

# VARIAÇÃO INTERESPECÍFICA NOS MECANISMOS DE DEFESA CONTRA HERBIVORIA: UM TESTE DA HIPÓTESE DA DISPONIBILIDADE DE RECURSOS

Ana Gabriela Bieber, Eduardo Guimarães Martins, Fernanda Werneck, Gabriela Zuquim,  
Ronei Baldissera & Valentina Carrasco Carballido

## 1. INTRODUÇÃO

Herbivoria é o dano causado nas plantas por consumidores de vários grupos animais (Dirzo, 1980). Dos diferentes tipos de herbivoria, a folivoria é a mais fácil de registrar, pois fica evidenciada na lâmina foliar (Coley & Barone, 1996). Da perspectiva da planta, a herbivoria pode causar efeitos negativos, neutros ou positivos, mas os casos documentados de efeitos positivos são escassos e motivos de controvérsias (Crawley, 1983). Neste contexto, a herbivoria pode constituir um fator ambiental com importantes repercussões ecológicas e evolutivas, tendo um impacto negativo significativo no desenvolvimento das plantas ao provocar diminuição nas taxas fotossintéticas, de crescimento e sucesso reprodutivo. As plantas responderiam aos ataques desenvolvendo estratégias de defesa baseadas na presença de compostos químicos, barreiras mecânicas ou associações biológicas para escapar dos efeitos dos danos (Weis, 1992; Strauss & Zangerl, 2002).

Distintos graus de investimento em defesas ocorrem interespecificamente (Feeny, 1976; Coley *et al.*, 1985). A explicação para a existência dessa variação nas estratégias foi inicialmente proposta pela teoria da aparência, que prediz que indivíduos mais conspicuos são mais susceptíveis ao ataque por herbívoros (Feeny, 1976). Entretanto, essa teoria é controversa e, atualmente, a hipótese da disponibilidade de recursos (*e.g.* luz, nutrientes) é a mais aceita para explicar essa variação (Coley *et al.* 1985). Esta hipótese prediz que espécies que historicamente evoluíram em ambientes mais ricos em recursos investem mais em crescimento do que em defesas, ao passo que as espécies que evoluíram em ambientes pobres investem mais em defesas que em crescimento (Coley *et al.*, 1985).

Nas florestas úmidas, as plantas tolerantes à sombra apresentam uma taxa de reposição foliar baixa e uma longevidade tipicamente maior, tendendo a investir mais energia em defesas que as plantas de crescimento rápido, que demandam alta intensidade luminosa e que apresentam desenvolvimento rápido das folhas, alta taxa de reposição foliar e tempo de vida curto (Coley & Barone, 1996). Conforme previsto pela hipótese da disponibilidade de recursos, o padrão de crescimento, a alocação energética em defesa e a longevidade/reposição foliar se encontram relacionados (Coley *et al.*, 1985). Sendo assim, poderíamos esperar que plantas de luz alocariam menos recursos em defesas, quando comparado com plantas de sombra.

Neste estudo, procuramos testar a hipótese da

disponibilidade de recursos, avaliando se existem diferenças na intensidade de herbivoria sobre plantas que demandam maior intensidade luminosa (crescimento rápido) e plantas tolerantes à sombra (crescimento lento). Esperamos que plantas de crescimento rápido possuam maiores intensidades de herbivoria, uma vez que supostamente devem apresentar menores investimentos em defesa químicas do que plantas de crescimento lento.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado numa área de extração seletiva de madeira que sofreu corte seletivo há cinco anos (compartimento N) pertencente à Madeireira Mil, localizada em Itacoatiara, a sudeste de Manaus (2°52'65"S; 58°44'17"O). A temperatura média na localidade é de 26,7 °C e médias mensais flutuam na faixa de 2 °C (Gentry, 1990). Os meses mais chuvosos são março e abril (~300 mm cada). A estação seca se distribui entre os meses de julho a setembro, quando a precipitação mensal não ultrapassa os 100 mm (Gentry, 1990).

### 2.2. DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISES

Selecionamos seis espécies de plantas de crescimento rápido e seis espécies de crescimento lento, que foram identificadas ao menor nível taxonômico possível. Através de busca ativa, encontramos três indivíduos de cada espécie, dos quais coletamos o maior número de folhas possível nos diversos estratos verticais. Utilizamos uma tabela de números aleatórios (Rohlf & Sokal, 1981) para sortear 100 folhas de cada espécie dentre o total de folhas coletadas. Para quantificarmos a intensidade de herbivoria, classificamos a área foliar consumida (AFC) de cada folha em seis categorias (cf. Dirzo & Dominguez, 1995), a saber: 0 (0% de AFC); 1 (1-6%); 2 (6,1-12%); 3 (12,1-25%); 4 (25,1-50) ou 5 (50,1-100%).

A partir das frequências observadas em cada uma das categorias, calculamos um índice de herbivoria (IH) para cada espécie:

$$IH = \frac{\sum_{i=0}^5 n_i \times i}{N},$$

onde  $i$  corresponde à categoria de área foliar consumida,  $n_i$  corresponde ao número de folhas na categoria  $i$  e  $N$  corresponde ao número total de folhas daquela espécie. O

IH varia de 0 a 5, onde 0 significa ausência de área foliar consumida e 5 significa que todas as folhas daquela espécie tiveram mais que 50% de sua área foliar consumida.

Realizamos um teste qui-quadrado de contingência para testar a hipótese nula de independência entre os tipos de crescimento (rápido ou lento) e as frequências de ocorrência das diferentes categorias de área foliar consumida (Zar, 1984). Além disso, para testarmos a hipótese nula de que não há diferença entre os índices de herbivoria entre espécies de crescimento rápido e lento, realizamos o teste não-paramétrico de Mann-Whitney utilizando o pacote estatístico SYSTAT 8.0 (Wilkinson, 1998).

### 3. RESULTADOS

No total, coletamos folhas de espécies de 11 famílias. As espécies que possuíam crescimento lento pertenciam às seguintes famílias: Annonaceae, Moraceae, Rutaceae, Sapotaceae e Violaceae. Já as espécies de crescimento rápido pertenciam às famílias Goupiaceae, Leguminosae, Malpighiaceae, Melastomataceae e Myristicaceae. A família Clusiaceae foi representada por uma espécie de crescimento rápido e uma de crescimento lento. A frequência de folhas nas diferentes categorias de AFC diferiu significativamente entre plantas de crescimento rápido e lento ( $\chi^2 = 454,67$ ; g.l. = 5;  $p < 0,0001$ ). As plantas de crescimento rápido apresentaram um baixo número de folhas sem nenhuma herbivoria e um número elevado de folhas na categoria mais alta de herbivoria (Tabela 1). Ao contrário, espécies de crescimento lento apresentaram a maioria de suas folhas nas duas categorias mais baixas de herbivoria (Tabela 1). Vale ressaltar que a categoria mais freqüente nessas espécies foi a categoria 1 (Tabela 1).

O índice de herbivoria variou entre 0,77 e 4,01 (Tabela 2). As medianas do índice de herbivoria das espécies de crescimento rápido e de crescimento lento foram 2,69 e 1,12, respectivamente (Figura 1). As plantas de crescimento rápido tiveram índice de herbivoria significativamente mais alto que as plantas de crescimento lento (Mann-Whitney  $U = 36$ ;  $P = 0,004$ ). Essa diferença também foi consistente quando comparamos duas espécies de uma mesma família, *Vismia japurensis* e *Clusia* sp. (Clusiaceae). A espécie de crescimento rápido, *V. japurensis*, apresentou um índice de herbivoria cerca de cinco vezes maior que a espécie de crescimento lento, *Clusia* sp. (Tabela 2).

### 4. DISCUSSÃO

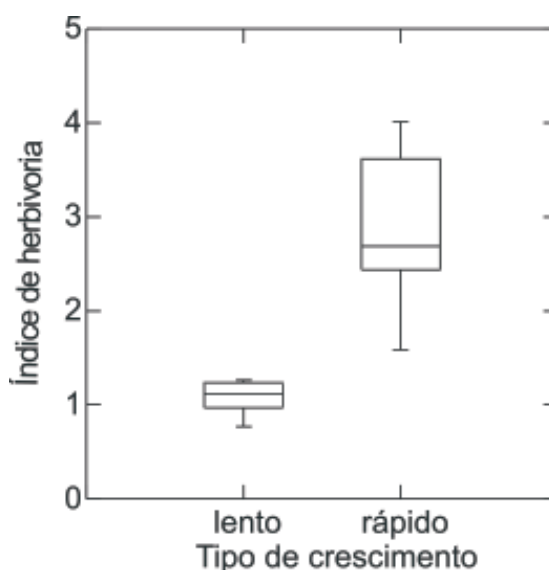
A hipótese da disponibilidade de recursos (Coley *et al.*, 1985) foi corroborada neste estudo, uma vez que as espécies de crescimento rápido, historicamente adaptadas a ambientes com menor disponibilidade de recursos, apresentaram índice de herbivoria significativamente maior que as espécies de crescimento lento. Assim, nossos resultados concordam com o argumento que a quantidade de recursos disponível para a planta influencia a estratégia defensiva contra herbívoros e, conseqüentemente, o grau de ataque por estes animais.

**Tabela 1.** Frequências de folhas em cada categoria de área foliar consumida (AFC) para as plantas de crescimento rápido e lento.

Categorias	Crescimento rápido		Crescimento lento	
	Observado	Esperado	Observado	Esperado
0	2	82,4	161	80,6
1	125	212,3	295	207,7
2	137	109,2	79	106,8
3	122	78,3	33	76,7
4	132	75,3	17	73,7
5	83	43,5	3	42,5

**Tabela 2.** Índices de herbivoria (IH) das espécies de crescimento rápido e lento.

Táxon	IH
CRESCIMENTO RÁPIDO	
<i>Byrsonima</i> sp. (Malpighiaceae)	2,72
<i>Goupia glabra</i> (Goupiaceae)	1,59
<i>Inga</i> sp. (Leguminosae)	2,66
Melastomataceae	2,44
<i>Virola</i> sp. (Myristicaceae)	3,62
<i>Vismia japurensis</i> (Clusiaceae)	4,01
CRESCIMENTO LENTO	
<i>Clusia</i> sp. (Clusiaceae)	0,77
<i>Duguetia</i> sp. (Annonaceae)	1,27
<i>Euxylophora paraensis</i> (Rutaceae)	1,24
<i>Manilkara bidentata</i> (Sapotaceae)	1,07
Moraceae	1,16
Violaceae	0,97



**Figura 1.** Box-plot do índice de herbivoria para as espécies de crescimento rápido e lento.

As folhas de espécies de crescimento lento, que apresentam uma baixa porcentagem de área foliar consumida, possuem uma alta frequência de folhas na categoria 1 (1-6% AFC). Isso sugere que os herbívoros experimentam a planta e, após detectar a presença de compostos químicos de defesa, abandonam a folha. Após esse primeiro encontro, é provável que outros herbívoros evitem a folha consumida, o que condiz com a baixa porcentagem de área foliar consumida nas classes subsequentes.

Finalmente, vale destacar que a comparação entre espécies com diferentes níveis de parentesco pode inserir ruído filogenético na interpretação dos dados. Isso porque existe a possibilidade de que a produção reduzida de defesas químicas seja devida a restrições filogenéticas e não ao crescimento em ambientes com maior disponibilidade de recursos. Dessa forma, a comparação que realizamos entre duas espécies da mesma família, porém com diferentes tipos de crescimento, fornece indícios de que a estratégia defensiva, mais do que o sinal filogenético determina os níveis de herbivoria. No entanto, seria de especial importância a inclusão de mais espécies aparentadas, incluindo espécies congênicas, para a melhor compreensão da contribuição da história filogenética sobre os mecanismos de defesa das plantas contra herbívoros.

## 5. AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Rodolfo Dirzo pela orientação, pelo gentil apelido de ‘mega-burros’ e correções na versão preliminar do relatório. Aos empenhados Ocirio Juruna, Edilson e Júnior pelo auxílio em campo. Finalmente, a Glauco Machado pelo auxílio e correções na versão preliminar do relatório.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *An. Rev. Ecol. System.* 27: 305-35.

- Coley, P.D.; J.P. Bryant & F.S. Chapin III, 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Crawley, J.M. 1983. Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions. Studies in ecology. Blackwell Scientific Publications.
- Dirzo, R. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions: I. The acceptability of thirty plant species to the slug *Agriolimax caruanae*. *J. Ecol.*, 68: 981-998.
- Dirzo, R. & C.A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions In: Mesoamerican tropical dry forest. En S. H., Bullock, A. Mooney y E. Medina (eds). Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press. pp. 305-25.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. In: Biochemical Interactions Between Plants and Insects: Recent Advances in Phytochemistry. J. Wallace & R.L. Mansell (Eds). New York: Plenum. 10:1-40.
- Gentry, A.H. 1990. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *TREE* 10: 58-62.
- Rohlf, F.J. & R.R. Sokal 1981. Statistical Tables. 2nd edition. W. H. Freeman and Company, New York.
- Strauss, S. & A. Zangerl. 2002. Plant-insect interaction in terrestrial ecosystems. In: Plant-Animal Interactions and Evolutionary Approach. Ed. Blackwell Publishing.
- Weis, A. E. 1992. Plant variation and the evolution of phenotypic plasticity in herbivore performance. In: Plant Resistance to Herbivores and Pathogens. Ecology, Evolution and Genetics. R.S. Fritz & E. L. Simms (eds). Chicago Press, Chicago.
- Wilkinson, L. 1998. Systat: The system for statistics. Evanston, IL, Systat Inc.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. 2nd edition. Prentice Hall. Englewood Cliffs.