

O atraso no investimento de nutrientes em folhas jovens minimiza a herbivoria? Uma comparação entre folhas verdes e não verdes

Roberta R. Figueiredo, Dilermando P. Lima Junior, Emília Z. Albuquerque, Glauco Schüssler & Paulo Enrique C. Peixoto

1. Introdução

Em sistemas com baixa disponibilidade de nutrientes, a perda de folhas por herbivoria pode afetar negativamente o crescimento de plantas devido ao alto custo de reposição das folhas (McKey *et al.* 1978). Sendo assim, características que reduzam a herbivoria ou minimizem a perda de nutrientes podem contribuir para o sucesso dos indivíduos nesses ambientes (Coley 1987).

Em geral, folhas jovens são mais suscetíveis à herbivoria por apresentarem maior palatabilidade em função da baixa concentração de compostos secundários e por possuírem poucas estruturas de sustentação, resultando em uma menor resistência mecânica aos herbívoros (Coley 1987). As folhas jovens não verdes possuem menor quantidade de clorofila. Conseqüentemente, essas folhas apresentam menor taxa fotossintética e uma pequena quantidade de nutrientes devido à baixa concentração das enzimas associadas a esse processo (Kursar & Coley 1992a,b). Por essa razão, folhas não verdes podem apresentar menor conteúdo nutricional e serem menos atrativas para os herbívoros (Coley 1987).

Na Amazônia central existem áreas banhadas por rios de águas pretas que contém baixa quantidade de nutrientes. Nessas áreas, conhecidas como florestas de igapó, há diversas espécies de plantas que tipicamente produzem folhas jovens com coloração não verde (Junk

1989). É provável, portanto, que a baixa disponibilidade nutricional nas áreas de igapó selecione plantas com maiores defesas contra herbívoros.

Este estudo tem por objetivo comparar o grau de herbivoria entre folhas verdes e não verdes em uma floresta de igapó. Espera-se que folhas não verdes sejam menos consumidas que folhas verdes por apresentarem um menor conteúdo nutricional.

2. Material & métodos

O estudo foi realizado em uma área de floresta de terra firme próxima à calha do rio Negro na Estação Ecológica de Anavilhanas (03°05'S; 59°59'O), Amazonas. O clima da região é caracterizado por temperatura média anual de 26,7°C e precipitação média de 2.186 mm por ano (RADAMBRASIL 1978). Nessa localidade, o nível d'água apresenta uma oscilação média de 8 m entre os períodos de cheia e vazante (Walker 1995). A área florestal não inundada apresenta um gradiente topográfico representado pelas formações de platô e vertente também encontradas nas florestas de terra firme da região (Ribeiro *et al.* 1999).

Foram selecionados aleatoriamente 20 indivíduos independente da espécie, sendo 10 indivíduos com folhas jovens de coloração esverdeada e 10 com folhas jovens não verdes (pretas, vermelhas ou roxas). Em cada indivíduo

foi cortado um ramo do qual foram retiradas 15 folhas com diferentes graus de coloração e em cada uma dessas folhas foi medida a fluorescência mínima e a herbivoria. A fluorescência mínima, medida com o auxílio de um fluorômetro (Hansatech, modelo FMS2, Inglaterra), indica a quantidade de clorofila presente na folha e pode ser usada como uma medida indireta da quantidade de recurso alocado para o aparato fotossintético. Portanto, os dados de fluorescência mínima foram usados como um indicativo do valor nutricional das folhas.

O grau de herbivoria das folhas foi estimado visualmente através da porcentagem de área consumida por herbívoros, segundo uma escala de 0 a 5, sendo: 0 = ausência de dano, 1 = 1-5% da área foliar consumida, 2 = 6-12%, 3 = 13-25%, 4 = 26-50%, e 5 = mais de 50% de área foliar consumida (Dirzo & Dominguez 1996).

A fluorescência mínima média de cada planta com folhas verdes ou não verdes foi comparada através de um teste *t* para variâncias heterogêneas. A proporção de folhas em cada categoria de herbivoria foi comparada entre plantas com folhas verdes e não verdes utilizando o teste de qui-quadrado. Finalmente, a medida de fluorescência mínima em cada folha foi multiplicada pela sua estimativa de herbivoria como uma forma de avaliar a perda de nutrientes em cada planta. Essa estimativa de perda foi comparada entre folhas verdes e não verdes utilizando um teste *t* para variâncias heterogêneas. Para esse teste, cada planta foi utilizada como amostra. Dessa forma, antes da aplicação do teste foi feita uma média da estimativa de perda nutricional por indivíduo a partir das 15 folhas de cada planta.

3. Resultados

Foram medidas um total de 150 folhas verdes e 150 não verdes correspondentes a 40 plantas. A maioria das folhas apresentaram baixo grau de herbivoria, com 62,3% do total de folhas verdes entre 0 e 5% de dano e 72% das folhas não verdes dentro desse mesmo intervalo de dano foliar. O grau de herbivoria não diferiu entre folhas com diferentes colorações ($\chi^2=7,87$; g.l.=5; $p=0,16$; Figura 1). Entretanto, houve uma diferença altamente significativa de fluorescência mínima entre folhas verdes e não verdes ($t=3,75$; g.l.=280; $p<0,001$). Folhas verdes apresentaram fluorescência mínima média de 401,5 (erro padrão=6,0), enquanto a fluorescência mínima média das folhas não verdes foi de 290,5 (erro padrão=10,5).

Em relação à diferença de valor nutricional, plantas com folhas verdes tenderam a perder 1,7 vezes mais nutrientes que plantas com folhas não-verdes ($t=2,21$; g.l.=18; $p=0,04$). A perda média de plantas com folhas verdes foi de 489,6 (erro padrão=42,4), enquanto que a de plantas com folhas não verdes foi de 288,4 (erro padrão=32,8).

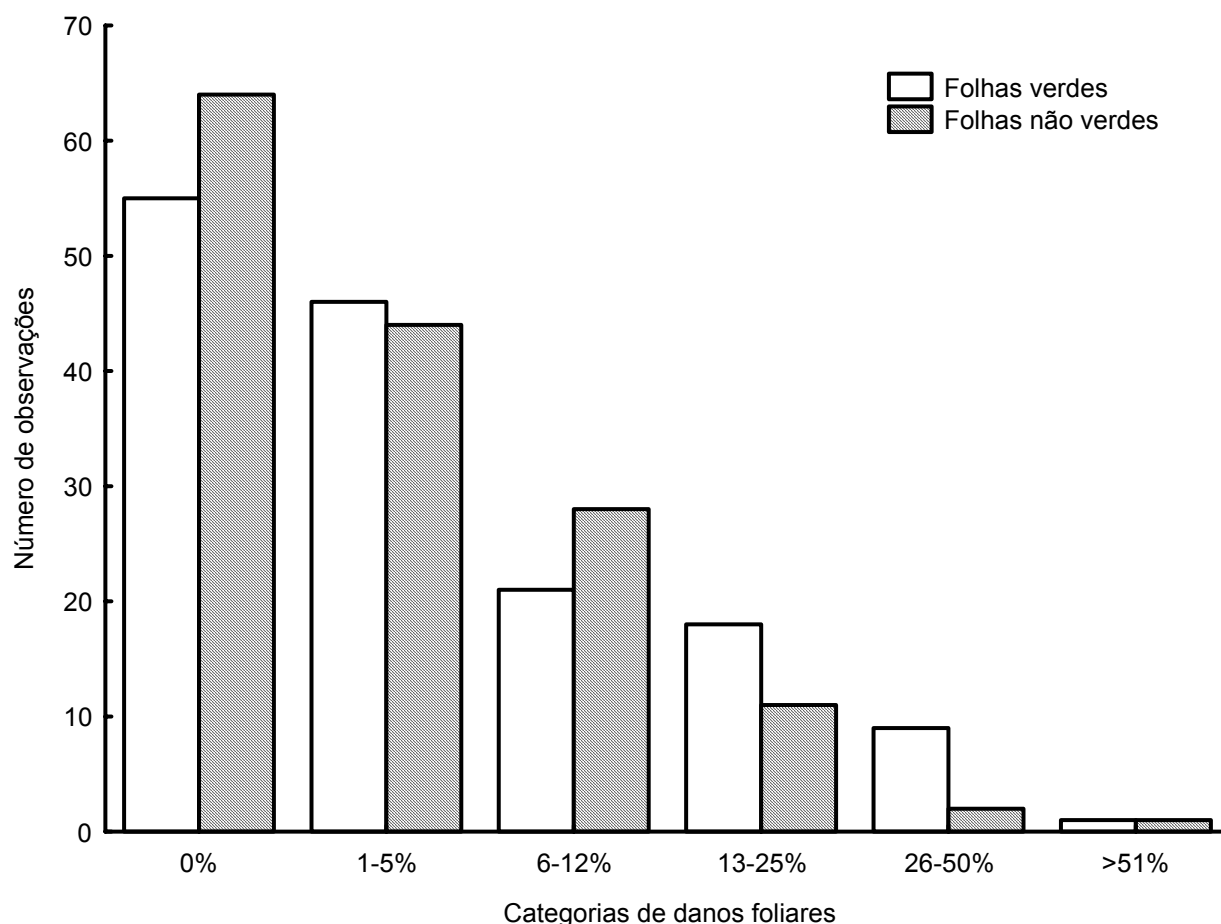


Figura 1. Frequência de folhas verdes e não verdes em cada categoria de herbivoria.

4. Discussão

Os mecanismos de defesa contra a herbivoria de uma planta podem depender tanto da intensidade de consumo das folhas quanto da quantidade de nutrientes disponível no ambiente (Coley 1987). Esperava-se que folhas não verdes possuísem menos nutrientes e, portanto, fossem menos consumidas. No entanto, a coloração das folhas utilizadas neste estudo não influenciou a herbivoria sofrida. Talvez o mesmo grau de herbivoria entre as folhas com diferentes colorações seja explicado pela existência de grupos especializados de herbívoros que se alimentem de folhas não verdes e menos nutritivas. Já as folhas verdes poderiam estar sendo consumidas por herbívoros generalistas. Nessa situação, ao invés de uma estratégia que evite a herbivoria, folhas não verdes poderiam

representar a uma estratégia de redução dos custos associados à reposição de folhas perdidas por consumo. Devido ao menor valor nutricional, uma mesma área consumida em folhas não verdes representa uma menor perda de nutrientes para a planta quando comparada com a mesma área consumida em plantas de folhas verdes. A comparação da perda relativa de nutrientes entre folhas verdes e não verdes indica que esse mecanismo possa estar ocorrendo.

Dado que as plantas com diferentes colorações foliares apresentam o mesmo grau de herbivoria, a menor perda de nutrientes poderia resultar em uma maior aptidão de plantas com folhas não verdes. Entretanto, é possível que exista um sistema de correlação negativa entre a alocação de recursos para o aparato

fotossintético e o desenvolvimento da planta (Begon *et al.* 1990). Folhas não verdes apresentam um retardo na alocação de nutrientes e, conseqüentemente, um atraso na assimilação de carbono. Potencialmente, essas menores taxas de assimilação de carbono podem levar a menores taxas de crescimento e, dessa forma, menor dominância dessas espécies.

Mas por que uma estratégia que pode conferir menor taxa de crescimento é usada por algumas plantas? Embora não mostrado neste estudo, uma explicação plausível é que as espécies de plantas que apresentam folhas não verdes se desenvolvam preferencialmente perto das margens de rios e igarapés. Esses locais provavelmente são mais abertos e apresentam maior entrada de luz solar no sub-bosque, reduzindo assim a competição por este recurso. Estes mesmos ambientes são sujeitos à lixiviação do solo em função dos pulsos de inundação e vazante do rio. Dessa maneira, o terreno mais pobre em nutrientes deve representar uma pressão seletiva mais forte para o desenvolvimento de estratégias que minimizem a perda de nutrientes quando comparado com a necessidade de crescimento.

5. Referências bibliográficas

- Begon, M.; Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1990. Ecology Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications, London.
- Coley, P.D.; Bryant, J.P. & Chapin III, F.S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P.D. 1987. Patrones en las defensas de las plantas: Porqué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Revista de Biología Tropical* 35: 151-164.
- Coley, P.D. & Kursar, T.A. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs. *In* Tropical Forest Plant Ecophysiology, Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L. & Smith, A.P. (ed.). Chapman and Hall, USA.
- Junk, W.J.; Bayley, P.B. & Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems, pp. 110-127. *In* Proceedings of the International Large River Symposium, Dodge, D.P. (ed.). Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences 106: 110-127.
- Kursar, T.A. & Coley, P.D. 1992a. Delayed greening in tropical leaves: An anti-herbivore defense? *Biotropica* 24: 256-262.
- Kursar, T.A. & Coley, P.D. 1992b. Delayed development of the photosynthetic apparatus in tropical rainforest species. *Functional Ecology* 6: 411-422.
- Mckey, D.; Waterman, P.G.; Mbi, C.N.; Gartlan, J.S.E & Struhsaker, T.T. 1978. Phenolic content of vegetation in two rain forest. *Ecological Applications Science* 202: 61-63
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, A.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R. & Procópio, L.C. 1999. Flora de Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra Firme na Amazônia Central. INPA, Manaus.
- Walker, I. 1995. Amazonian stream and small rivers, pp 167-193. *In* Limnology in Brazil. Tundisi, J.G.; Bicudo, C.E.M. & Matsumura, T. (ed.). Brazilian Academy of Science – Brazilian Limnological Society, Brazil.

Professor orientador: Eduardo Arcoverde