

VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA NA HERBIVORIA DE *Miconia phanerostila* (MELASTOMATACEAE)

Marisa Gesteira Fonseca

1. INTRODUÇÃO

O efeito da herbivoria em uma planta pode ser proporcionalmente maior ou menor do que simplesmente a perda de área fotossintética. Dependendo da proporção de área foliar consumida, da idade das folhas e da planta, pode ocorrer compensação da eficiência fotossintética por parte das folhas remanescentes (Harper, 1977). Por outro lado, se a herbivoria for intensa e a espécie não for capaz de alocar recursos para recompor a área perdida, o efeito sobre o crescimento, reprodução e a sobrevivência pode ser severo. Assim, a habilidade competitiva de uma planta pode ser consideravelmente reduzida se a área foliar ou radicular for danificada (Grime, 1983; Begon *et al.*, 1990).

O grau de herbivoria varia tanto entre espécies como entre indivíduos coespecíficos e a compreensão de tal variação é importante para o entendimento de relações de competição intra e interespecífica e para a identificação das forças seletivas que influenciam a evolução de mecanismos de defesas. Assim, espécies de crescimento rápido, características de áreas perturbadas, tendem a possuir menos defesas químicas e a ser mais predadas do que aquelas tolerantes à sombra (Coley, 1983a; Brilhante, 1997). Da mesma forma, a herbivoria pode variar entre espécies pioneiras com e sem mecanismos de defesa biológicos, como associação com formigas (Santamaría *et al.*, 1997).

A variação intraespecífica do grau de herbivoria pode afetar a estrutura populacional presente e futura, a direção e a velocidade da seleção natural sobre mecanismos de defesa e a distribuição espacial da espécie (Coley, 1983b). Espera-se que características do ambiente onde o indivíduo se encontra, tais como densidade de coespecíficos, diversidade da vegetação circundante, disponibilidade de recursos, abundância de predadores e presença de espécies animais mutualistas que exerçam função de proteção, influenciem o grau de herbivoria ao qual a planta está sujeita. Embora a influência de alguns desses fatores tenha sido testada experimentalmente (Harper, 1977), estudos em populações naturais são raros (Coley, 1983b).

Miconia phanerostila (Melastomataceae) é uma arvoreta comum em florestas da Amazônia Central (Ribeiro *et al.*, 1999) e especialmente abundante em áreas de borda (Souza *et al.*, 2002). Alguns indivíduos dessa espécie apresentam abrigos construídos por duas espécies de formiga, *Crematogaster* sp. e, menos freqüentemente, *Azteca* sp., localizados na superfície abaxial das folhas e, eventualmente, nos ramos. Souza (2002) observou um menor grau de herbivoria em indivíduos presentes na borda da floresta que possuíam abrigos de formigas em comparação com aqueles sem abrigo no mesmo ambiente. O número de formigas e a frequência de

ataques a presas experimentais, contudo, não diferiram entre plantas com e sem abrigos, levando à conclusão de que outros fatores não estudados seriam responsáveis pela diferença observada no grau de herbivoria. Por outro lado, Julião *et al.* (2002) observaram que o ataque por herbívoros em folhas dessa espécie é maior no interior da floresta do que na borda, mas não verificaram a relação desse fato com a associação da espécie com formigas.

Com a finalidade de compreender a variação intraespecífica na herbivoria em *Miconia phanerostila*, o presente estudo teve como objetivo verificar se o grau de herbivoria de difere entre: 1) indivíduos em diferentes condições de luminosidade; 2) indivíduos com e sem abrigos de formigas e 3) folhas com e sem abrigos.

2. MATERIAL & MÉTODOS

Esse estudo foi desenvolvido na Reserva do Km 41, a cerca 80 Km ao norte de Manaus (2° 30'S; 60° 00'O), que se encontra entre 50 e 150 m de altitude. A temperatura média anual é de 26° C e a precipitação média é de 2220 mm (Nee, 1995 *apud* Duque, 2002).

Foram amostrados 25 indivíduos de *Miconia phanerostila* na borda da estrada ZF-3, que dá acesso à reserva, e 25 no interior da floresta. Em ambos ambientes foram amostrados indivíduos com até 2,5 m de altura que estivessem a no mínimo 15 m de distância um do outro. Em cada folha dos indivíduos amostrados foi observada a presença ou ausência de abrigos de formiga e o grau de herbivoria foi classificado em seis categorias de área consumida: 1) 0 a 1%; 2) 1 a 6%; 3) 6 a 12%; 4) 12 a 25%; 5) 25 a 50% e 6) mais de 50%. O índice de herbivoria de cada indivíduo foi calculado através da fórmula, conforme Dirzo & Domingues (1995):

$$IH = \frac{\sum n_i * i}{N}$$

onde IH é o índice de herbivoria, n_i é o número de folhas na classe i e N é o número total de folhas. O grau de iluminação de cada indivíduo foi estimado através do índice de iluminação de Clark & Clark (1992) com as seguintes categorias: 1) completamente sombreado; 1,5) baixa iluminação lateral; 2) iluminação lateral intermediária; 2,5) iluminação lateral intensa; 3) até 90% da copa iluminada verticalmente; 4) copa completamente iluminada verticalmente e 5) copa completamente iluminada vertical e lateralmente.

Para comparar o grau de herbivoria entre indivíduos com e sem abrigos e entre aqueles na borda e no interior foi utilizado o teste de Mann-Whitney. A relação entre o número de abrigos e o grau de herbivoria dos indivíduos foi avaliada através de correlação de Spearman e a frequência de folhas

em cada categoria de herbivoria com e sem abrigos foi comparada através de teste de χ^2 .

3. RESULTADOS

Entre os 25 indivíduos de *Miconia phanerostila* amostrados na borda da floresta, apenas 8 apresentavam abrigos de formiga e nenhum dos indivíduos no interior possuía abrigos. Em todos os casos, os abrigos encontrados estavam ocupados por *Crematogaster brasiliensis*, embora outras espécies de formiga tenham sido vistas forrageando em plantas com e sem abrigos.

Considerando apenas indivíduos na borda, não houve diferença significativa na herbivoria entre plantas sem e com abrigos de formiga ($U = 52,0$; $P = 0,351$) e, nessas últimas, o número de abrigos não apresentou correlação significativa com o grau de herbivoria da planta ($r = -0,34$; $P = 0,396$). No entanto, folhas com abrigos estavam intactas, sem qualquer dano por herbívoros, mais frequentemente do que esperado ao acaso ($\chi^2 = 19,20$; g.l. = 5; $P = 0,002$; Tabela 1).

A mediana do índice de herbivoria de indivíduos foi 2,2 vezes maior na borda do que no interior da mata (mediana_{borda} = 1,56; mediana_{interior} = 3,48; $U = 14,0$; $P < 0,001$). O índice de iluminação das plantas variou entre 1 e 2,5 na borda da floresta e entre 2,5 a 5 no interior e a herbivoria apresentou uma forte correlação negativa com o grau de iluminação da planta ($r = -0,67$; $P < 0,001$; Figura 1).

Tabela 1: Número de folhas de *Miconia phanerostila* com e sem abrigo de formigas em cada classe de herbivoria.

Área consumida	Sem abrigo	Com abrigo
0 – 1%	13	15
2 – 6%	100	29
6 – 12 %	43	11
12 – 25 %	19	1
25 – 50%	8	1
> 50%	5	0

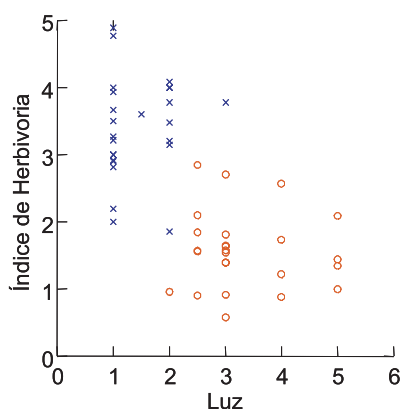


Figura 1: Relação entre iluminação e índice de herbivoria em indivíduos de *Miconia phanerostila* localizados na borda (círculos vermelhos) e no interior da floresta (cruzes azuis). As categorias de luz foram definidas conforme o índice de Clark & Clark (1992).

4. DISCUSSÃO

A proporção de indivíduos de *Miconia phanerostila* localizados na borda que possuíam abrigos de *Crematogaster brasiliensis*. (32,0 %) foi semelhante àquela encontrada por Souza (2002) no mesmo local (30,6 %). A ausência completa desse tipo de estrutura em plantas no interior da floresta provavelmente se deve ao fato de que a espécie de formiga presente nos abrigos não ocorre nesse ambiente (T. J. Izzo, com. pess.). Adicionalmente, outras espécies de formiga não forrageiam nas folhas de *M. phanerostila* no interior da floresta, possivelmente porque não ocorrem homópteros nas folhas de indivíduos dessa espécie no sub-bosque.

O menor grau de herbivoria em folhas com abrigo em comparação com aquelas sem tais estruturas indica que *Crematogaster brasiliensis* exerce uma função localizada de proteção contra herbivoria. Esse resultado está de acordo com o comportamento de forrageamento de indivíduos de *Crematogaster brasiliensis*, os quais despendem boa parte do tempo em uma área restrita, próxima à base das folhas, onde ocorre maior concentração de homópteros (Souza, 2002). Esses últimos excretam uma complexa mistura de açúcares, aminoácidos, proteínas, minerais e vitaminas que constitui uma importante fonte de alimento para as formigas (Hölldobler & Wilson, 1990). Souza (2002) não encontrou diferença no número total de formigas e nem no comportamento de forrageamento das mesmas entre plantas com e sem abrigos. Entretanto, é possível que a agregação de formigas em folhas com abrigos afaste dessas folhas herbívoros visualmente orientados.

Apesar da semelhança quanto ao número total e comportamento das formigas, Souza (2002) observou um maior grau de herbivoria em plantas sem abrigos do que com abrigos. É possível que o mesmo resultado não tenha sido encontrado no presente estudo porque o número analisado de plantas com abrigos foi baixo. De qualquer forma, dada a proporção relativamente baixa de plantas com abrigos na borda e a marcante diferença no grau de herbivoria de plantas entre borda e interior, é pouco provável que a presença de formigas seja a única explicação para a variação encontrada entre esses ambientes. Julião *et al.* (2002) encontraram o mesmo padrão e sugeriram que esse poderia estar relacionado à ocorrência de defesas em indivíduos mais iluminados ou a diferenças na composição de herbívoros entre esses locais. Embora a luz pareça ser fortemente relacionada com o padrão observado, não é possível diferenciar o efeito da luminosidade e do tipo de ambiente (borda ou interior) uma vez que a amplitude de variação e o grau de sobreposição dos índices de iluminação dos ambientes foram restritos. Assim, os dois fatores serão considerados conjuntamente daqui em diante.

Em geral, espécies características de áreas perturbadas, como *Miconia phanerostila*, não investem em defesas químicas (Coley, 1983a) e parece pouco provável que a ocorrência desse tipo de defesa em indivíduos mais

iluminados seja responsável pela diferença de herbivoria observada entre esse ambiente e o interior da floresta. É possível, contudo, que folhas de borda sejam mais duras do que aquelas do sub-bosque, o que pode ocorrer como um ajuste fenotípico a condições de menor disponibilidade de água (Grime 1983). A esclerofilia da folha é um dos tipos de defesa mais efetivos contra herbivoria (Coley & Kursar, 1996).

Variações da comunidade de herbívoros entre os ambientes estudados também poderiam explicar a diferença encontrada. A maioria dos estudos aponta para um aumento da densidade de artrópodes nas bordas florestais (Didham, 2001), o que contraria a maior intensidade de danos encontrada no sub-bosque. Estudos sobre variações da composição desses organismos, contudo, são mais raros e, segundo Coley (1983b), o alto grau de herbivoria em plantas de estágio inicial de sucessão pode ser decorrente da ação de poucas espécies especialistas. Assim, é possível que a alta intensidade de danos no interior seja causada pela ação de um ou poucos herbívoros especialistas que não ocorrem na borda. De fato, os danos em folhas dessa espécie parecem apresentar formatos diferentes entre os dois ambientes, sendo caracterizadas por cortes irregulares na margem das folhas em ambiente de borda e por perfurações arredondadas de diâmetros similares no interior da mata (G. Machado, com. pess.). É possível ainda que as folhas de *Miconia phanerostila* sofram danos físicos por pequenos galhos e frutos que tenham sido confundidos com atividade de herbívoros no presente estudo, mas é improvável que tais danos sejam responsáveis por toda a variação encontrada entre borda e interior.

Os resultados obtidos sugerem que a variação intraespecífica no grau de herbivoria é resultante de uma interação de diferentes processos, tais como associação com formigas e efeito da iluminação sobre a esclerofilia da folha e/ou sobre a composição de herbívoros no ambiente onde o indivíduo se encontra. O intenso grau de herbivoria encontrado no sub-bosque sugere que esses processos provavelmente contribuem para a baixa densidade de indivíduos e para a maior proporção de jovens de *Miconia phanerostila* encontrados por (Julião *et al.* 2002) nesse ambiente. O entendimento da interação de tais processos é de grande importância para a avaliação do efeito da herbivoria sobre o sucesso da espécie em diferentes ambientes.

5. AGRADECIMENTOS

Ao Glauco pelas ótimas idéias e discussões, pela enorme disposição em ajudar e pelo grande empenho e competência na coordenação desse curso maravilhoso. Ao Tiago Izzo por tudo que me ensinou sobre formigas e pela ajuda na identificação das mesmas. Ao Paulo De Marco pela clareza e alegria com que me ajudou nas análises estatísticas, pelas férteis discussões sobre esse projeto e pelas aulas incríveis ao longo do curso. À Angelita pela grande força na obtenção dos materiais e pelo carinhoso apoio de sempre. À Valentina pela ajuda e cumplicidade no experimento de palatabilidade fracassado.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Begon, M.; J. L. Harper & C. R. Townsend. 1990. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- Brilhante, S. H. C. 1997. Comparação do nível de herbivoria entre espécies de luz e sombra na família Melastomataceae em um floresta de terra firme na Amazônia Central. In: V Curso de Campo de Ecologia da Floresta Amazônica, pp. 302-307, C.A. Lima (org). INPA/Smithsonian Institution/OTS/UNICAMP, Manaus.
- Clark, D. A. & D. B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecol. Monogr.*, 62: 315-344.
- Coley, P. D. & T. A. Kursar. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological tradeoffs. In: Tropical forest plant ecophysiology, pp. 305-336, Huley S.S., R.L. Chazdon & A.P. Smith (eds.). Chapman and Hall, New York.
- Coley, P. D. 1983a. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.*, 209-233.
- Coley, P. D. 1983b. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology*, 64: 426-433.
- Didham, R. K. 2001. The implications of changing invertebrate abundant patterns for insectivorous vertebrates in fragmented forest in central Amazonia. In: Lessons from Amazonia, pp. 219-230, Bierregard, R. O, C. Gascon, T. E. Lovejoy & R. C. G. Mesquita (eds.). Yale University Press, New Haven.
- Dirzo, R. & C. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: Seasonally dry tropical forests, , pp. 304-325, Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (eds.). Cambridge University Press, Boston.
- Duque, A. M. B. 2002. Distribución vertical del área foliar de tres especies de *Philodendron* (Araceae): una visión integrada a la comunidad de aráceas en un bosque de tierra firme en la Amazonia brasileira. In: Ecologia da Floresta Amazônica: curso de campo 2002 2ª Edição, pp. 159-162, Venticinque, E. & J. Zuanon (eds.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Grime, J. P. 1983. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson, 1990. The ants. Harvard University Press, Boston.
- Julião, G. R., C. L. Morales, F. M. Souza & J. R. S. Nunes. 2002. Influência da luz no grau de herbivoria em *Miconia cf. phanerostila* (Melastomataceae). In: Ecologia da Floresta Amazônica: curso de campo 2002 2ª Edição, pp. 78-81, Venticinque, E. & J. Zuanon (eds.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Ribeiro, J. E. L.; M. J. G. Hopkins; A. Vicentini; C. A.

- Sothers; M. A. S. Costa; J. M. Brito; M. A. D. Souza; L. H. P. Martins; L. G. Lohmann; P. A. C. L. Assunção; E. C. Pereira; C. F. Silva; M. R. Mesquita & L. C. Procópio. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia da identificação plantas vasculares de uma floresta de terra-firme da Amazônia Central. Inpa, Manaus.
- Santamaría, M., F. P. Gomes, G. F. Dutra, S. Montenegro & M. G. Lima. 1997. Variación interespecífica en la defensa anti-herbívoros en *Cecropia* spp. In: V Curso de Campo de Ecología da Floresta Amazônica, pp. 37-41, C. A. Lima (org). INPA/Smithsonian Institution/OTS/ UNICAMP, Manaus.
- Souza, F. M. 2002. Abrigos de formigas e proteção contra herbivoria em *Miconia* cf. *phanerostila*. In: Ecologia da Floresta Amazônica: curso de campo 2002 2ª Edição, pp. 98-103, Venticinque, E. & J. Zuanon (eds.). PDBFF/ INPA, Manaus.
- Souza, F. M., G. R. Julião, J. R. S. Nunes & C. L. Morales. 2002. Abrigos de formigas e proteção contra herbivoria em *Miconia phanerostila*. In: Ecologia da Floresta Amazônica: curso de campo 2002 2ª Edição, pp. 76-78, Venticinque, E. & J. Zuanon (eds.). PDBFF/INPA, Manaus.