7cm (308,14cm² cada), foram trespassadas por palitos de madeira, de cerca de 30cm de comprimento, espetados perpendicularmente ao solo (Fig. 9). Essas armadilhas transparentes serviram como referência para diferenciar os grupos de presas potenciais disponíveis nos locais de amostragem (blocos experimentais) dos grupos capturados pelos simulacros, assim como para averiguar se as densidades totais de captura dos simulacros diferenciavam-se das obtidas pelas armadilhas transparentes.

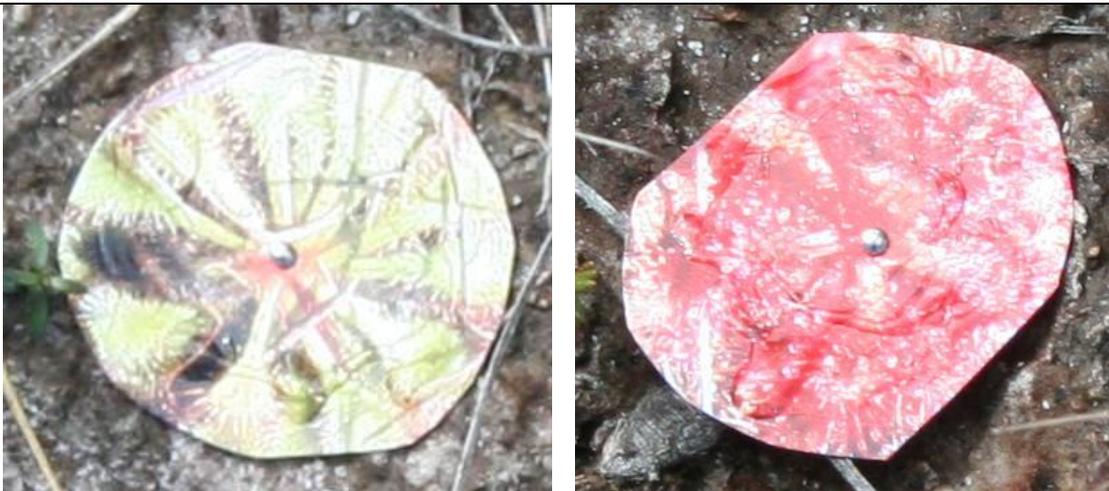


Figura 8 - Simulacros verde e vermelho, com 26 mm de diâmetro, cobertos por tanglefoot® e presos ao chão com alfinetes.



Figura 9 - Armadilhas transparentes de solo e aérea respectivamente.

Definiram-se seis locais de amostragem (blocos experimentais) dentro da área estudada, onde foram demarcadas seis transeções de 4 metros. Em cada transeção foram usados dez simulacros, cinco de cada cor, dispostos alternadamente a 50 centímetros da transeção principal em fileiras paralelas e equidistantes entre si, perpendiculares à transeção. Em cada local também foram colocadas duas folhas-controle transparentes de solo e duas aéreas para verificar se havia diferenças na disponibilidade de presas (tipo de presa e densidades disponíveis). As armadilhas foram instaladas no dia 17 de abril de 2010 e ficaram montadas por 48 horas, tendo sido levadas para o laboratório para contagem e identificação das presas.

A hipótese nula corresponde à igualdade na captura de presas entre simulacros vermelhos e verdes, assim como a igualdade na captura comparada por densidade (número de indivíduos/100cm²) entre armadilhas fotográficas e armadilhas transparentes.

A comparação do número de indivíduos capturados pelos simulacros vermelhos e verdes foi feita através do teste t de student. A comparação entre as densidades de captura (número de indivíduos/100cm²) nos quatro tipos de armadilha foi realizada par-a-par através do teste G. Para verificar se simulacros capturaram grupos de presas distintos dos capturados pelas armadilhas transparentes, foram feitas comparações par-a-par entre simulacros e armadilhas transparentes para cada grupo de animal encontrado através do teste G. Do mesmo modo, para verificar se simulacros verdes capturaram grupos de presas distintos dos capturados pelos simulacros vermelhos, foram feitas comparações par-a-par entre simulacros verdes e vermelhos através do teste G.

5 – ANÁLISE DA RAZÃO ISOTÓPICA FOLIAR

O nitrogênio apresenta-se normalmente na natureza sob a forma mais comum de ¹⁴N; no entanto aparece misturado a porções muito pequenas de outros isótopos (menos de 1% do total de nitrogênio disponível no planeta), como é o caso do isótopo estável nitrogênio 15 (¹⁵N), com um nêutron a mais em seu núcleo é cumulativo na cadeia alimentar. Segundo Dawson e colaboradores (2002), animais apresentam uma quantidade maior de ¹⁵N ($\delta^{15}\text{N}$) se comparado com vegetais, logo é provável que plantas carnívoras contenham proporcionalmente mais ¹⁵N do que plantas não carnívoras do mesmo local. Para testar se a maior captura de presas por plantas vermelhas de *D. hirtella* leva à maior proporção de ¹⁵N/ N_{total}, e se plantas verdes apresentam menor

proporção $^{15}\text{N}/\text{N}_{\text{total}}$, realizou-se uma análise com isótopos estáveis de N. Espera-se ainda que as quantidades de nitrogênio total e de nitrogênio 15 nos tecidos vegetais tenham uma relação direta com o solo em que cada planta verde está, enquanto para plantas vermelhas parece mais provável que a maior parte desses nutrientes venha das presas. A $\delta^{15}\text{N}$ é obtida a partir da seguinte relação (para abundância natural – Dawson *et al.* 2002):

$$\delta^{XX} E = 1000 \times (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}} - 1), \text{‰}$$

No caso do presente estudo:

$$\delta^{15}\text{N} = 1000 \times (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}} - 1), \text{‰}$$

sendo: $R_{\text{amostra}} = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (da amostra)

e: $R_{\text{padrão}} = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (padrão)

Assim, quanto mais positivo (ou menos negativo) for $\delta^{15}\text{N}$, mais a amostra é enriquecida de ^{15}N (Robinson 2001).

Para averiguar esta hipótese foram coletadas seis plantas de cada cor, totalizando-se 18 das 60 plantas utilizadas no experimento 3 (Características das plantas e número de presas), bem como uma porção de solo logo abaixo da planta correspondente e ainda ao alcance das raízes. Foram realizadas as análises das proporções das concentrações de ^{15}N e nitrogênio total, presentes tanto nas plantas como nas amostras subjacentes de solo, em plantas verdes, intermediárias e vermelhas.

As plantas coletadas foram limpas e plantas e solo foram secos em estufa por 72 horas a 60°C . Após a secagem as plantas foram maceradas e o solo foi peneirado. As amostras foram pesadas em balança de precisão, envoltas em papel alumínio e enviadas para a análise em espectrômetro de massa de razão isotópica. O preparo das amostras seguiu instruções da Stable Isotope Facility (SIF), da University of California, Davis (U.C. Davis), onde as amostras foram analisadas. As análises forneceram as quantidades de nitrogênio total (N total) e nitrogênio 15 ($\delta^{15}\text{N}$) nas amostras de solo e de tecido vegetal.

A comparação entre as quantidades de nitrogênio total presente tanto nos três grupos de plantas quanto nos três grupos de solo correspondentes foi feita através da ANCOVA.

A comparação entre as quantidades de ^{15}N presente tanto nos três grupos de plantas quanto nos três grupos de solo correspondentes foi feita através da ANCOVA e do teste complementar de Tukey.

As covariáveis utilizadas, tanto para nitrogênio total quanto para ^{15}N , foram: quantidade de nitrogênio total (ou ^{15}N) na planta = variável dependente; quantidade de nitrogênio total (ou ^{15}N) no solo = variável contínua preditora; e cor da planta = variável categórica preditora.

III – RESULTADOS

1 – INFLUÊNCIA DE EXPOSIÇÃO AO SOL E DE SOMBREAMENTO NA COR

1.1 – INFLUÊNCIA DA EXPOSIÇÃO AO SOL NA DISTRIBUIÇÃO DE PLANTAS VERDES E VERMELHAS:

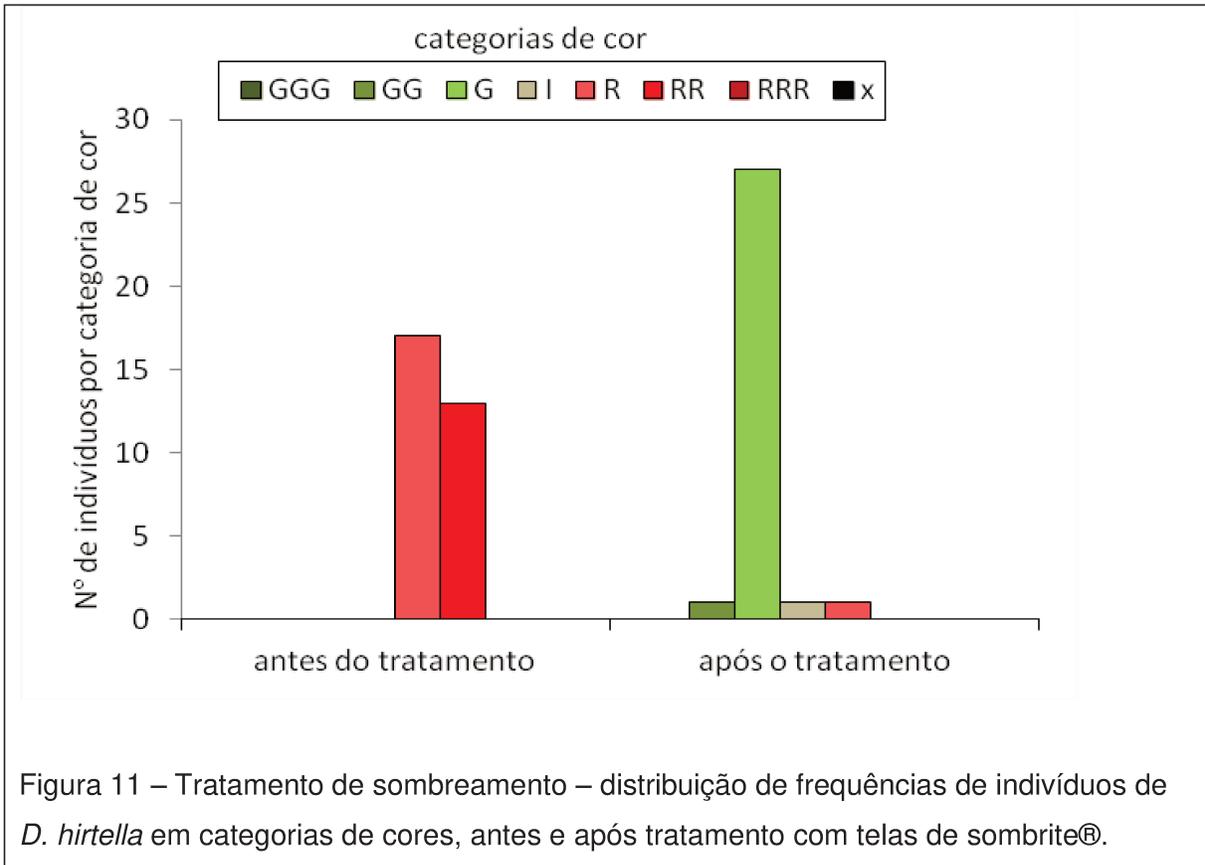
Na área 1, com maior cobertura vegetal, foram encontrados 235 (81%) indivíduos de cor verde e 55 (19%) vermelhos; e na área 2, com solos mais expostos, foram encontrados 19 (4%) indivíduos de cor verde e 448 (96%) vermelhos. As duas áreas apresentaram diferença significativa nas ocorrências dos dois padrões de cor de *D. hirtella* ($\chi^2 = 471,9$ com correção de continuidade Yates; $p < 0,001$). As observações de campo mostraram ainda a ocorrência de indivíduos de cor verde principalmente à sombra (235 em 254, ou 93%), e de vermelhos principalmente ao sol (448 em 503, ou 89%).

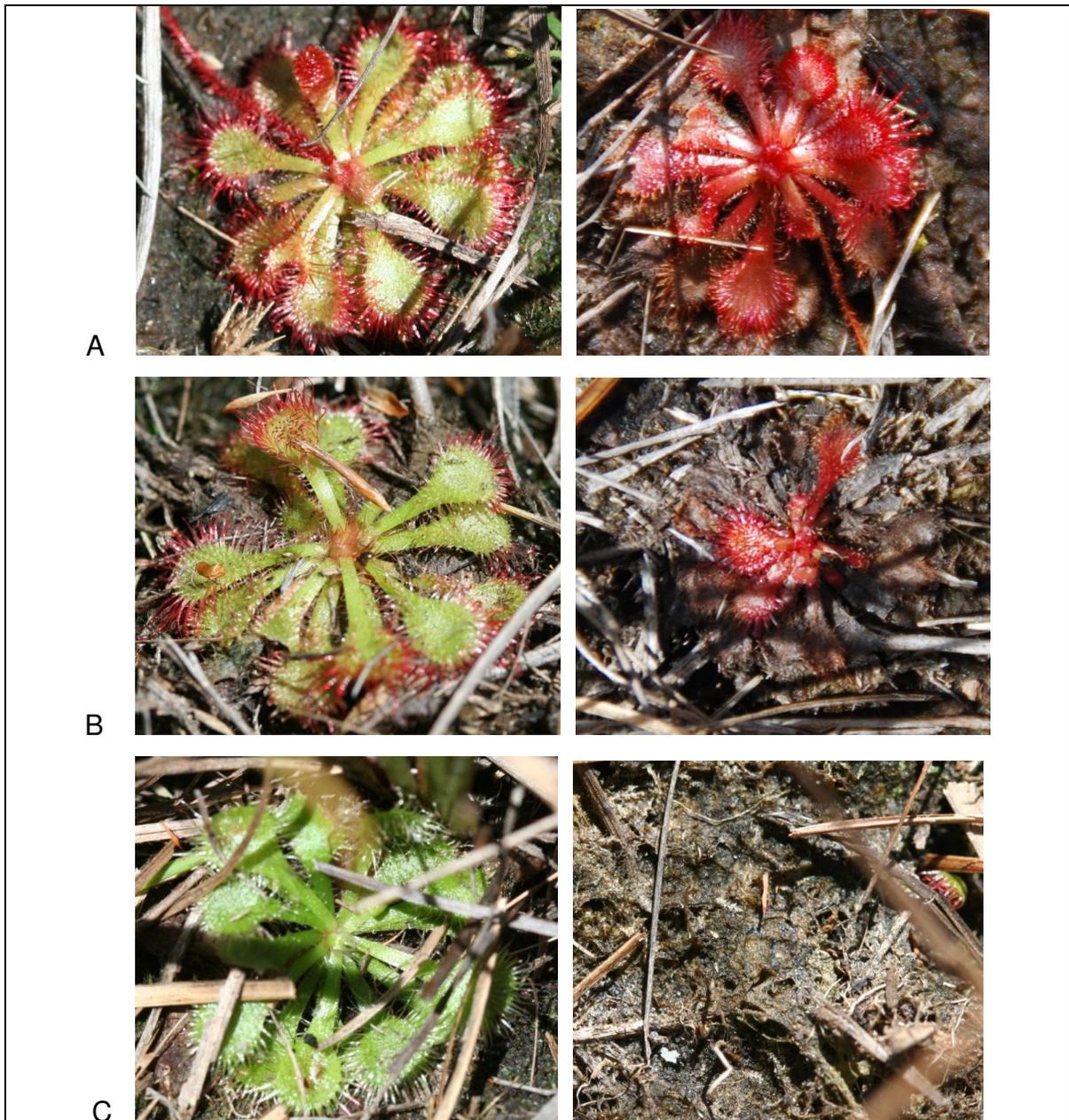
1.2 – INFLUÊNCIA DO SOMBREAMENTO EM PLANTAS VERMELHAS E DA EXPOSIÇÃO AO SOL EM PLANTAS VERDES:

Os dois experimentos culminaram em mudanças na coloração ao longo de dois meses, como veremos em mais detalhes a seguir.

1.2.1 - Influência do sombreamento na coloração.

O sombreamento das plantas vermelhas que estavam expostas ao sol produziu mudanças de coloração em todos os 30 indivíduos, que passaram de vermelhos/avermelhados para verdes/esverdeados, sendo que nenhum morreu com o tratamento (Fig. 10). A figura 11 evidencia a passagem de indivíduos inicialmente registrados em categorias avermelhadas (RR e R) para categorias verdes ou esverdeadas (notadamente G).





A

B

C

antes do tratamento

após o tratamento

Figura 12 - Tratamento de exposição - exemplo de influência da exposição ao sol na coloração (continuação):

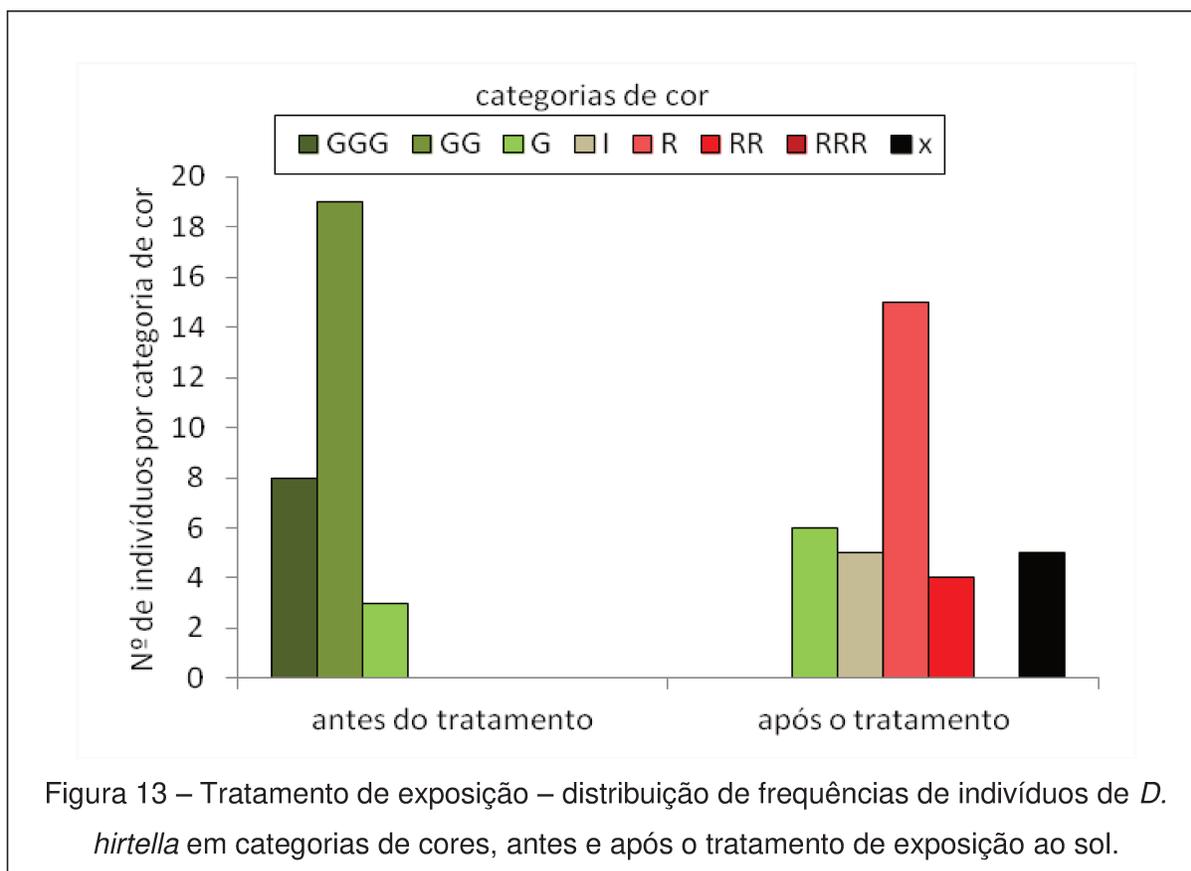
(A) planta inicialmente verde, tornou-se vermelha;

(B) planta inicialmente verde, tornou-se vermelha, mas sofreu danos;

(C) planta inicialmente verde, não sobreviveu.

1.2.2 – Influência da exposição à luz solar na coloração.

Com relação às 30 plantas verdes que foram expostas ao sol, 25 (84%) sofreram alteração de coloração em direção ao vermelho (Fig. 12 A e B) e cinco (16%) morreram (Fig. 12 C). Mesmo as plantas que não morreram mostraram sinais de danos causados pelo excesso de sol, como a perda de folhas. (Fig. 12). A figura 13 evidencia a passagem de indivíduos inicialmente registrados em categorias esverdeadas (GGG, GG e G) para categorias predominantemente avermelhadas (notadamente R).



2 – INFLUÊNCIA DA ADIÇÃO DE NITROGÊNIO AO SUBSTRATO SOBRE A COR

As 20 plantas vermelhas tratadas com água destilada não exibiram alterações de coloração significativa ao longo de dois meses ($G = 1,8; 0,2 > p > 0,1$), sendo que duas (10%) sofreram mudança de coloração para o verde, 17 (85%) não sofreram alteração visível e uma (5%) morreu. Já as 60 plantas vermelhas tratadas com as três variações da

solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) apresentaram mudanças significativas na cor, com um padrão que sugere maior alteração na coloração quando há pouca ou nenhuma adição de nitrogênio (Figs. 14 e 15).

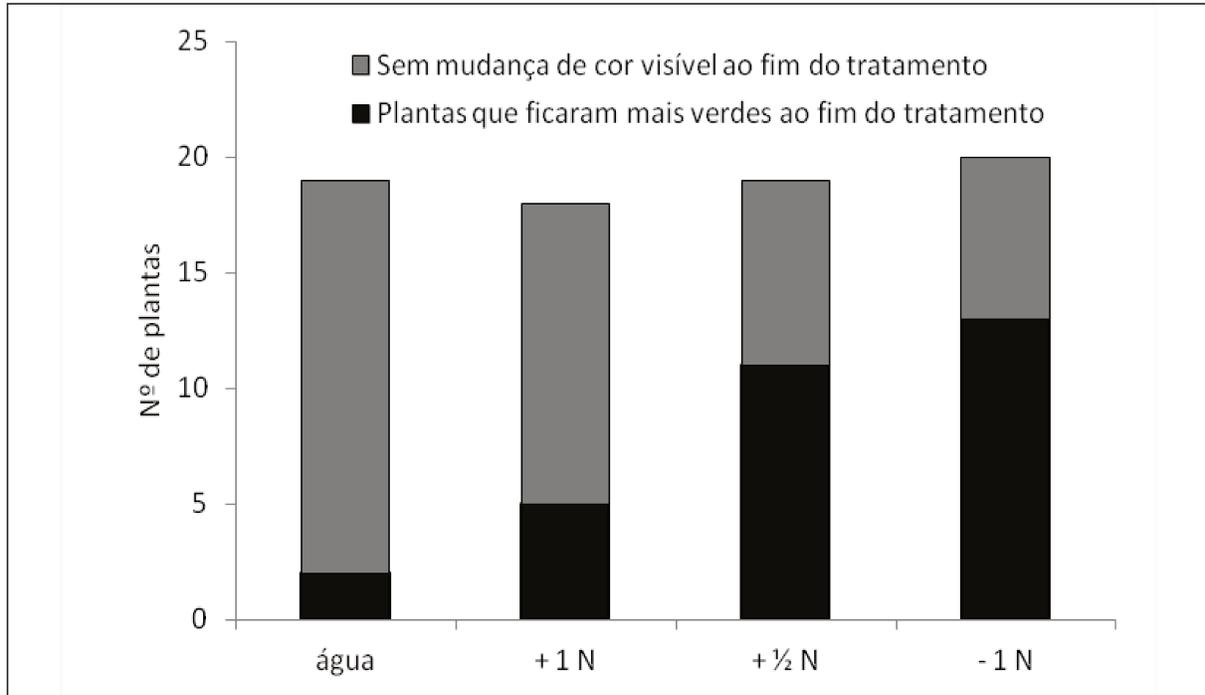


Figura 14 - Tratamento de adição de soluções nutritivas – distribuição de frequências de indivíduos de *D. hirtella* após o tratamento de adição de nutrientes. As barras negras indicam o número de plantas que sofreu alguma alteração visível na coloração durante o experimento de adição de água destilada e de três tipos de solução nutritiva, adaptadas de Hoagland e Arnon (1950):

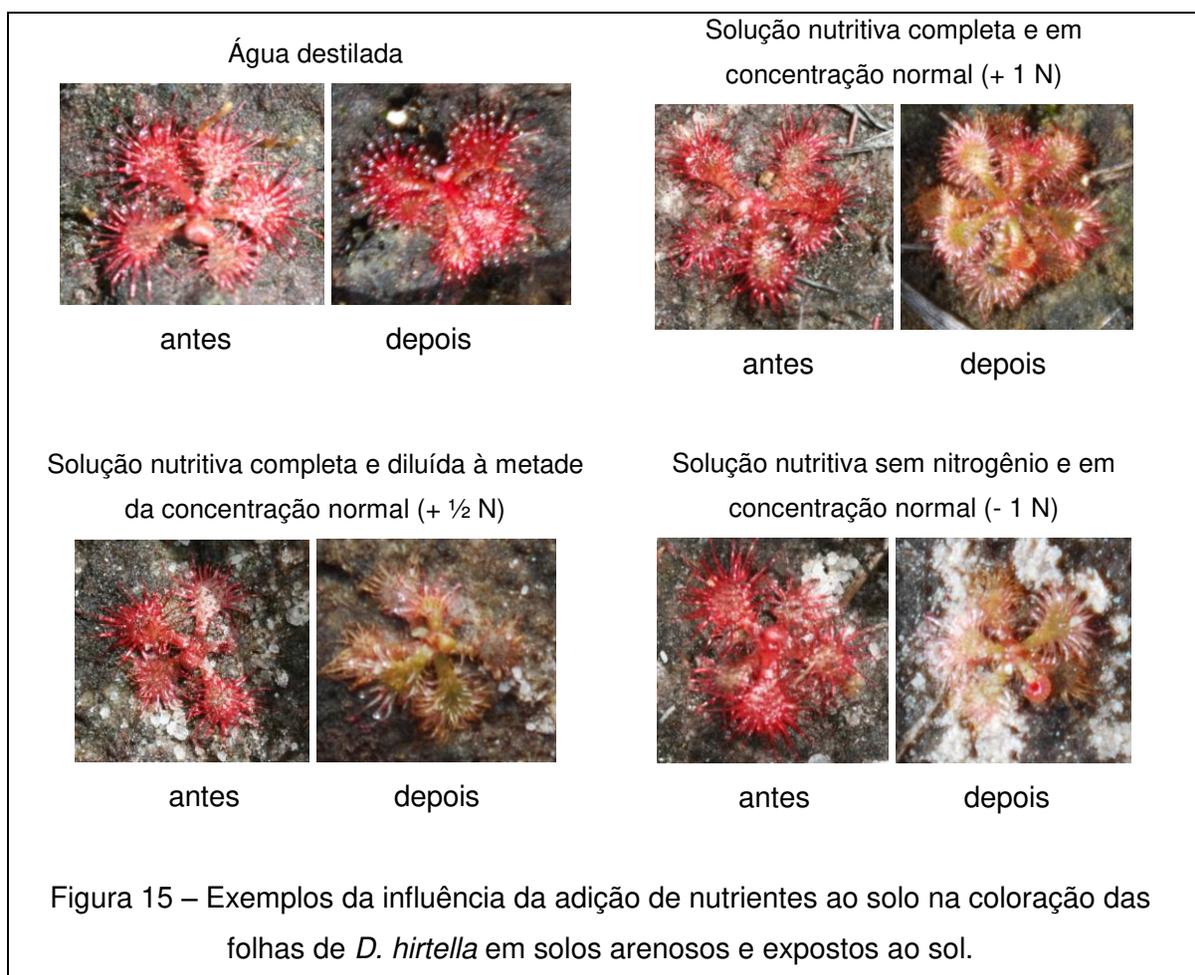
(água) = água destilada;

(+ 1 N) = completa e em concentração normal;

(+ ½ N) = completa e diluída à metade da concentração normal;

(- 1 N) = sem nitrogênio e em concentração normal.

Apenas o grupo que foi tratado com água destilada não sofreu alterações significativas.



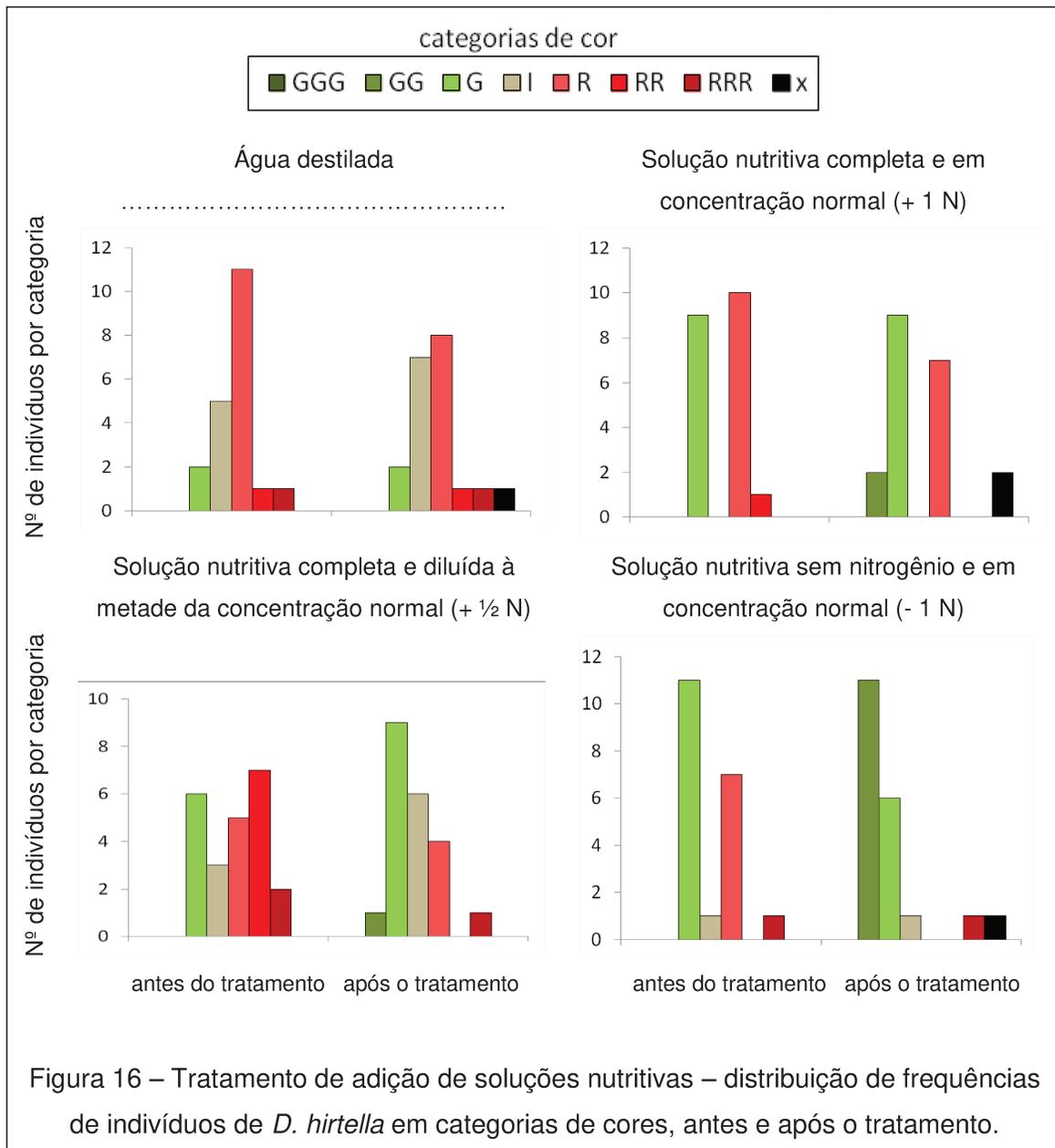
Dos 20 indivíduos tratados com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) completa e em concentração normal (+ 1 N), seis (30%) sofreram mudança de coloração para o verde, 12 (60%) não sofreram alteração visível e dois (10%) morreram. A mudança verificada na coloração em função da adição da solução nutritiva foi significativa ($G = 8,3$; $p < 0,005$).

Dos 20 indivíduos tratados com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) completa e diluída à metade da concentração normal (+ ½ N), 11 (55%) sofreram mudança de coloração para o verde e nove (45%) não sofreram alteração visível. A mudança verificada na coloração em função da adição da solução nutritiva foi significativa ($G = 26,2$; $p < 0,0005$).

Dos 20 indivíduos tratados com solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) sem nitrogênio e em concentração normal (- 1 N), 14 (70%) sofreram mudança de coloração para o verde, cinco 5 (25%) não sofreram alteração visível e um (5%) morreu. A

mudança verificada na coloração em função da adição da solução nutritiva foi significativa (G = 50,7; p < 0,0005).

A figura 16 mostra quantas plantas havia em cada categoria antes e após os experimentos de adição de soluções, evidenciando a tendência na coloração em passar de vermelho para tons esverdeados com a adição das soluções nutritivas, especialmente nas soluções com teor baixo ou nulo de compostos nitrogenados.



3 – CARACTERÍSTICAS DAS PLANTAS E NÚMERO DE PRESAS

As plantas vermelhas capturaram em média $1,5 \pm 0,8$ presas, as intermediárias $0,4 \pm 0,7$ enquanto as verdes não apresentaram presas visíveis. O teste Mann-Whitney revelou diferença significativa entre o número de presas capturadas por plantas vermelhas e intermediárias ($U = 546,5$; $p < 0,001$) (Fig. 17, A).

O tamanho médio de *D. hirtella* na Serra do Cipó foi de $20,8 \pm 5,9$ mm de diâmetro, com amplitude de variação entre 10 e 33mm. Os indivíduos vermelhos apresentaram-se com diâmetros médios de $14,9 \pm 2,5$ mm, os intermediários de $20,5 \pm 4$ mm, enquanto que os verdes de $27 \pm 3,4$ mm, tendo sido a diferença entre eles significativa (ANOVA gl = 2; $F = 64,4$; $p < 0,001$). Em todas as comparações par a par as médias dos tamanhos dos diferentes padrões de coloração foram significativamente diferentes, com as plantas vermelhas menores que as intermediárias (Holm-Sidak $t = 5,3$; $p < 0,001$) e que as verdes (Holm-Sidak $t = 11,3$; $p < 0,001$), e as intermediárias tendo sido menores que as verdes (Holm-Sidak $t = 6,1$; $p < 0,001$) (Fig. 17, B).

As plantas vermelhas apresentaram em média $99,3 \pm 16,4$ tricomas por folha, as intermediárias em média $116,9 \pm 16,5$ enquanto as verdes em média $107,4 \pm 26,2$. Houve diferença no número médio de tricomas com relação ao padrão de coloração (ANOVA gl = 2; $F = 3,8$; $p = 0,028$). Plantas com coloração intermediária apresentaram maior número de tricomas que plantas vermelhas (Holm-Sidak $t = 2,8$; $p = 0,023$), mas nos pares vermelha-verde (Holm-Sidak $t = 1,3$; $p = 0,21$) e intermediária-verde (Holm-Sidak $t = 1,5$; $p = 0,262$) a diferença não foi significativa (Fig. 17, C). Desse modo não foi encontrado um padrão que associe o número de presas capturadas ao número de tricomas existentes por folha.

Plantas vermelhas apresentaram em média $26,2 \pm 6$ tricomas funcionais por folha, enquanto que as intermediárias apresentaram em média $3,9 \pm 4,5$ e plantas verdes em média $2,6 \pm 4,2$. Essas diferenças foram significativas (Kruskal-Wallis $H = 40,7$; $p < 0,001$). Nas comparações par a par o teste de Tukey mostrou que os indivíduos vermelhos têm maior número de tricomas funcionais (vermelhas-intermediárias $q = 6,8$; $p < 0,05$; vermelhas-verdes $q = 8,5$; $p < 0,05$), não havendo diferença na comparação entre intermediárias e verdes ($q = 1,7$; $p > 0,05$) (Fig. 17, D).

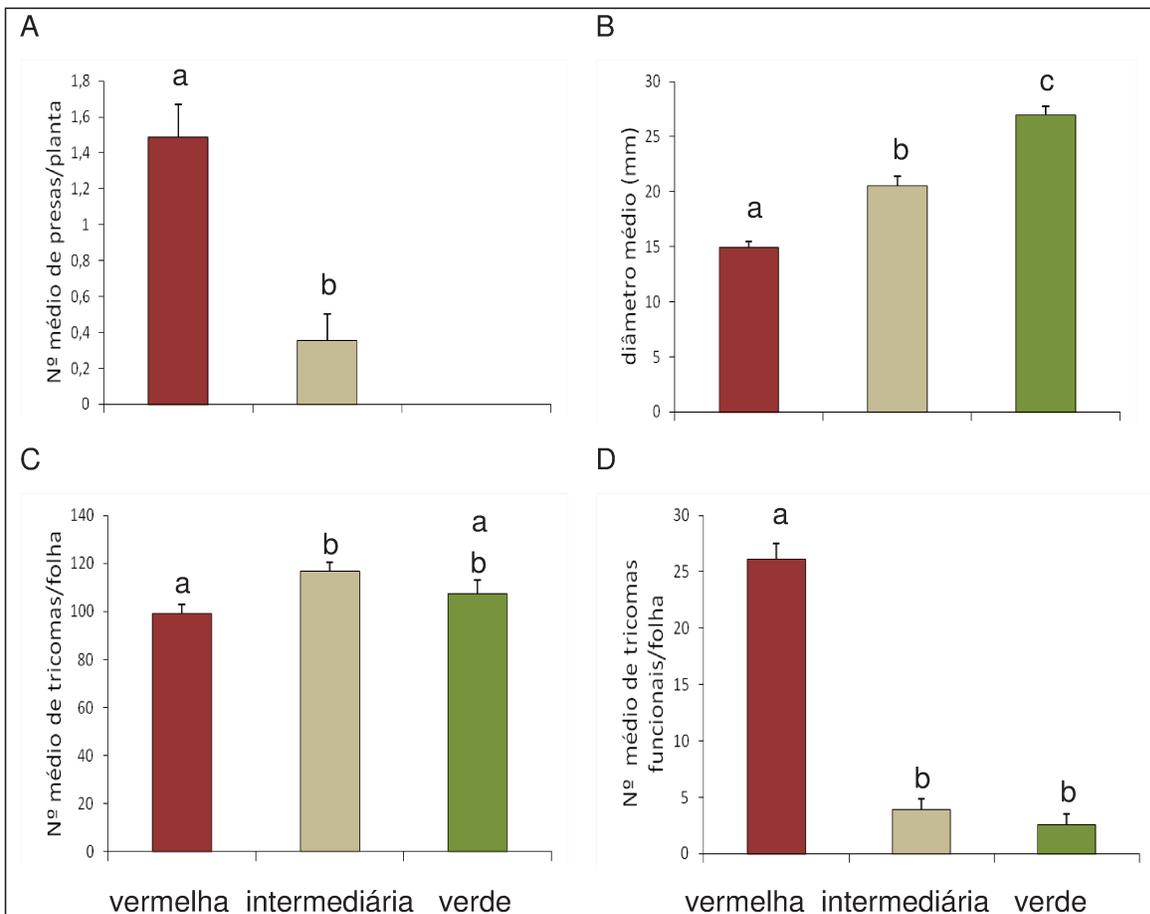


Figura 17 – Diferenças de taxa de captura, morfológicas e funcionais em *D. hirtella* vermelhas, intermediárias e verdes. Com barras de erro padrão.

(A) Número médio de presas encontradas em *D. hirtella* vermelhas, intermediárias e verdes. Obs: nenhuma presa foi observada em plantas verdes.

(B) Diâmetro médio de *D. hirtella* vermelhas, intermediárias e verdes - planta seca (mm).

(C) Número médio de tricomas em uma folha de tamanho médio de *D. hirtella* vermelhas, intermediárias e verdes.

(D) Número médio de tricomas funcionais (com gotas de mucilagem) em uma folha de tamanho médio de *D. hirtella* vermelhas, intermediárias e verdes.

4 – INFLUÊNCIA DA COR NA CAPTURA DE PRESAS

Simulacros vermelhos capturaram significativamente maior quantidade de presas do que simulacros verdes ($t = 1,8$; $p = 0,04$). Os simulacros de *D. hirtella* de coloração vermelha capturaram 293 presas com $9,8 \pm 4,9$ presas por simulacro e densidade de $183,9 \pm 6,1$ presa/100cm². Por sua vez, os verdes capturaram 226 presas com $7,5 \pm 4,7$ presas por simulacro e densidade de $141,9 \pm 5,6$ presas/100cm². As armadilhas transparentes de chão capturaram 793 presas, em média $66,1 \pm 21,2$ presas por armadilha, com densidade de $42,6 \pm 1,2$ presas/100cm². Já as armadilhas transparentes aéreas capturaram 174 presas, em média $14,5 \pm 4,4$ presas por armadilha, com densidade de $1,3 \pm 0,05$ presa/100cm² (Fig. 18).

O teste G mostrou diferença significativa no número de animais capturados/100 cm² entre todos os pares de armadilhas comparadas: vermelha – chão ($G = 95$; $p < 0,001$), verde – chão ($G = 56,4$; $p < 0,001$), vermelha – aérea ($G = 241,6$; $p < 0,001$), verde – aérea ($G = 183,9$; $p < 0,001$) e chão – aérea ($G = 49,3$; $p < 0,001$), sendo que os simulacros tiveram sempre maior número de capturas que as armadilhas transparentes e que as armadilhas de solo capturaram mais que as aéreas.

A figura 19 mostra os grupos e morfotipos capturados em cada tipo de armadilha, respectivamente: Collembola G (morfotipo de Collembola de tamanho grande), Collembola M (morfotipo de Collembola de tamanho médio), Collembola P (morfotipo de Collembola de tamanho pequeno), Orthoptera, Lepidoptera, Araneae, Acarina, Diptera, Formicidae, Hymenoptera, Heteroptera, Coleoptera, Psocoptera e Thysanoptera.

Com relação ao que foi capturado pelos simulacros (vermelhos e verdes) e pelas armadilhas (de chão e aérea) houve diferença significativa na captura de Collembola P ($G = 139,8$; $p < 0,001$), Collembola M ($G = 131,3$; $p < 0,001$), Collembola G ($G = 12,5$; $p < 0,001$), Araneae ($G = 6,5$; $p < 0,025$), Formicidae ($G = 7,8$; $p < 0,01$), Lepidoptera ($G = 4,03$; $0,01 < p < 0,05$), e Coleoptera ($G = 5,6$; $p < 0,025$), com os simulacros capturando mais que as armadilhas transparentes, e Thysanoptera ($G = 4,03$; $0,01 < p < 0,05$), com as armadilhas transparentes capturando mais que os simulacros. Já a captura de Diptera ($G = 3,7$; $0,05 < p < 0,1$), Acarina ($G = 0,001$; $p > 0,975$), Orthoptera ($G = 1,3$; $0,25 < p < 0,3$), Hymenoptera ($G = 1,6$; $0,1 < p < 0,25$), Heteroptera ($G = 0,7$; $0,5 < p < 0,7$) e Psocoptera ($G = 0,3$; $0,5 < p < 0,7$) não foi significativamente diferente entre simulacros e armadilhas transparentes.

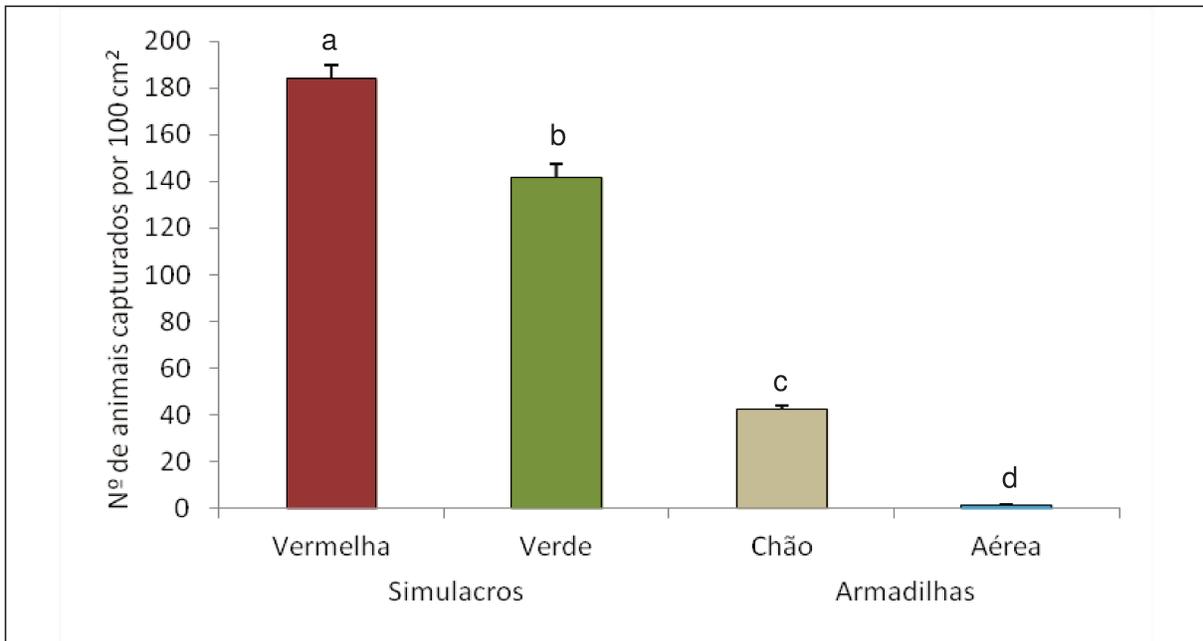


Figura 18 – Densidade média de presas capturadas (presas/100cm²) nos simulacros vermelho e verde e nas armadilhas de chão e aéreas. Com barras de erro padrão.

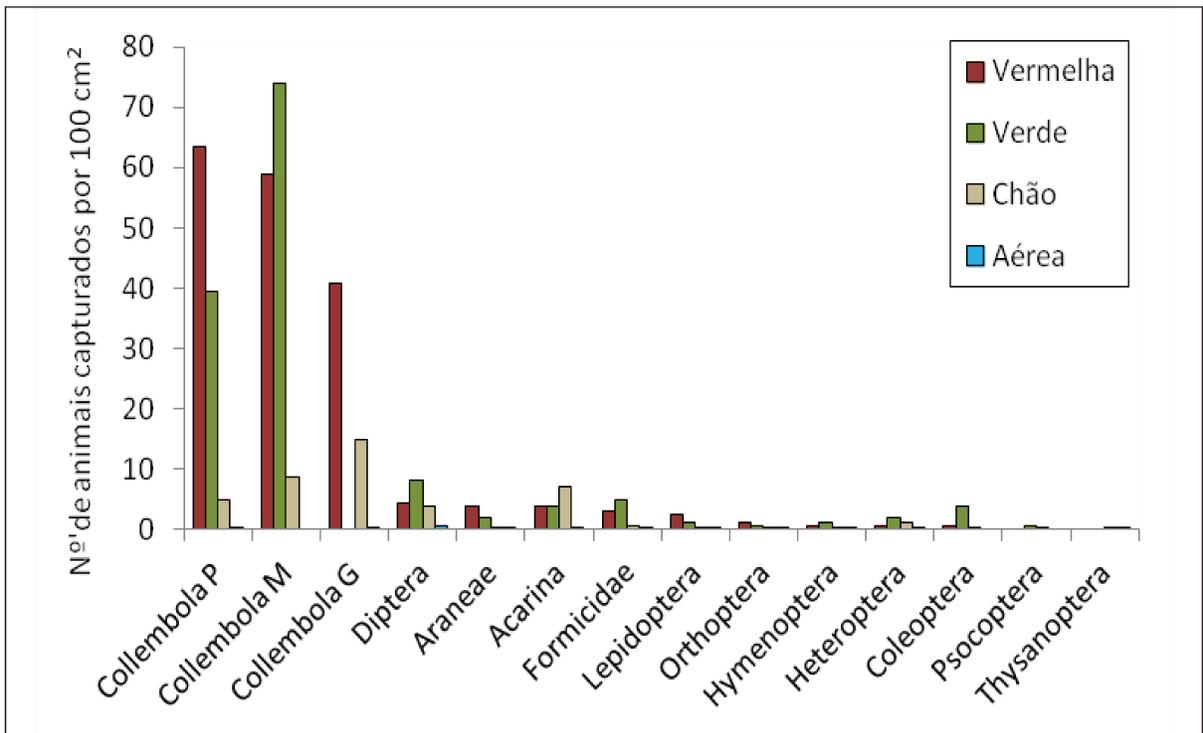


Figura 19 – Número de animais de cada grupo capturados em cada tipo de simulacro (vermelhos e verdes) e de armadilha (de chão e aéreas).

P = pequeno; M = médio; G = grande (em referência aos morfotipos de Collembola).

Com relação ao que foi capturado pelos simulacros vermelhos e verdes percebe-se que simulacros vermelhos capturaram mais Collembola G do que os simulacros verdes (65 contra zero indivíduos) e mais Collembola P do que os simulacros verdes ($G = 8,9$; $p < 0,005$); enquanto simulacros verdes capturaram mais Coleoptera do que os simulacros vermelhos ($G = 4$; $0,01 < p < 0,05$). Já a captura de Collembola M ($G = 2,7$; $0,05 < p < 0,1$), Orthoptera ($G = 0,3$; $0,5 < p < 0,7$), Lepidoptera ($G = 0,7$; $0,25 < p < 0,5$), Araneae ($G = 1$; $0,3 < p < 0,5$), Diptera ($G = 1,8$; $0,1 < p < 0,2$), Formicidae ($G = 0,7$; $0,25 < p < 0,5$), Hymenoptera ($G = 0,3$; $0,5 < p < 0,7$) e Heteroptera ($G = 1,1$; $0,25 < p < 0,3$) não foi significativamente diferente entre simulacros vermelhos e verdes. Os simulacros capturaram o mesmo número em Acarina (seis contra seis indivíduos capturados), apenas um Psocoptera (simulacro verde) e não capturaram Thysanoptera.

5 – ANÁLISE DA RAZÃO ISOTÓPICA FOLIAR

A análise dos isótopos de nitrogênio foi efetuada a partir de 18 amostras de tecido vegetal, sendo seis amostras para cada cor de planta, e 18 amostras de solo, estas pareadas com as amostras de tecido vegetal. A referida análise forneceu os valores encontrados na tabela 1.

Tabela 1 – Quantidades médias de nitrogênio total e de nitrogênio 15, em amostras de plantas de três cores e em amostras de solos subjacentes a cada planta.

	<u>Nitrogênio total (μg)</u>		<u>Nitrogênio 15 (‰)</u>	
	Planta	Solo	Planta	Solo
Vermelha	23,8 \pm 4,3	97,48 \pm 31,91	-2,09 \pm 0,59	0,57 \pm 0,29
Intermediária	25,73 \pm 6,84	63,67 \pm 5,87	-1,08 \pm 0,64	1,28 \pm 0,43
Verde	34,10 \pm 10,49	92,98 \pm 22,22	-1,10 \pm 0,45	1,59 \pm 0,70
Total	27,88 \pm 8,53	84,71 \pm 26,32	-1,42 \pm 0,72	1,15 \pm 0,64

Para *D. Hirtella*, observou-se que tanto a cor, quanto o tipo de solo em que a planta cresce, quanto a interação entre esses dois fatores não explicam a quantidade de nitrogênio total encontrada nos tecidos vegetais dos três tipos de plantas estudadas (vermelhas, intermediárias e verdes, Tabela 2). Mesmo ao realizar uma versão alternativa

desta ANCOVA, retirando o possível efeito da interação entre solo e cor, a quantidade de nitrogênio total mostrou não se relacionar significativamente tanto com a cor ($F = 3$; $p = 0,085$) quanto com o solo ($F = 0,1$; $p = 0,742$).

Já as quantidades nitrogênio 15 presentes nas plantas mostraram relação significativa com a cor (Tab. 2). Na comparação das quantidades médias de ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) entre as três cores de plantas, o teste complementar de Tukey mostrou diferença significativa entre os pares vermelha - intermediária ($q = 34,4$; $p = 0,02$) e verde - vermelha ($q = 34,3$; $p = 0,023$), com vermelhas apresentando significativamente menor $\delta^{15}\text{N}$ que intermediárias e verdes. O tipo de solo em que a planta cresce, assim como a interação entre cor e solo, não explicam a $\delta^{15}\text{N}$ encontrada nos tecidos vegetais dos três grupos de cores das plantas estudadas.

Tabela 2 – Comparação através de ANCOVA das quantidades de nitrogênio total (N total) e nitrogênio 15 (^{15}N) presentes nas plantas: relação com a cor da planta e com o solo subjacente. A linha em negrito destaca a relação existente entre o ^{15}N e a cor de *D.*

hirtella

		SQ	GL	MQ	F	p
N total	Cor	164,6055	2	82,3027	1,289029	0,311092
	Solo	76,8287	1	76,8287	1,203294	0,294189
	Cor*Solo	103,5367	2	51,7684	0,810798	0,467433
	Erro	766,1837	12	63,8486		
^{15}N	Cor	2,099012	2	1,049506	4,30078	0,039056
	Solo	0,411890	1	0,411890	1,68789	0,218287
	Cor*Solo	1,290472	2	0,645236	2,64412	0,111836
	Erro	2,928324	12	0,244027		

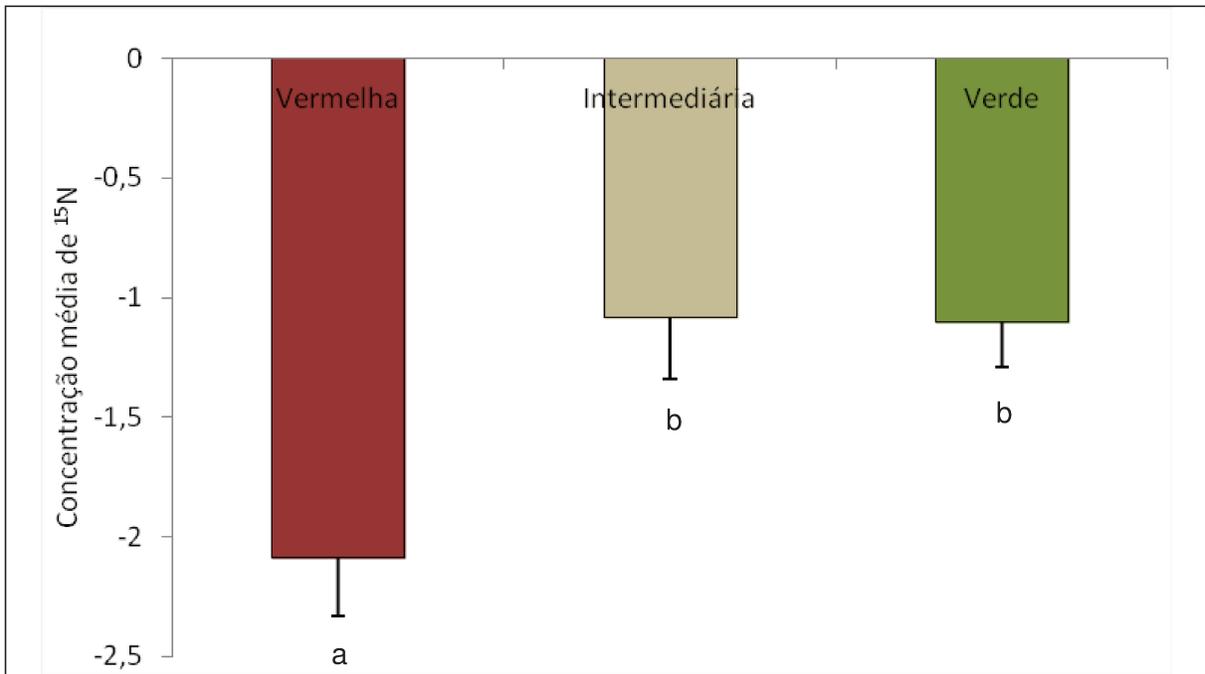
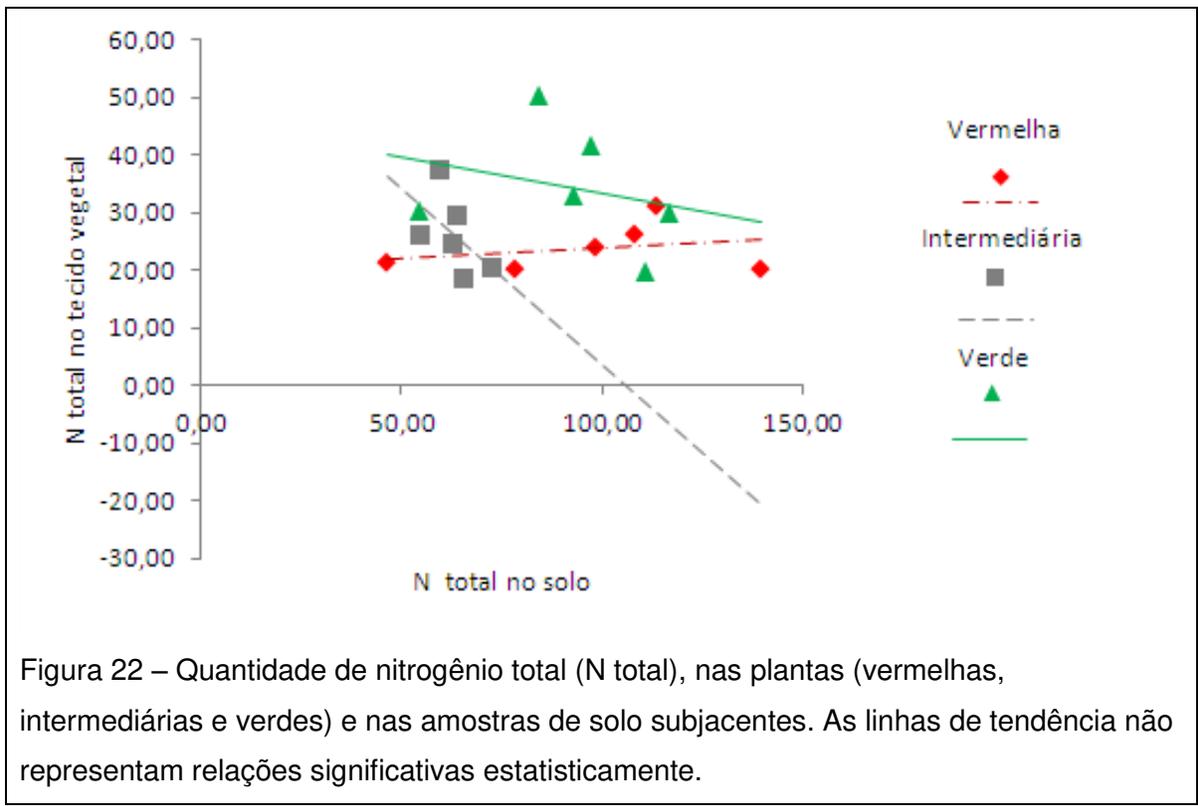
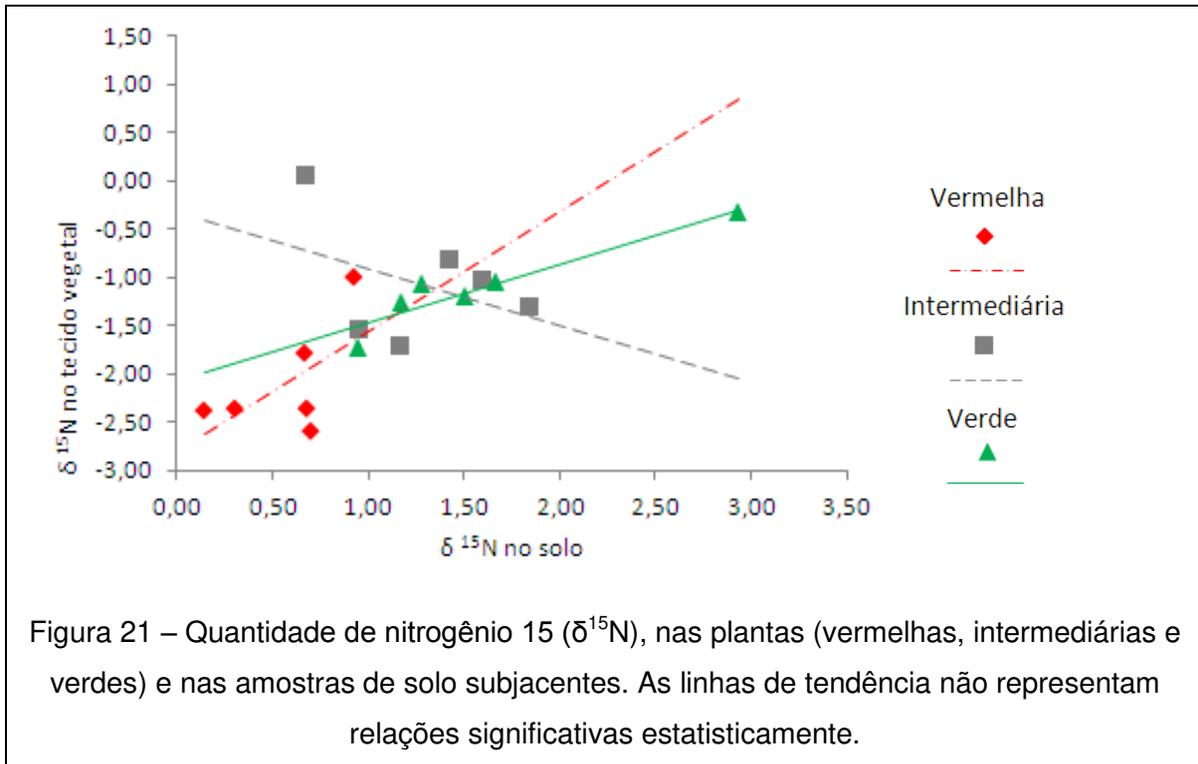


Figura 20 – Comparação em *D. hirtella* evidenciando as diferenças nas quantidades médias de nitrogênio 15 presentes em plantas vermelhas (a) quando comparadas a plantas intermediárias e verdes (b). Com barras de erro padrão).



IV – DISCUSSÃO

1 – INFLUÊNCIA DE EXPOSIÇÃO AO SOL E DE SOMBREAMENTO NA COLORAÇÃO

A contagem de plantas nos dois tipos de áreas (de solo escuro e gramíneas altas comparado ao solo arenoso e exposto ao sol) mostrou que indivíduos vermelhos estavam muito mais frequentemente expostos ao sol e os verdes sob a sombra. Os experimentos com sombreamento e exposição mostraram a plasticidade da coloração em *D. hirtella* com plantas vermelhas expostas tornando-se de esverdeadas a verdes quando sombreadas e com plantas verdes sombreadas tornando-se de avermelhadas a vermelhas, geralmente com injúria ou morte, quando expostas ao sol, confirmando a tendência notada inicialmente nas contagens.

Esses resultados podem ser explicados por uma das funções das antocianinas ser relacionada à proteção do sistema fotossintético contra os efeitos oxidativos gerados pelo fotoestresse, minimizando a ação da fotodegradação e da fotoinibição crônica através do efeito antioxidante desses pigmentos *in vivo* (Croteau *et al.* 2000; Hughes 2000; Steyn *et al.* 2002; Kämäräinen *et al.* 2003). A injúria sofrida pelas plantas verdes que foram expostas provavelmente se deu pela baixa quantidade de antocianinas presente nos tecidos desses indivíduos e pela velocidade inadequada de produção desses pigmentos em relação a uma exposição súbita ao sol, tornando-as muito susceptíveis ao fotoestresse (Hughes 2000; Steyn *et al.* 2002). Já as plantas vermelhas que não estavam mais expostas à luz tão intensa diminuiram a produção de antocianinas muito provavelmente devido ao efeito filtrante desse pigmento na luz solar (Hughes 2000; Steyn *et al.* 2002), já que em condições de sombreamento a luz se torna um limitante da fotossíntese (Givnish *et al.* 1984).

Assim esse primeiro experimento respondeu uma parte da primeira hipótese proposta, confirmando a plasticidade da coloração de *D. hirtella* em resposta a alterações na luminosidade do habitat em que se encontra, e indicando que a variação de coloração observada em *D. hirtella* na área estudada é fortemente relacionada com o local e a luminosidade.

2 – INFLUÊNCIA DA ADIÇÃO DE NITROGÊNIO AO SUBSTRATO SOBRE A COR DE DROSERAS

O segundo experimento mostrou que houve alteração da coloração após a adição das soluções nutritivas, e a tendência foi de mudança de cor vermelha para verde, conforme esperado. Esses resultados também parecem reforçar a questão da distribuição das plantas, já que a maioria das plantas verdes estava na área de solo escuro, supostamente mais ricos. Isso mostra que a adição de nutrientes pode afetar sensivelmente a coloração (Ichiishi *et al.* 1999) e que, se a coloração vermelha realmente funcionar como atrativo de presas, isso pode estar relacionado com a redução de investimento em carnivoría quando da adição de nutrientes inorgânicos no solo (Adamec 2002; Ellison & Gotelli 2002; Thorén *et al.* 2003).

No entanto as maiores diferenças foram notadas principalmente nos tratamentos com a solução de Hoagland e Arnon (1950) sem nitrogênio e com a solução à metade da concentração. Não era esperado que a solução sem nitrogênio promovesse alteração de cor, ou mesmo que a solução completa de nitrogênio gerasse a menor alteração de cor entre as soluções aplicadas, então é possível que não haja relação direta entre a disponibilidade de nitrogênio no solo e a coloração da planta. Mas aparentemente a adição de um complexo nutritivo como o de Hoagland e Arnon (1950) é capaz de gerar algumas mudanças de cor em determinadas combinações e concentrações, assim como o meio básico de Murashige e Skoog (1962) no trabalho de Ichiishi e colaboradores (1999). As mudanças observadas também podem ser resultado da adição de outros nutrientes presentes na solução, como por exemplo, o fósforo que é frequentemente escasso em substratos em que Droseras vivem (Adamec 1997, 2002). É interessante notar, por exemplo, que Ichiishi e colaboradores, em seu trabalho de 1999, demonstraram que *Drosera spathulata* tende a ficar maior e de coloração verde quando cresce no meio de cultura completo (meio básico de Murashige e Skoog, 1962) e tende a ficar menor e vermelha quando cresce em meio sem macronutrientes. Outro ponto interessante é que algumas espécies de plantas carnívoras podem reduzir seu crescimento e até mesmo morrerem em solos muito enriquecidos (Adamec 1997), o que talvez explique as maiores variações de coloração com as soluções contendo menores concentrações de nitrogênio.

Desse modo foi possível notar que a adição de nutrientes ao solo promoveu alterações na coloração de *D. hirtella*, mas elas podem não estar diretamente

relacionadas com o nitrogênio, podendo ser resultado da disponibilidade/indisponibilidade de outros nutrientes devido por exemplo, ao pH do solo (Adamec 1997).

3 - CARACTERÍSTICAS DAS PLANTAS E NÚMERO DE PRESAS

O terceiro experimento mostrou que, embora plantas vermelhas, intermediárias e verdes não tenham diferido na quantidade média de tricomas por folha e que plantas verdes tenham um diâmetro significativamente maior do que os outros dois tipos, plantas vermelhas capturaram significativamente mais presas do que plantas intermediárias e verdes. A maior atração/captura de presas por indivíduos vermelhos pode ser efeito da maior atração devido à coloração (Ichiishi *et al.* 1999; Schaefer & Ruxton 2008); ou ao fato de que plantas vermelhas apresentaram maior número de tricomas funcionais (tricomas com gotas de mucilagem) do que os outros tipos (Joel *et al.* 1985; Piliackas 1989; Zamora *et al.* 1998; Thorén *et al.* 2003).

A maior quantidade de gotas de mucilagem nas plantas vermelhas pode estar relacionada não só com maior atratividade associada às percepções química e de padrões de absorção/ reflexão do UV (Joel *et al.* 1985; Piliackas 1989), mas também a uma maior capacidade de captura pelo simples fato de que quanto mais mucilagem produz, mais eficaz se torna a armadilha adesiva (Zamora *et al.* 1998; Thorén *et al.* 2003). Isso é condizente também com o que alguns autores já comprovaram sobre as condições de luz, e, portanto de fotossíntese, serem determinantes na produção da mucilagem (Zamora *et al.* 1998; Benzing 2000 *apud* Ellison & Gotelli 2009). Como a mucilagem é um composto carbônico secundário, só é produzida quando as necessidades de carbono da planta já foram supridas, ou seja: mucilagem é produzida quando a luz não é limitante e a fotossíntese é eficiente (Zamora *et al.* 1998; Benzing 2000 *apud* Ellison & Gotelli 2009). O diâmetro maior das plantas verdes pode ser relacionado à condição de sombreamento a que essas plantas estão geralmente sujeitas, necessitando de uma maior superfície de recepção de luz solar para que a fotossíntese seja eficiente, assim como as plantas vermelhas podem ser menores por estarem totalmente expostas ao sol, aparentemente necessitando inclusive de uma grande quantidade de antocianinas para se proteger do fotoestresse (Steyn *et al.* 2002). Outro fator que pode estar afetando o tamanho e as cores das plantas, mencionado no tópico anterior, retoma a questão da disponibilidade de nutrientes para a planta, como mostrado pelo experimento de Ichiishi e colaboradores

(1999), em que *D. spathulata* ficaram maiores e mais verdes com a adição principalmente de compostos de cálcio e potássio.

Assim, as diferenças morfológicas corresponderam de um modo geral ao esperado em uma situação em que modificações para a captura de presas seriam mais importantes para plantas vermelhas (melhor custo benefício devido à grande exposição ao sol – Givnish *et al.* 1984), enquanto modificações para favorecer a fotossíntese seriam mais importantes para as verdes (mais encontradas em ambientes sombreados), tendo as plantas de coloração intermediária ficado quase sempre com características intermediárias às de plantas verdes e vermelhas.

4 - INFLUÊNCIA DA COR NA CAPTURA DE PRESAS

No quarto experimento, observou-se que os simulacros com tanglefoot® capturaram presas em uma densidade maior do que as armadilhas transparentes de chão e aéreas. O tipo de animal capturado por simulacros e armadilhas transparentes foi significativamente diferente em oito dos 14 grupos considerados, sendo que em sete dos 8 grupos com diferença significativa, a captura foi maior nos simulacros, mostrando que a forma ou a imagem da planta, em si, já exerce alguma atração sobre as presas em potencial.

A maior densidade de presas capturadas foi observada nos simulacros vermelhos, seguida pelos simulacros verdes, pelas armadilhas transparentes de solo e por fim pelas armadilhas transparentes aéreas. Isso confirma a expectativa de que plantas vermelhas capturaram mais presas do que as verdes. É interessante notar que, em termos de grupos capturados, os simulacros vermelhos capturaram mais Collembolas (dos morfotipos grande e pequeno) e simulacros verdes capturaram mais Coleoptera, enquanto os outros grupos tiveram taxas de captura estatisticamente não diferentes para os dois tipos de simulacro. No entanto, enquanto o número total de Collembolas capturados pelos dois simulacros chegou a 441 indivíduos, o total de Coleoptera foi de apenas sete indivíduos, o que permite inferir a importância de Collembola para a suplementação nutricional de *Droseras* na área estudada.

A maior captura de presas em armadilhas artificiais vermelhas, somada à maior captura de presas em plantas vermelhas, é condizente tanto com as expectativas de que *D. hirtella* de cor vermelha atrairiam mais presas do que as de cor verde, quanto com o

que foi encontrado nos experimentos de Schaefer e Ruxton (2008), que constataram que a coloração vermelha em *Nepenthes ventricosa* (no experimento em questão a coloração foi adicionada artificialmente) aumentou a taxa de captura total de presas, sendo que o principal motivo parece ser o aumento da distinção pelas presas entre a planta e o plano de fundo (Chittka & Waser 1997). A coloração vermelha pode ser uma característica adaptativa para plantas carnívoras, já que o uso dessa sinalização visual pode aumentar seu sucesso de forrageamento (Ichiishi *et al.* 1999; Schaefer & Ruxton 2008).

O conjunto dos resultados deste experimento e do experimento anterior comprova a hipótese de que as plantas vermelhas atraem/capturaram mais presas do que as plantas verdes. No entanto o solo em que se encontram não é necessariamente mais pobre em nitrogênio do que o solo das verdes, dados os resultados da adição de soluções do segundo experimento. O fato de indivíduos de *D. hirtella* vermelhos capturarem mais presas seria ainda muito importante, embora esse fator não tenha sido verificado neste estudo, no caso de baixa absorção dos nutrientes presentes por condições adversas do solo, como pH baixo (Chandler & Anderson 1976; Adamec 1997, 2002), que pode ser provocado pela decomposição anóxica de matéria orgânica no terreno alagado.

5 – ANÁLISE DA RAZÃO ISOTÓPICA FOLIAR

As análises de ^{15}N , referentes ao quinto experimento, apresentaram resultados inesperados com relação à quarta hipótese de trabalho. Esperava-se que plantas vermelhas apresentassem maior $\delta^{15}\text{N}$ que plantas verdes e intermediárias, devido ao maior número de presas capturadas por plantas vermelhas e pelo fato de o ^{15}N ser cumulativo na cadeia alimentar (Dawson *et al.* 2002; Post 2002; West *et al.* 2006). No entanto, não houve qualquer relação significativa entre o nitrogênio presente nas plantas com o nitrogênio presente nas amostras subjacentes de solo. A quantidade de nitrogênio total nas plantas não se relaciona com o solo nem com as cores. A relação da quantidade de ^{15}N nas plantas com a sua cor, a única relação que apresentou diferença significativa, também foi inesperada, mas o dado de que as plantas vermelhas apresentam menor quantidade de N^{15} do que plantas verdes e intermediárias não parece coerente com o maior número de presas capturado por plantas vermelhas.

É possível, no entanto, que as plantas vermelhas apresentem um sistema radicular menos desenvolvido e/ou menos eficiente do que o de plantas verdes e intermediárias, pelos fatos: de as plantas carnívoras possuírem em geral um sistema radicular menos desenvolvido do que as plantas não carnívoras ao redor, suportando ainda assim condições mais adversas (Adamec 1997; 2002); e de as plantas vermelhas suportarem um estresse adicional devido à maior exposição ao sol e às maiores variações de temperatura e umidade sofridas por estarem num substrato mais arenoso e exposto (Adamec 1997, 2002; Adlassnig *et al.* 2005). Esses fatores talvez sejam responsáveis pelo menor acúmulo de ^{15}N em plantas vermelhas, já que o maior período de estresse hídrico possivelmente sofrido pelas plantas vermelhas (por apresentarem pouca cobertura vegetal que diminua o processo de evaporação da água da planta e mesmo do solo) pode levar a uma taxa anual de fotossíntese menor em plantas vermelhas do que em verdes, consequentemente acumulando menor quantidade de ^{15}N . (Martinelli *et al.* 2009)

Outro fator que pode estar interferindo no padrão de ^{15}N encontrado nas folhas de *D. hirtella* é o comprimento das raízes de plantas verdes e vermelhas, pois o ^{15}N se acumula mais nas camadas mais profundas do solo (Martinelli *et al.* 2009) e que, já que plantas verdes são normalmente maiores que vermelhas, é possível que suas raízes atinjam uma profundidade maior.

Por último, observando-se as inclinações das linhas formadas nas relações entre a quantidade de ^{15}N entre planta e solo (III – Resultados, figura 21), nota-se que a reta de regressão das plantas vermelhas tem uma inclinação maior, o que pode indicar um ganho maior do que o das plantas verdes e intermediárias em relação à concentração de ^{15}N no solo. Esse (possível) maior aporte deve corresponder à maior captura de presas por parte das plantas vermelhas quando comparadas a plantas das outras duas cores. Isso é coerente com os resultados das contagens de número de presas, que mostram que as plantas vermelhas capturaram significativamente mais presas do que verdes e intermediárias.

Assim, embora a quarta hipótese tenha se mostrado diferente do esperado, de um modo geral, parece haver uma tendência, que precisa ser confirmada através de outros experimentos, de maior concentração de ^{15}N em plantas vermelhas proporcionalmente às quantidades desse isótopo nas outras colorações de plantas e no solo.

V – CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo, conforme mencionado na introdução, foi baseado em duas grandes questões, que contemplaram quatro hipóteses. Foram concebidos e realizados cinco blocos de experimentos na tentativa de responder essas questões e verificar as hipóteses.

A primeira questão referia-se ao padrão de cor encontrado em campo e a alguns fatores que poderiam estar influenciando-o.

O primeiro experimento, que verificou o efeito da exposição solar e do sombreamento, mostrou uma forte relação da cor de *D. hirtella* com o nível de exposição solar e uma grande plasticidade dessa espécie para variar a coloração de acordo com as condições de luminosidade. Esses dados reforçam o efeito protetor da coloração contra os efeitos nocivos do excesso de luz solar mencionados na bibliografia, tanto pelos danos causados às plantas verdes, quanto à tendência de as plantas vermelhas para ficarem verdes quando cobertas, indicando que a quantidade inicial do pigmento possivelmente estaria limitando a fotossíntese em condições de sombreamento (Croteau *et al.* 2000; Hughes 2000; Steyn *et al.* 2002; Kämäräinen *et al.* 2003). Assim, a primeira hipótese, de que *D. hirtella* mais expostas ao sol provavelmente sejam mais frequentemente vermelhas, enquanto as menos expostas sejam mais frequentemente verdes, foi comprovada, sendo a cor vermelha provavelmente é uma forma de proteção contra raios UV.

O segundo experimento mostrou, através da adição de nutrientes, que os nutrientes disponíveis para a planta podem interferir na coloração da planta, mas de uma forma mais lenta que a observada com relação aos efeitos da luz solar. As mudanças observadas durante o período de dois meses do experimento não parecem estar relacionadas à adição de nitrogênio, mas principalmente dos outros componentes da solução de Hoagland e Arnon (1950). Desse modo, a segunda hipótese foi parcialmente comprovada, pois se esperava que *D. hirtella* em áreas de solos mais pobres (com menos nitrogênio) fossem mais frequentemente vermelhas, enquanto que *D. hirtella* em áreas de solos mais férteis (com mais nitrogênio) fossem mais frequentemente verdes. A cor, então, seria resposta à deficiência de nutrientes disponíveis no solo, mas não necessariamente à deficiência de nitrogênio (Ichiishi *et al.* 1999).

A segunda questão era relacionada à atratividade das formas extremas (plantas verdes e vermelhas) encontradas em campo.

No terceiro experimento foi possível verificar que plantas vermelhas capturaram mais presas do que plantas verdes e intermediárias, apesar de plantas vermelhas serem menores. No entanto não ficou claro se a maior taxa de captura foi devida à coloração ou à quantidade de mucilagem, pois plantas vermelhas apresentaram número significativamente maior de tricomas com gotas de mucilagem.

O quarto experimento mostrou que simulacros vermelhos exerceram maior atração sobre presas em potencial do que simulacros verdes, e que Collembola, o grupo mais capturado pelos simulacros, deva ser importante para a suplementação nutricional de *Drosera* na área de estudo (o que pode ser comparado à revisão de Ellison & Gotelli, 2009, com 13 estudos de *Drosera*, em que Collembola é o segundo grupo mais capturado).

A terceira hipótese, em que se esperava que *D. hirtella* de cor vermelha atraíssem mais insetos do que as de cor verde, pois um maior número de presas capturadas seria importante em solos pobres em nitrogênio, foi parcialmente comprovada pelos terceiro e quarto experimentos. A atratividade da forma vermelha de *D. hirtella* foi verificada (Chittka & Waser 1997; Schaefer & Ruxton 2008)

Por fim, como mencionado acima, o quinto experimento não mostrou os resultados esperados para a quarta hipótese, em que se esperava que, se *D. hirtella* vermelhas deveriam acumular mais ^{15}N em seus tecidos do que as verdes por capturarem mais presas, enquanto as plantas verdes teriam mais nitrogênio total que as vermelhas por estarem em solos mais ricos em nitrogênio total. A quantidade de nitrogênio total não diferiu entre os três tipos de solo (arenoso das plantas vermelhas, intermediário das plantas intermediárias e escuro das plantas verdes) nem entre os três tipos de plantas. A quantidade de nitrogênio 15 também não diferiu entre os solos, mas diferiu entre as plantas, com *Droseras* vermelhas apresentando inesperadamente as menores quantidades. No entanto, ao observar o gráfico da figura 21 (III – Resultados), nota-se uma maior inclinação da reta formada pelas plantas vermelhas, indicando um maior ganho de nitrogênio 15 do que as outras duas formas de cor, sugerindo que novos estudos com o uso desse isótopo estável podem levar a uma melhor compreensão da dinâmica de uso de compostos nitrogenados pelas diferentes formas de cores encontradas para *D. hirtella*.

V – REFERÊNCIAS

- Albert, V.A., Williams, S.E.; Chase, M.W. (1992). **Carnivorous Plants: Phylogeny and Structural Evolution**. *Science*, 257: 1491-1495.
- Adamec L. (1997) **Mineral Nutrition of Carnivorous Plants: A Review**. *Botanical Review*, 63: 273-299.
- Adamec L. (2002) **Leaf Absorption of Mineral Nutrients in Carnivorous Plants Stimulates Root Nutrient Uptake**. *Botanical Review*, 63: 273-299.
- Adlassnig, W.; Peroutka, M.; Lambers, H. & Lichtscheidl, I. (2005). **The Roots of Carnivorous Plants**. *Plant and Soil*, 274: 127-140.
- Araújo, R.S.; Lemos, P.H.D.; Coser, T.S.; Nunes, J.A.; Delgado, M.N.; Monte, M.A.; Gusmão, E.P.; Araújo, J.S.; Rodrigues, I.M.C.; Guaçone, E.A.; & Meira Neto, J.A.A. (2007). **Plantas Carnívoras Ocorrentes na Cachoeira Sempre – Viva do Parque Estadual do Rio Preto (PERP), MG**. *Revista Brasileira de Biociências*, 5: 687-689
- Benzing, D.H. (2000). **Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation**. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Chase, M.W., Christenhusz, M.J.M., Sanders, D. & Fay, M.F. (2009). **Murderous Plants: Victorian Gothic, Darwin and Modern Insights into Vegetable Carnivory**. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 329-356.
- Chittka, L. & Waser, N.M. (1997). **Why Red Flowers Are Not Invisible to Bees**. *Israel Journal of Plant Sciences*, 45:169-183.
- Croteau, R.; Kutchan, T.M. & Lewis, N.G. (2000). **Natural Products (Secondary Metabolites)**. *In Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Rockville - American Society of Plant Physiologists, Chapter 24: 1250- 1268.
- Crowder, A.A., Pearson, M.C., Grubb, P.J. & Langlois, P.H. (1990). ***Drosera L.*** *Journal of Ecology*, 78: 233-267.
- Dawson, T.E.; Mambelli, S.; Plamboeck, A.H.; Templer, P.H. & Tu, K.P. (2002). **Stables Isotopes in Plant Ecology**. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 507-559.
- Ellison, A.M. & Gotelli, N.J. (2001). **Evolutionary Ecology of the Carnivorous Plants**. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 16: 623-629.
- Ellison, A.M. & Gotelli, N.J. (2002). **Nitrogen Availability Alters the Expression of Carnivory in the Northern Pitcher Plant *Sarracenia purpurea***. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 99: 4409-4412.

- Ellison, A.M. & Gotelli, N.J. (2009). **Energetics and the Evolution of Carnivorous Plants— Darwin’s ‘ Most Wonderful Plants in the World’**. Journal of Experimental Botany, 60: 19-42.
- Givnish, T.J.; Burkhardt, E.L.; Happel, R.E. & Weintraub, J.D. (1984). **Carnivory in the Bromeliad *Brocchinia reducta*, with a Cost/Benefit Model for the General Restriction of Carnivorous Plants to Sunny, Moist, Nutrient-Poor Habitats**. American Naturalist, 124: 479-497.
- Gotelli, N.J.; & Ellison, A.M. (2011). **Princípios de estatística em ecologia**. 1ª edição. Artmed, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.
- González-Gallego, J.; Sánchez-Campos, S. & Tuñón, M.J. (2007). **Anti-Inflammatory Properties of Dietary Flavonoids**. Nutrición Hospitalaria, 22: 287-93.
- Hoagland, D.R. & Arnon, D. I. (1950) **The water culture method for growing plants without soils**. Berkeley: California Agricultural Experimental Station, 347. Hughes, N.M. (2009). **The Photoprotective Role of Anthocyanin Pigments in Leaf Tissues**. ProQuest. Wake Forest University.
- Ichiishi, S.; Nagamitsu, T.; Kondo, Y.; Iwashina, T.; Kondo, K. & Tagashira, N. (1999). **Effects of Macro-components and Sucrose in the Medium on *in vitro* Red-color Pigmentation in *Dionaea muscipula* Ellis and *Drosera spathulata* Labill.** Plant Biotechnology, 16: 235-238.
- Joel, D. M.; Juniper, B. E. & Dafni, A. (1985). **Ultraviolet Patterns in the Traps of Carnivorous Plants**. New Phytologist, 101(4): 585-593.
- Martinelli, L.A.; Ometto, J.P.H.B.; Ferraz, E.S.; Victoria, R.L.; Carvalho, P.B. e Moreira, M.Z. (2009). **Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis**. 1ª edição. Oficina de Textos, São Paulo, São Paulo, Brasil. Capítulo 7.
- Murashige, T. & Skoog, F. (1962). **A Revised Medium for Rapid Growth and Bio Assays with Tobacco Tissue Cultures**. Physiologia Plantarum, 15: 473-497.
- Kämäräinen, T.; Jouko Uusitalo, J.; Jalonen, J.; Laine, K.; & Hohtola, A. (2003). **Regional and Habitat Differences in 7-methyljuglone Content of Finnish *Drosera rotundifolia***. Phytochemistry 63: 309-314.
- Piliackas, J. M.; Barbosa, L. M. & Barbosa, J. M. (1989). **Plantas carnívoras – Influência dos Fatores Bióticos e Abióticos**. Ecosistema, 14: 69-76.
- Pietropaolo J. & Pietropaolo P. (1997). **Carnivorous Plants of the World**. 2º Ed. Timber Press, Inc. Portland, Oregon, U.S.A.

- Robinson, D. (2001). **$\delta^{15}\text{N}$ as an Integrator of the Nitrogen Cycle**. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 16: 153-162.
- Rodrigues, M.; Carrara, L.A.; Faria, L.P. & Gomes, H.B. (2005). **Aves do Parque Nacional da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil**. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 326-338.
- Schaefer, H.M. & Ruxton, G.D. (2008). **Fatal Attraction: Carnivorous Plants Roll Out the Red Carpet to Lure Insects**. *Biology Letters*, 4: 153-155.
- Stable Isotope Facility (SIF). Department of Plant Sciences. One Shields Avenue, Mail Stop #1. University of California, Davis, California, 95616, USA.
<http://stableisotopefacility.ucdavis.edu/>
- StatSoft, Inc. (2007). *STATISTICA (data analysis software system)*, version 8.0.
www.statsoft.com.
- Systat Software, Inc. (2011). *Sigmaplot for Windows Version 12.0*. www.software.com.br
- Steyn, W.J.; Wand, S.J.E.; Holcroft, D.M. & Jacobs, G. (2002). **Anthocyanins in Vegetative Tissues: a Proposed Unified Function in Photoprotection**. *New Phytologist*, 155:349-361.
- Thorén, L.M.; Tuomi, J.; Kämäräinen, T. & Laine, K. (2003). **Resource Availability Affects Investment in Carnivory in *Drosera rotundifolia***. *New Phytologist*, 159: 507-511.
- West, J.B.; Bowen, G.J.; Cerling, T.E. & Ehleringer, J.R. (2006). **Stable Isotopes as One of Nature's Ecological Recorders**. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21: 408-414.
- Zamora, R.; Gómez, J.M. & Hódar, J.A. (1998). **Fitness Responses of a Carnivorous Plant in Contrasting Ecological Scenarios**. *Ecology*, 79: 1630-1644.
- Zar, J.H. (2010). **Biostatistical analysis**. 5th Ed. Pearson education, Inc., Upper Saddle River, New Jersey, USA.