

Influência da disponibilidade de luz na resposta das plantas à herbivoria: um teste da hipótese da disponibilidade de recursos com a utilização de método comparativo filogenético

André Braga Junqueira, Daniele Kasper, Rodrigo Antônio de Souza, Tamaris Gimenez Pinheiro

Introdução

Herbivoria são os danos causados às plantas por diversos grupos animais que delas se alimentam, podendo provocar reduções no crescimento e reprodução das plantas, que por sua vez influenciam as respostas competitivas e a composição de comunidades vegetais (Dirzo 1980; Coley 1983; Marquis 1984). Em florestas tropicais aproximadamente 11 % da área foliar anual produzida é consumida por herbívoros e patógenos (Coley & Aide 1991), um valor equivalente ao investimento das plantas em reprodução (Bassaz *et al.* 1987).

Para diminuir o impacto dos herbívoros, as plantas utilizam diversos mecanismos de defesa, como compostos químicos, barreiras mecânicas e associações biológicas (Weis 1992; Cornelissen & Fernandes 2001; Strauss & Zangerl 2002). No entanto, o investimento em defesas pode variar intra e interespecificamente, e uma das hipóteses propostas para explicar essa variação é a da disponibilidade de recursos (Feeny 1976; Coley *et al.* 1985). Esta hipótese prediz que plantas que ocorrem em ambientes pobres em recursos, tais como nutrientes, luz e

água, investem mais em defesas, uma vez que o custo de reposição das estruturas danificadas pelos herbívoros é alto. (McKey *et al.* 1979; Janzen 1974; Coley *et al.* 1985; Coley 1987). Assim, em ambientes ricos em recursos, seria menos custoso para as plantas a reposição de tecidos removidos por herbívoros do que a produção de defesas.

Apesar das florestas tropicais de terras baixas serem similares em relação a vários fatores bióticos e abióticos, diferenças sutis na disponibilidade de recursos parecem influenciar o balanço entre as estratégias de defesa (Coley & Kursar 1996). Em paisagens fragmentadas essas diferenças podem se tornar muito mais acentuadas pela criação de um limite abrupto entre a floresta e as áreas do entorno (Lovejoy *et al.* 1986; Bierregaard *et al.* 1992). Um dos efeitos diretos e mais imediatos da criação de bordas é o aumento de luminosidade nessas áreas. Em florestas tropicais contínuas a luz solar é geralmente restrita à penetração vertical, mas num fragmento florestal a luz pode penetrar lateralmente ao longo das bordas (Gascon *et al.* 2001).

Silva *et al.* (1997), Cunha *et al.* (1999) e Bieber *et al.* (2004) mostraram que espécies de crescimento lento, adaptadas a ambientes com baixa incidência luminosa, apresentam menor intensidade de herbivoria do que espécies de crescimento rápido. Os autores atribuem esta diferença à maior disponibilidade de luz nos ambientes onde ocorrem as espécies de crescimento rápido, que por isso investiriam menos em defesas contra herbívoros. No entanto, a comparação entre espécies com diferentes níveis de parentesco pode gerar resultados espúrios na interpretação dos dados, pois a utilização de diferentes táxons como unidades amostrais pode implicar em pseudo-replicação filogenética.

A existência de um padrão filogenético faz com que os táxons não sejam estatisticamente independentes. Assim, eles não fornecem evidências independentes de que exista, por exemplo, uma correlação entre uma característica morfológica e a presença do táxon em um determinado ambiente. Tais características poderiam existir nestes táxons apenas em função da herança a partir de um ancestral comum (Diniz 2000). É necessário, portanto, utilizar métodos comparativos filogenéticos para analisar variações de caracteres entre táxons distintos, levando em consideração, de diversas formas, a existência de ancestrais comuns em diferentes níveis na filogenia (Diniz 2000).

O objetivo deste trabalho foi testar a seguinte previsão derivada da hipótese da disponibilidade de recursos: ambientes mais iluminados apresentarão uma maior intensidade de herbivoria que ambientes menos iluminados, independente do grupo taxonômico estudado.

Material & métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento de 100 ha localizado na Fazenda Dimona (02°20' S; 60°06'O), uma das áreas de estudo do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF). A temperatura média na localidade é de 26,7 °C. Os meses mais chuvosos vão de janeiro a março. A estação seca se distribui entre os meses de julho a setembro, quando a precipitação mensal não ultrapassa os 100 mm (Lovejoy & Bierregaard 1990). A área estudada é constituída por floresta tropical úmida em terra firme, distribuída em fragmentos de 1, 10 e 100 ha inseridos numa matriz de vegetação secundária ou pastagens abandonadas.

Delineamento amostral e análises

Cerca de 200 folhas de indivíduos das famílias Annonaceae, Apocynaceae, Araceae, Arecaceae, Burseraceae, Fabaceae, Melastomataceae e Rubiaceae foram coletadas

no subosque da borda e do interior do fragmento. As amostras referentes à borda foram coletadas na área de interface entre o fragmento e a matriz, enquanto que as amostras referentes ao interior do fragmento foram obtidas a uma distância mínima de 200 m da borda. Em laboratório, sorteou-se do total coletado 100 folhas da borda e do interior para cada família. A intensidade de herbivoria foi quantificada através do método proposto por Dirzo & Domingues (1995), que classifica as folhas pela área foliar consumida (AFC) em seis categorias: 0 (0% de AFC); 1 (1-6%); 2 (6,1-12%); 3 (12,1-25%); 4 (25,1-50%); 5 (50,1-100%). A partir das frequências observadas em cada uma das categorias, foi calculado o índice de herbivoria (IH) para cada família na borda e no interior por meio da equação

$$IH = \left(\sum_{i=0}^5 ni \times i \right) / N$$

onde *i* corresponde à categoria de área foliar consumida, *ni* corresponde ao número de folhas na categoria *i* e *N* corresponde ao número total de folhas daquela família.

Partindo da premissa de que as famílias amostradas são monofiléticas, cada

família foi considerada um bloco com dois tratamentos: borda e interior. Este método diminui o ruído filogenético que poderia interferir nos resultados. Para a análise estatística foi utilizado um teste *t* pareado unicaudal.

Resultados

O índice de herbivoria na borda variou de 0,9 (Burseraceae) a 2,1 (Melastomataceae). No interior, o índice variou de 0,6 (Arecaceae) a 2,1 (Fabaceae). As famílias que apresentaram maior diferença no índice entre a borda e o interior foram Rubiaceae (borda: 1,9; interior: 1,2), Arecaceae (borda: 2,0; interior: 0,6) e Araceae (borda: 1,0; interior: 1,8).

Dentre as famílias amostradas três apresentaram maiores índices de herbivoria na borda. Quatro famílias mostraram maior frequência de danos no interior e uma delas, Melastomataceae, não apresentou diferença discernível entre os dois ambientes (Figura 1). Não houve diferença estatisticamente significativa entre a borda do fragmento e seu interior quanto ao índice de herbivoria ($t = -0,625$; g.l. = 7; $p=0,552$).

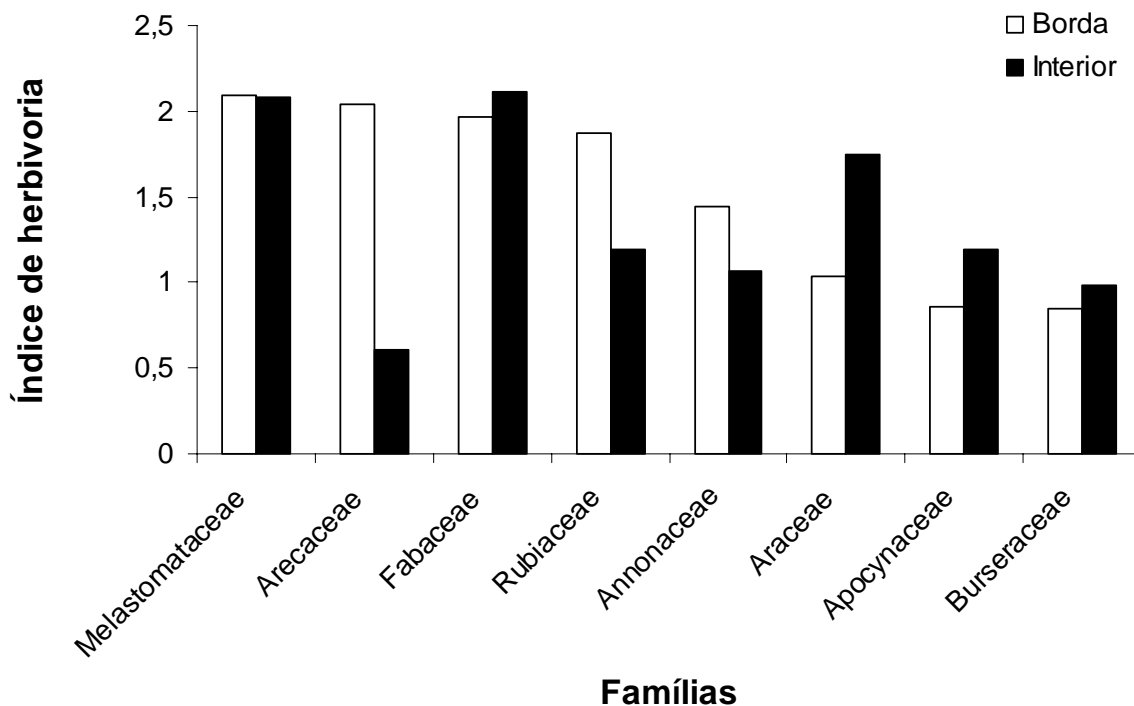


Figura 1. Índice de herbivoria para as famílias de plantas amostradas na borda e no interior do fragmento de 100 ha da fazenda Dimona, Manaus, AM.

Discussão

A hipótese da disponibilidade de recursos foi refutada neste estudo, uma vez que o índice de herbivoria das famílias estudadas tanto na borda quanto no interior do fragmento não foi significativamente diferente. Os resultados demonstram que a quantidade de luz disponível para a planta não é importante no desenvolvimento de estratégias defensivas contra herbívoros.

É possível que os ambientes estudados não apresentem diferenças expressivas na intensidade luminosa a ponto de exercer influência no índice de herbivoria. Ainda que houvesse diferenças na intensidade luminosa entre borda e interior, o custo exigido no direcionamento de recursos para estratégias de defesa é muito alto (Simms & Rausher 1989; Herms & Mattson 1992), assim diferenças sutis na disponibilidade destes não justificariam um

investimento das plantas no desenvolvimento de mecanismos contra herbivoria.

Os resultados encontrados mostram que há uma grande diferença nas médias dos índices de herbivoria (IH) entre as famílias amostradas. Famílias como Fabaceae e Melastomataceae apresentaram altos valores do IH tanto na borda como no interior, enquanto que Apocynaceae e Burseraceae apresentaram valores bastante inferiores nos dois ambientes. Isto mostra que alguns grupos são mais susceptíveis à herbivoria do que outros, provavelmente em virtude de adaptações fixadas ao longo de sua história evolutiva e expressas ao nível de família ou nível superior. Nesse sentido, o nível taxonômico escolhido para controlar a pseudo-replicação filogenética pode não ser o mais adequado para atingir o objetivo proposto uma vez que as estratégias contra herbivoria compartilhadas pelos membros de

uma família poderiam não variar em função de eventuais restrições de recursos.

A maioria dos estudos sobre fragmentação florestal tem mostrado um aumento significativo na densidade de invertebrados na borda, porém as respostas das plantas a este efeito é um componente freqüentemente ausente em estudos sobre fragmentação de habitat (Didham 2001 e referências inseridas). Alguns trabalhos relacionam um aumento da disponibilidade de recursos em áreas fragmentadas sob o efeito de borda com um aumento da densidade de aves insetívoras (Helle & Muona 1985). Lovejoy *et al.* (1986) observaram alguns bandos mistos de aves insetívoras que migraram para a borda da floresta onde existia uma maior disponibilidade de insetos fitófagos se alimentando em brotos e espécies de capoeira. Este efeito pode ter influenciado alguns dos resultados obtidos neste estudo, uma vez que um aumento na densidade de aves insetívoras na borda florestal pode reduzir a abundância de insetos fitófagos e, conseqüentemente, o índice de herbivoria das plantas deste ambiente.

Alguns dos dados encontrados podem ser explicados à luz da hipótese da aparência de Feeny (1976), que prediz que indivíduos mais conspícuos sofrem maior herbivoria. Nossas observações de campo mostram que a família Araceae ocorre em densidade muito maior no interior do fragmento, e o índice de herbivoria encontrado para esta família foi quase duas vezes maior no interior do que na borda. Sugere-se que outros estudos que busquem testar a hipótese da disponibilidade de recursos levem em consideração a densidade relativa das plantas e utilizem a hipótese da aparência como alternativa.

Agradecimentos

Agradecemos ao Adalberto pela orientação aventurada no reino das plantas e ao Léo pela ajuda de campo embebida em cipó d'água.

Referências bibliográficas

- Bazzaz, R. A., Chiariello, N. R., Coley, P. D. & Pitelka, L. F. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience*, 37: 58-67.
- Bieber, A.B.; Martins, E.G.; Werneck, F.; Zuquim, G.; Baldissera, R. & Carballido, V.C. 2004. Variação interespecífica nos mecanismos de defesa contra herbivoria: um teste da hipótese da disponibilidade de recursos. In: Livro do Curso de Campo "Ecologia da Floresta Amazônica". INPA/PDBFF, Manaus, AM.
- Bierregaard, R.O. Jr.; Lovejoy, T.E.; Kapos, V.; Santos, A.A. & Hutchings, R.W. 1992. The biological dynamics of tropical forest fragments. A prospective comparison of fragments and continuous forest. *Bioscience*, 42: 859-866.
- Coley, P.D. & Aide, T.M. 1991. Comparison of herbivory and plant defences in temperate and tropical broad-leaved forests. In: Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions, Price, P.W., Lewinsohn, T.M., Fernández, G.W. & Benson, W.W. (eds.). pp. 25-50. John Wiley & Sons, New York.
- Coley, P.D. & Kursar, T.A. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological tradeoffs. In: Tropical forest plant ecophysiology, Smith, S. S., Mulkey, E. & Chazon, R. L. (eds.). pp. 305-336. Oxford University Press, Oxford.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53: 209-233.
- Coley, P.D.; Bryant, J.P. & Chapin III, F.S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defence. *Science*, 230: 895-899.
- Coley, P.D. 1987. Patterns of plant defense: why herbivores prefer certain species. *Revista de Biologia Tropical*, 35: 251-263.
- Cornelissen, T.G. & Fernandes, W.G. 2001. Defence, growth and nutrient allocation in

- the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae). *Austral Ecology*, 26: 246-253.
- Cunha, H.F.; Vidalenc, D; Herrera, B.R.; Araújo, M.G.P.; Botero, J.I.S. 1999. Fatores de herbivoria na floresta tropical: avaliação da hipótese da disponibilidade de recursos. In: Livro do Curso de Campo "Ecologia da floresta amazônica". INPA/PDBFF. Manaus, AM.
- Didham, R.K. 2001. The implications of changing invertebrate abundance patterns for insectivorous vertebrates in fragmented forest in central Amazonia. In: Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest, Bierregaard, R. O., Gascon, C., Lovejoy, T. E. & Mesquita, R. C. G. (eds.). Yale University Press, New York.
- Diniz, J.A.F. 2000. Métodos Filogenéticos Comparativos. Holos, Ribeirão Preto.
- Dirzo, R. & Domínguez, C.A. 1995. Plant-herbivore interactions in a Mesoamerican tropical dry forest. In: Seasonally Dry Tropical Forest. Bullock, S. H., Mooney, A. & Medina, E. (eds). pp. 305- 325. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dirzo, R. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions: I. The acceptability of thirty plant species to the slug *Agriolimax caruanae*. *Journal of Ecology*, 68: 981-998.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defenses. In: Biochemical Interactions between plants and insects, Wallace, J. W. & Mansell, R. L. (eds). Vol. 10. pp. 1-40. Plenum Press, New York.
- Gascon, C.; Bierregaard, R.O; Laurance, W.F. & Mérona, J.R. 2001. Deforestation and forest fragmentation in the Amazon. In: Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. Bierregaard, R. O.; Gascon, C., Lovejoy, T. E. & Mesquita, R. C. G. (eds.). Yale University Press, New York.
- Helle, P. & Muona, J. 1985. Invertebrate numbers in edges between clear-fellings and mature forests in northern Finland. *Silva Fennica*, 19: 281-294.
- Harms, D.A. & Mattson, W.J. 1992. The dilemma of the plants: To grow or to defend. *Quarterly Review of Biology*, 67: 283-335.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6: 69-103.
- Lovejoy, T.E. & Bierregaard, R.O. 1990. Central Amazonian forests and the minimum critical size of ecosystems project. In: Four Neotropical Rainforests. Gentry, A. (ed.). pp. 60-71. Yale University Press, New Haven.
- Lovejoy, T.E.; Bierregaard, R.O.; Rylands, A.; Malcolm, J.; Quintela, C.; Harper, L.; Brown, K.; Powell, A.; Powell, G.; Schubart, H. & Hays, M. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Conservation biology: the science of scarcity and diversity, Soulé, M. E. (ed.). pp. 257-285. Sinauer, Sunderland.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226: 537-539.
- McKey, D. 1979. The distribution of secondary compounds within plants. In: Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Rosenthal, G. W. & Janzen, D. H. (eds.). pp. 55-133. Academic Press, New York.
- Silva, A.L.; Rittl, C.; Aparício, J.; Brillhante, S.H.C.; Ketelhut, S.M. 1997. Padrões de herbivoria na selva tropical: avaliação da hipótese da disponibilidade de recursos. In: Livro do curso de campo "Ecologia da floresta amazônica". INPA/PDBFF. Manaus, AM.
- Simms, E.L. & Rausher, M.D. 1989. The evolution of resistance to herbivory in *Ipomoea purpurea*. Natural selection by insects and costs of resistance. *Evolution*, 43: 573-585.
- Strauss, S. & Zangerl, A. 2002. Plant-insect interaction in terrestrial ecosystems. In: Plant-Animal Interactions and

Evolutionary Approach. Ed. Blackwell Publishing, New Jersey.

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.). University of Chicago Press, Chicago.

Orientação: Adalberto J. Santos