

# Herbivoria em um gradiente de ambientes em floresta de terra firme da Amazônia Central

Camila de Toledo Castanho

## 1. INTRODUÇÃO

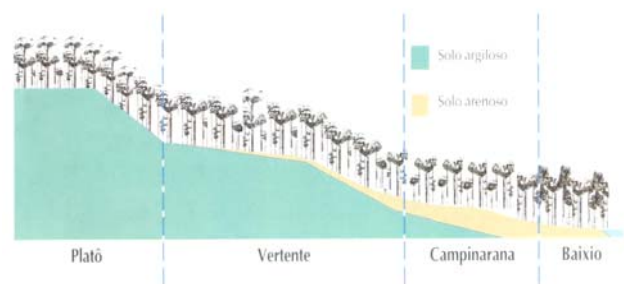
As interações entre herbívoros e plantas representam uma grande proporção das relações ecológicas entre espécies. A herbivoria reduz o crescimento e a reprodução das plantas, influenciando a competição e composição da comunidade (Coley, 1983). No entanto, as plantas desenvolveram uma série de mecanismos defensivos contra os herbívoros, incluindo defesas físicas (e.g. tricomas e espinhos) e químicas (e.g. compostos secundários tóxicos e redutores da digestibilidade) (Marquis & Braker, 1993).

A grande variedade de mecanismos de defesas das plantas gera questões acerca da natureza das pressões seletivas que influenciaram tal evolução (Coley, 1983). Uma das respostas poderia estar na disponibilidade dos nutrientes do solo, pois segundo Lüttge (1997), essa característica ambiental afeta a estrutura, longevidade e susceptibilidade das plantas à herbivoria. Sobre solos pobres em N e P, crescem plantas com folhas pequenas, rígidas e ricas em compostos secundários, tornando-se assim, mais protegidas da herbivoria. Por outro lado, plantas sobre solos mais férteis investem em folhas grandes, frágeis e com baixas concentrações de compostos secundários. Essa hipótese está contida na hipótese da disponibilidade de recursos (HDR) proposta por Coley *et al.* (1985), segundo a qual o crescimento das plantas é afetado não apenas pela disponibilidade de nutrientes, mas também de outros recursos, tais como luz e água. Em ambientes com disponibilidade restrita desses recursos, a taxa de crescimento é baixa e os compostos secundários são abundantes, diminuindo os níveis de herbivoria.

Solos muito arenosos em geral são pobres, pois a maior porosidade causa perda rápida de nutrientes por lixiviação. Por outro lado, as argilas são mais receptivas à agregação de cátions, devido principalmente ao conteúdo de matéria orgânica existente nesses solos (Fearnside & Leal-Filho, 2001). Se a proporção de areia que compõe o solo pode ser tomada como uma medida indireta de sua pobreza de nutrientes, é de se esperar que plantas que crescem sobre solos arenosos tendam a possuir folhas mais resistentes à herbivoria e com maior longevidade do que as plantas sobre solos argilosos.

A floresta de terra firme é o tipo de vegetação mais representativa da floresta amazônica. Ocorre nas partes mais altas do relevo, em áreas não sujeitas à inundação durante as chuvas ou nas cheias periódicas dos rios. Apesar de aparentemente homogênea numa vista aérea, compreende diferentes habitats (Vicentini, 2001). Podem ser reconhecidos na Amazônia Central, pelo menos quatro tipos de florestas de terra firme, definidas principalmente pelo tipo de solo e

relevo: platô, vertente, campinarana e baixio. Ocorrendo em solos areno-argilosos, a floresta de vertente está na transição entre o platô das partes mais altas, onde o solo é argiloso (Latossolo amarelo-álco), e a campinarana e o baixio, nas porções mais baixas, onde o solo é arenoso (podzóis e areias quartzosas) (Figura 1; Ribeiro *et al.*, 1999).



**Figura 1:** Esquema dos diferentes habitats presentes na floresta de terra firme da Amazônia Central. Fonte: Ribeiro *et al.*, 1999.

Segundo Oliveira (2001) muitas espécies de árvores são exclusivas de cada habitat da floresta de terra firme, existindo porém, algumas espécies com indivíduos distribuídos nessas diferentes formações. Essa heterogeneidade de ambientes favorece o estudo de variações intraespecíficas no grau de herbivoria em espécies de plantas, pois diferenças no grau de herbivoria são encontradas não somente entre espécies vegetais, mas também entre indivíduos da mesma espécie (Harbone, 1993).

O objetivo desse estudo foi testar a hipótese de disponibilidade de recursos, avaliando a predição de que a variação na herbivoria em um gradiente platô-campinarana em floresta de terra firme da Amazônia Central pode ser explicado por diferenças na proporção de areia.

## 2. MATERIAL & MÉTODOS

### 2.1. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na reserva 1501 (Km 41, 02°24'S e 58°52'O), Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF – INPA), 70 Km ao norte de Manaus, AM. A reserva abrange cerca de 10.000 ha de floresta de terra firme contínua, com um sistema de trilhas a cada 100m no sentido norte-sul e também leste-oeste. As altitudes variam entre 50-150 m acima do nível do mar e a temperatura média é de 26,7°C. A média anual de precipitação é de 2186 mm, sendo março e abril os meses mais chuvosos (com cerca de 300mm cada) e entre julho e setembro o período mais seco. O solo predominante é o latossolo amarelo (Lovejoy & Bierregaard, 1990).

## 2.2. COLETA DE DADOS

A coleta de dados foi realizada durante os dias 25 e 26 de julho de 2004. Foram escolhidas quatro espécies de plantas que ocorrem no platô, na vertente e na campinarana. Entre elas estão *Heliconia acuminata*, herbácia da família Heliconiaceae; *Duguetia flagellaris*, arbusto da família Annonaceae, *Miconia sp.*, arbusto da família Melastomataceae e *Protium sp.* arbusto da família Burseraceae.

Foram amostrados 15 indivíduos de cada espécie distribuídos ao longo dos três ambientes. Para evitar variações microclimáticas que influenciasssem a distribuição vertical dos herbívoros ao longo da planta hospedeira (Edwards & Wratten, 1981), foram escolhidos indivíduos com alturas parecidas, que estivessem em condições semelhantes de luz. Assim, os indivíduos de *H. acuminata* tinham aproximadamente 0,6 m de altura e os de *Miconia sp.* aproximadamente 2,5m. Ambos foram coletados ao longo das trilhas. Já os indivíduos de *D. flagellaris*, com aproximadamente 3,0m de altura e os de *Protium sp.*, com aproximadamente 1,0 m, foram todos coletados no interior das parcelas, a pelo menos 2m das trilhas e clareiras.

Foram coletados cinco ramos arbitrários de cada indivíduo arbustivo, dos quais aproximadamente 30 folhas escolhidas ao acaso foram utilizadas para determinar o grau de herbivoria. Para determiná-lo foi realizada uma estimativa visual da área foliar consumida e utilizada a classificação de porcentagem de herbivoria proposta por Dirzo e Domingues (1995) (Tabela 1). No caso da espécie herbácia, o grau de herbivoria foi mesurado no campo, utilizando todas as folhas de cada um dos indivíduos.

**Tabela 1.** Classes utilizadas para avaliar o nível de herbivoria das folhas, baseado em Dirzo e Domingues (1995).

Classe de herbivoria	Área foliar consumida (%)
0	0
1	1-6
2	6-12
3	12-25
4	25-50
5	50-100

O índice de herbivoria de cada indivíduo foi calculado usando a seguinte fórmula:

$$IH = \frac{\sum (n_i \times i)}{N}$$

Onde: IH= índice de herbivoria;  $n_i$ = número de folhas na classe de herbivoria;  $i$ = valor da classe de herbivoria;  $N$ =

número total de folhas do indivíduo.

Para determinar a porcentagem de areia no solo, foi recolhida uma amostra de solo à aproximadamente 1m de distância de cada indivíduo amostrado. As amostras de solo foram secadas em estufa e posteriormente pesadas. Em seguida, foram peneiradas (peneira com malha de 0,5mm) em água para separação da fração arenosa mais grossa. Esta fração foi secada em estufa e novamente pesada para determinar sua proporção em cada uma das amostras.

## 2.3. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A existência de relação entre o índice de herbivoria dos indivíduos de cada espécie e a porcentagem de areia do solo foi testada através de correlação de Spearman. Este método de análise tem a vantagem de não pressupor linearidade dos dados.

## 3. RESULTADOS

As quatro espécies analisadas apresentaram médias de índice de herbivoria (IH) diferentes, porém com variações semelhantes (Tabela 2). A porcentagem de areia no solo foi bastante variável, com valores entre 0,6% e 72,6%. As médias de porcentagem de areia do platô, vertente e campinarana confirmam o pressuposto inicial de que há variação nas proporções de areia neste gradiente de ambientes em floresta de terra firme na Amazônia Central (Tabela 3).

**Tabela 2.** Índice de herbivoria de quatro espécies do estrato herbácio-arbustivo coletados em um gradiente de platô-campinarana em floresta de terra firme na Amazônia Central.

ESPÉCIE	N	MÉDIA	DESVIO PADRÃO
<i>Heliconia acuminata</i>	15	1,12	0,31
<i>Miconia sp.</i>	15	2,24	0,40
<i>Protium sp.</i>	15	1,66	0,40
<i>Duguetia flagellaris</i>	14	2,13	0,49

**Tabela 3.** Porcentagem de areia em um gradiente de três ambientes de floresta de terra firme da Amazônia Central.

AMBIENTE	N	MÉDIA	DESVIO PADRÃO
Platô	19	1,9	1,0
Vertente	20	14,6	13,9
Campinarana	20	62,3	11,0

Considerando a disponibilidade de nutrientes do solo, era esperado encontrar menores índices de herbivoria nos indivíduos sobre solos mais pobres, tais como aqueles com grande quantidade de areia. No entanto, essa correlação só foi observada em *Heliconia acuminata*. Os indivíduos das demais espécies não apresentaram diminuição do IH com o aumento da proporção de areia (Tabela 4; Figura 2).

**Tabela 4.** Correlação de Spearman entre o índice de herbivoria e a porcentagem de areia no solo de quatro espécies presentes em um gradiente de platô-campinarana em floresta de terra firme da Amazônia Central.

ESPÉCIE	R	t	N	P
<i>Heliconia acuminata</i>	-0,59	2,68	15	<b>0,019</b>
<i>Miconia</i> sp.	- 0,39	1,47	15	0,164
<i>Protium</i> sp.	-0,35	1,37	15	0,194
<i>Duguetia flagellaris</i>	0,19	0,69	14	0,500

#### 4. DISCUSSÃO

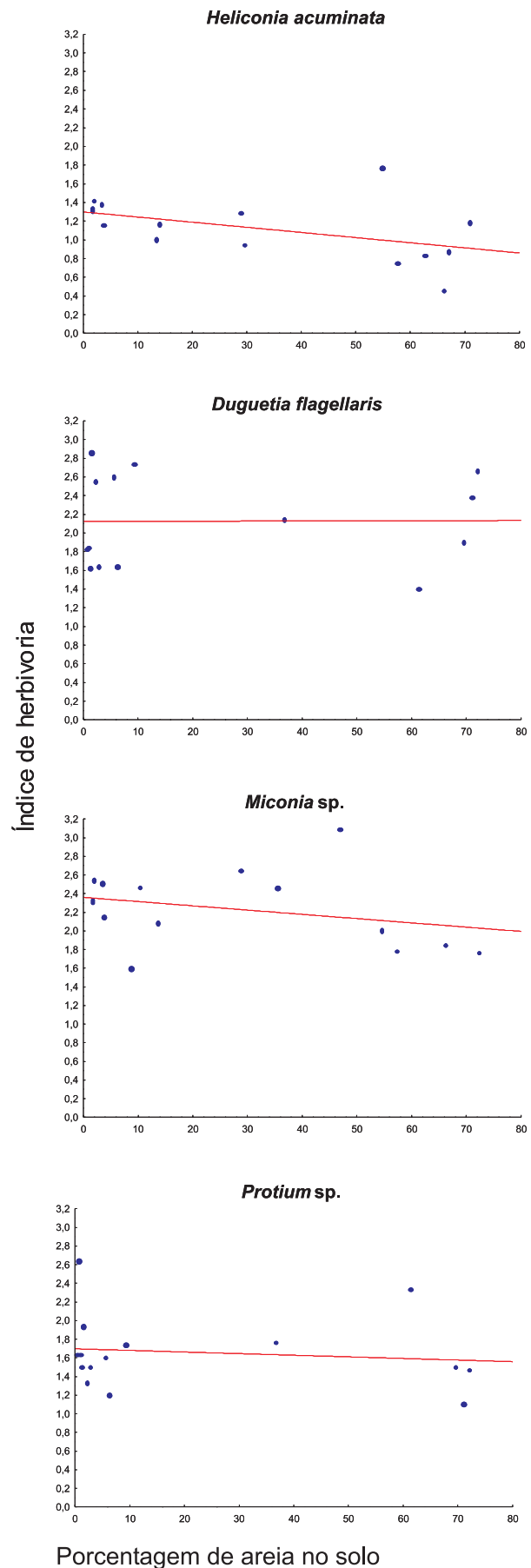
Manipulações experimentais e análises das defesas das plantas têm demonstrado mecanismos responsáveis pela herbivoria diferencial em indivíduos dentro de uma população. No entanto, a extensão da variação no nível de herbivoria entre indivíduos de uma população natural ainda é pouco conhecida (Coley, 1983).

Pressupondo um conjunto de herbívoros semelhantes (tanto em abundância quanto em riqueza) a hipótese da disponibilidade de recursos (HDR) de Coley *et al.* (1985) prevê que plantas que crescem sobre solos mais pobres serão mais defendidas quimicamente e, portanto menos predadas do que as plantas que crescem sobre solos mais ricos. Sendo assim, a correlação encontrada entre o índice de herbivoria dos indivíduos de *Heliconia acuminata* e a porcentagem de areia no solo poderia ser explicada pelo aumento na quantidade de compostos secundários conforme a diminuição de nutrientes disponíveis nos solos mais arenosos. No entanto, a comprovação dessa hipótese exige uma análise das defesas químicas dos indivíduos.

As demais espécies não aparentam sustentar a HDR. É possível que os pressupostos de comunidades de herbívoros semelhantes ao longo do gradiente de disponibilidade de recursos não sejam válidas para esse sistema. Variações na densidade de coespecíficos, na diversidade vegetacional ao redor dos indivíduos e nas condições microclimáticas podem influenciar a comunidade de herbívoros ao longo do gradiente platô-campinarana.

Manipulações experimentais demonstraram que o aumento da diversidade vegetal vizinha relaciona-se com uma diminuição na intensidade dos danos causados pelos herbívoros. O efeito do aumento da densidade de coespecíficos ainda não é claro. Alguns trabalhos sustentam o aumento da herbivoria devido à concentração do recurso alimentar, que favorece o encontro dos herbívoros e sua disseminação. Por outro lado, outros estudos encontraram efeito inverso, sugerindo saturação dos herbívoros pelo recurso alimentar (Coley, 1983). Além disso, ambientes mais sombreados, como o platô em comparação com a campinarana, oferecem menos riscos de dessecação de herbívoros, (principalmente insetos) favorecendo o sucesso desses organismos nesses ambientes (Borror & DeLong, 1964).

Variações na comunidade de herbívoros ao longo do gradiente platô-campinarana podem então influenciar o índice



**Figura 2:** Relação entre a porcentagem de areia no solo e índice de herbivoria dos indivíduos de *Heliconia acuminata*, *Miconia* sp., *Duguetia flagellaris* e *Protium* sp..

de herbivoria e diminuir o poder de detecção dos efeitos da disponibilidade de recursos sobre os mecanismos de defesa das plantas.

Uma maneira de verificar se os resultados encontrados são respostas de mecanismos de defesa diferenciais entre indivíduos ou se é devido a diferenças na comunidade de herbívoros seria realizar experimentos de palatabilidade com herbívoros generalistas. No caso de *H. acuminata*, se acreditarmos que os resultados encontrados são resultantes de diferenças nos mecanismos de defesa, seria esperada preferência pelas folhas dos indivíduos sobre solo com menos areia. Se não houvesse preferência, os resultados aqui encontrados poderiam ser atribuídos a diferenças na comunidade de herbívoros.

Embora a correlação entre nível de herbivoria e a porcentagem de areia no solo tenha sido encontrada para uma das espécies, estudos mais detalhados são necessários para entender os processos que estão gerando essas variações.

## 5. AGRADECIMENTOS

Agradeço a Valentina Carrasco pela ótima companhia durante toda a execução do projeto, do campo às discussões. Aos professores Geraldinho Fernandes e Alexandre Oliveira pela ajuda no campo. Agradeço também ao professor Paulo De Marco pela orientação e sua incrível disposição em resolver nossos “problemas estatísticos”. Ao Glauco e Angelita pelas orientações, ao Juruna pelos ensinamentos da mata e pela “energia” interminável. Aos meus mais recentes amigos pela companhia durante esses trinta dias e a todos responsáveis pela realização desse incrível curso de campo.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Borror, J.D. & D.M. DeLong. 1964. Introdução ao estudo dos insetos. Editora Edgard Blücher, São Paulo.

Coley, P.D. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology*, 64 (3): 426-433.

Coley, P.D.; J.P. Bryant & F.S. Chapin.III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defence. *Science*, 230:895-899.

Dirzo, R. & C. Domingues.1995. Plant-animal interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: Seasonally Dry Tropical Forests. Bullock, S.H, H.A. Mooney & E. Medina (eds). Cambridge University Press, Cambridge.

Edwards, P. J. & S. D. Wratten. 1981. Ecologia das interações entre insetos e plantas. Editora pedagógica e universitária Ltda, São Paulo.

Fearnside, P. M. & N. Leal-Filho. 2001. Soils and development in Amazonia. In: Lessons from Amazonia – The ecology and conservation of a fragmented forest. Part IV, pp. 291-312, Bierregaard Jr., R. O.; C. Gascon.;T.E. Lovejoy & R.C.G. Mesquita (Eds). Management Guidelines.

Harbone, J. B. 1993. Introduction to ecology biochemistry. Academic Press, Londres, England.

Lovejoy, T.E. & R.O. Bierregaard. 1990. Central amazonian forests and the minimal critical size of ecosystems project. In: Four Neotropical Rainforests, pp. 60-74, Gentry, A.H. (ed.). New Haven: Yale University Press.

Lüttge, U. 1997. Tropical Forests. In: Physiological ecology of tropical plants, pp. 37-138, U. Lüttge (ed.). Springer-Verlag, Germany.

Marquis, R.J. & H.E. Braker. 1993. Plant-herbivore interactions: Diversity, specificity and impact. In: La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest, pp. 263-281, McDade, L., G.H. Hartstorn, H. Hespeneide & K. Bawa (eds.) University of Chicago Press, Chicago.

Oliveira, A. A. 2001. Diversidade e conservação de árvores. In: Florestas do Rio Negro, pp. 89-117, Oliveira, A.A. & D.C. Daly, (eds). Companhia das Letras, UNIP, São Paulo.

Ribeiro, J.E.L.S.; M.J.G. Hopkins; A. Vicentini; C.A. Sothers; M.A.S. Costa; J.M. Brito; M.A.D. Souza; L.H. Martins; L. Lohmann; P.A.C.L. Assunção; E.C. Pereira; C.F. Silva; M.R. Mesquita & L.C. Procópio. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA, DFID, Manaus, AM.

Vicentini, A. 2001. As Florestas de Terra Firme. In: Florestas do Rio Negro, pp. 143-177, Oliveira, A.A. & D.C. Daly (eds). Companhia das Letras, UNIP, São Paulo.