

Vigor, arquitetura e estresse vegetal na Amazônia Central: agentes galhadores se importam com isso?

Adaíses Simone Maciel da Silva

Introdução

Determinadas características das plantas têm sido usadas para explicar a variação na riqueza e na abundância de herbívoros associados a um hospedeiro. Foram sugeridas hipóteses e teorias que tentam esclarecer como essas interações herbívoros-plantas ocorrem, quais são as causas e conseqüências para os dois membros envolvidos e o que favorece a especificidade por hospedeiro (Araújo 1997). A hipótese do estresse vegetal pressupõe que plantas sob estresse são mais vulneráveis ao ataque porque elas seriam mais ricas em nutrientes e menos protegidas por defesas químicas (White 1984). A hipótese do vigor (Price 1991) propõe que plantas mais vigorosas, isto é, plantas com taxas de crescimento maiores que a média da população, seriam preferidas por herbívoros que dependem da intensa atividade meristemática. Porém, maiores taxas de crescimento podem ser uma conseqüência do ataque, e não a causa (Prado & Vieira 1999). Assim, ramos e folhas galhadas cresceriam mais que seus vizinhos pela eficiência em drenar mais recursos que aqueles órgãos não galhados (Prado & Vieira 1999). Há ainda a hipótese da arquitetura da planta, que sugere que plantas maiores suportam maiores populações de herbívoros (Lawton 1983).

Das diversas interações entre plantas e animais pode-se destacar a que leva à formação de galhas (Kraus 1997). As galhas são resultantes do crescimento vegetal anormal em resposta ao consumo ou outro estímulo causado por diversos organismos, como vírus, bactérias, fungos, ácaros e

insetos (Maia & Fernandes 2004). Essas estruturas são encontradas em todas as partes das plantas, desde a extremidade da raiz até as gemas apicais do caule, em órgãos vegetativos e reprodutivos. Estão presentes em quase todos os grupos de plantas, sendo as eudicotiledôneas notáveis pela abundância e grande diversidade de galhas (Andrade *et al.* 1995).

Os insetos são os organismos formadores de galhas mais importantes. As galhas entomógenas são causadas por coleópteros, tisanópteros, hemípteros, homópteros, himenópteros, dípteros e lepidópteros (Kraus 1997; Maia & Fernandes 2004). Dentre os galhadores mais comuns, destacam-se dípteros da família Cecidomyiidae, capazes de induzir galhas em diversos órgãos da planta, principalmente em folhas (Maia & Fernandes 2004)

Alguns pesquisadores vêm tentando registrar e elucidar as interações envolvendo galhas na Floresta Amazônica (Julião 2002; Corrêa 2003; Julião *et al.* 2005b). Mais estudos devem ser realizados para determinar se as variáveis levantadas em ambientes temperados se aplicam aos trópicos.

A fim de testar as hipóteses do vigor (Price 1991) e da arquitetura da planta (Lawton 1983) quanto à preferência de agentes galhadores, formulei as seguintes perguntas: (1) A riqueza e a abundância de galhas são maiores em plantas mais vigorosas? (2) A riqueza e a abundância de galhas são maiores em plantas com arquitetura mais complexa? Associada a essas questões testei a hipótese do estresse vegetal (White 1984), (3) tentando determinar se plantas em ambientes sujeitos a maior estresse abiótico apresentam mais galhas.

Material e métodos

Desenvolvi o estudo na Reserva do km 41, localizada a cerca de 80 km ao norte de Manaus (02°24'S e 59°44'O). A reserva possui uma área de 10.000 ha em uma matriz muito maior de floresta de terra firme e é administrada pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF-Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Instituto Smithsonian).

A família Melastomataceae apresenta alta diversidade de galhas (Fernandes *et al.* 2001; Maia & Fernandes 2004). Selecionei uma espécie não identificada do gênero *Miconia* por ser bastante representativa na área de estudo e por estar presente tanto em borda associada à estrada como em clareiras.

Marquei os 50 primeiros indivíduos encontrados com pelo menos cinco ramos, 20 folhas e altura até 3m, sendo 25 indivíduos em borda e 25 em clareiras. Em cada planta measurei a altura (cm), o diâmetro a altura do solo (DAS) (cm), o número e o comprimento dos ramos (ramos intermediários da planta), o número de folhas e a área foliar aproximada (folhas totalmente expandidas). Posteriormente, foram contabilizadas todas as galhas em diferentes estádios de desenvolvimento, encontradas na parte aérea dos indivíduos de *Miconia* sp selecionados. As galhas foram morfotipadas e categorizadas quanto à morfologia externa, cor e órgão atacado (Maia & Fernandes 2004; Julião *et al.* 2005a). A fim de descrever o agente indutor, parte das folhas galhadas foi dissecada para obtenção de larvas e pupas, enquanto outra parte foi mantida individualmente em sacos plásticos fechados e umedecidos para obtenção de insetos adultos e posterior identificação (Maia & Fernandes 2004).

Como a inclusão de fatores preditores correlacionados na análise pode gerar resultados espúrios (Rohlf & Sokal 1981), determinei *a priori* se os preditores de vigor (comprimento dos ramos, número de folhas e área foliar aproximada) e arquitetura (altura, DAS e número de ramos) da planta estavam correlacionados utilizando correlações de Pearson. Uma vez que o comprimento de ramos, o número de folhas e a área foliar aproximada foram fortemente correlacionados ($r=0,70$; $r=0,69$ e $r=0,62$), optei por utilizar o número de folhas como variável representativa do vigor. O mesmo foi feito para a altura, o DAS e o número de ramos ($r=0,34$; $r=0,57$ e $r=0,12$), escolhendo o DAS como variável representativa de arquitetura. Posteriormente, utilizei análise de covariância para testar o efeito do vigor e da arquitetura na abundância e riqueza de galhas nos dois ambientes de ocorrência da planta (borda associada à estrada e clareiras). No modelo inicial incluí as interações entre os fatores preditores, excluindo posteriormente as interações não significativas.

Resultados

Miconia sp. possui uma alta frequência de galhas registrada em 88% das plantas na borda e 33% das plantas em clareiras. Registrei seis morfo-espécies de galhas, das quais cinco estiveram presentes em clareiras e seis em borda. A morfo-espécie 1 foi mais abundante tanto em borda como em clareira, com seu maior valor registrado em borda (total =198) (Tabela 1).

Quanto à parte da planta de ocorrência das galhas, a maioria foi encontrada na lâmina foliar, distribuídas nas faces adaxial e abaxial, sem preferência aparente do agente indutor das galhas. Além da lâmina foliar, as galhas também foram observadas em pecíolo, gema axilar, ramo e caule. Os

formatos das galhas variaram entre esférico, cilíndrico, fusiforme e intumescimento. Já a coloração variou entre amarela, verde, marrom e vermelha (Tabela 1 e Figura 1).

Tabela 1. Abundância e descrição morfológica de galhas presentes em *Miconia* sp. em clareira e borda de floresta, na Reserva do km 41, Manaus.

Morfo – espécie	Abundância		Descrição morfológica da galha			
	Clareira	Borda	Parte da planta	Formato	Cor	Figura
1	83	198	Folha	Esférica	Amarela	1b-1d
2	5	6	Pecíolo	Esférica	Verde	1e
3	40	59	Ramo	Esférica	Marrom	1f
4	6	1	Ramo	Intumescimento	Marrom	1g
5	15	6	Gema axilar	Fusiforme	Vermelha	1h–1j
6	0	3	Gema axilar	Cilíndrica	Vermelha	1l

Os agentes indutores das morfo-espécies de galhas 1, 2, 3 e 5 eram dípteros, em estágio de pupa (Figura 1). Os agentes indutores das morfo-espécies 4 e 6 eram insetos, mas a identificação em nível taxonômico específico não foi possível devido a um maior tempo requerido até a eclosão do adulto. As morfo-espécies 1, 2, 3 e 5 eram uniloculares e abrigaram uma única larva de inseto. As morfo-espécies 4 e 6 eram maciças com pequenas lojas distribuídas no tecido da galha, suportando mais de uma larva em seu interior (Figura 1).

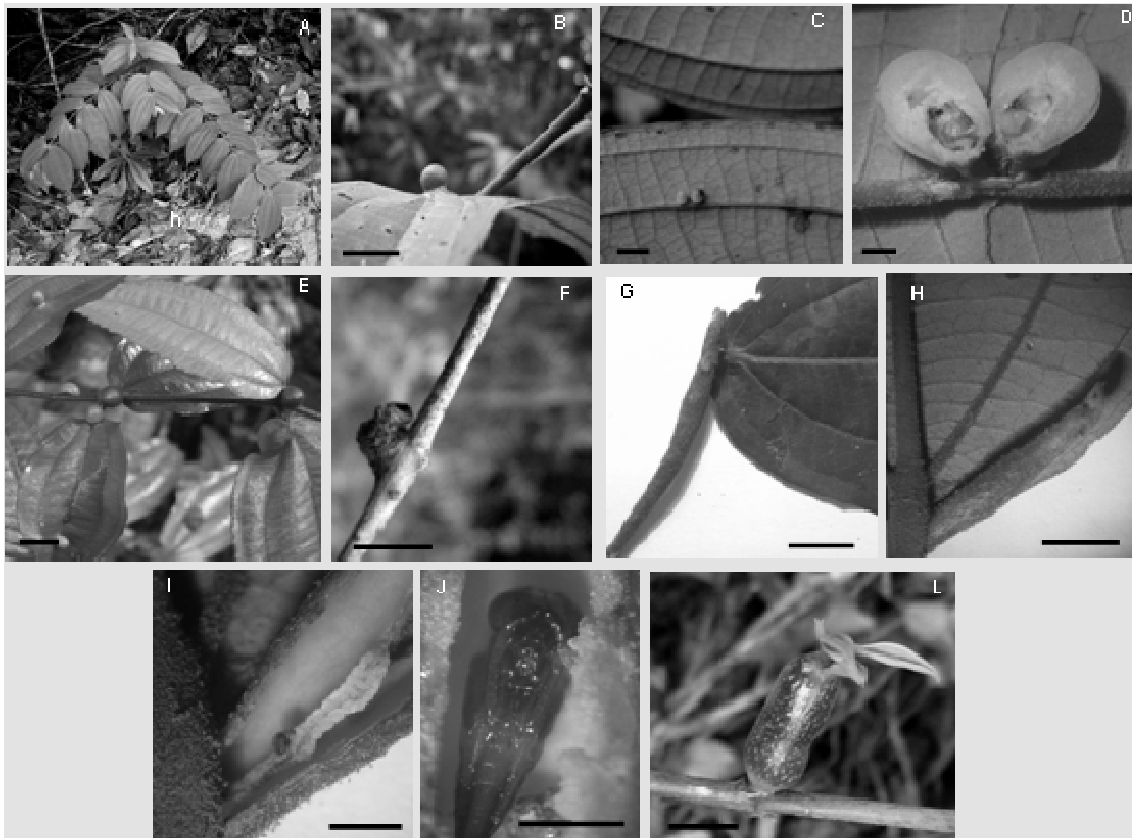


Figura 1. Galhas presentes em *Miconia* sp., na Reserva do km41, Manaus. A. Visão geral de *Miconia* sp. B. galha esférica na face adaxial de folha. C. galha esférica na face abaxial de folha. D. seção longitudinal de uma galha foliar esférica (uma loja presente). E. galhas esféricas em folha e pecíolo. F. galha esférica em ramo. G. Intumescimento em ramo. H. galha fusiforme em gema axilar. I. seção longitudinal de uma galha fusiforme. J. pupa de díptero em galha fusiforme. L. galha cilíndrica em gema axilar. Barra da escala. B,C,E,F,G,L = 1cm; H = 5mm; D,I,J = 1mm.

Observei uma relação significativa entre a abundância de galhas e o vigor da planta ($F=5,499$; $gl= 44;1$; $p=0,024$). A abundância de galhas não diferiu entre os ambientes de borda da floresta e clareiras ($F=2,392$; $gl=44;1$; $p=0,129$). A interação do vigor e da arquitetura com o ambiente de ocorrência das plantas também não influenciou a abundância das galhas ($F=0,506$;

gl=44;1; p=0,481 e F=0,223; gl=44;1; p=0,561). Tanto em borda quanto em clareira, a abundância de galhas não foi influenciada pela arquitetura da planta (F=0,343; gl=44;1; p=0,562) (Figura 2).

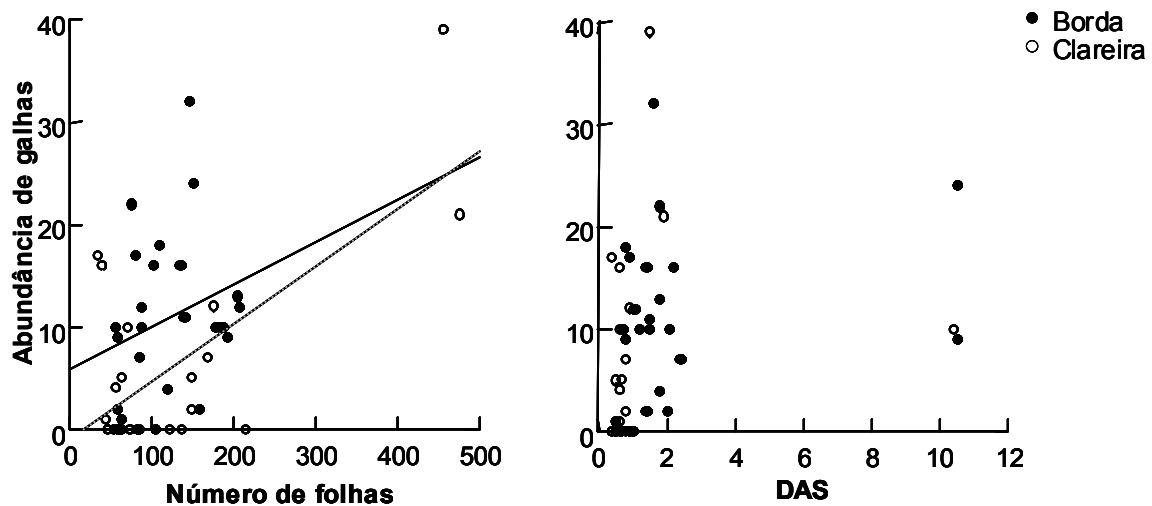


Figura 2 . Abundância de galhas em função do número de folhas e DAS de plantas de *Miconia* sp. em clareira e borda de floresta, na Reserva do km 41, Manaus.

O vigor e a arquitetura da planta não influenciaram a riqueza de galhas (F=1,166; gl=44;1; p=0,286 e F=1,015; gl=44;1; p=0,319, respectivamente). Não houve interações entre o ambiente e ambas variáveis preditoras (F=1,511; gl=44;1; p=0,226 e F=0,099; gl=44;1; p=0,755, respectivamente). Por outro lado, a riqueza de galhas diferiu entre os dois ambientes, com maior número relativo de espécies na borda da floresta (F=4,376; gl=44;1; p=0,042) (Figura 3).

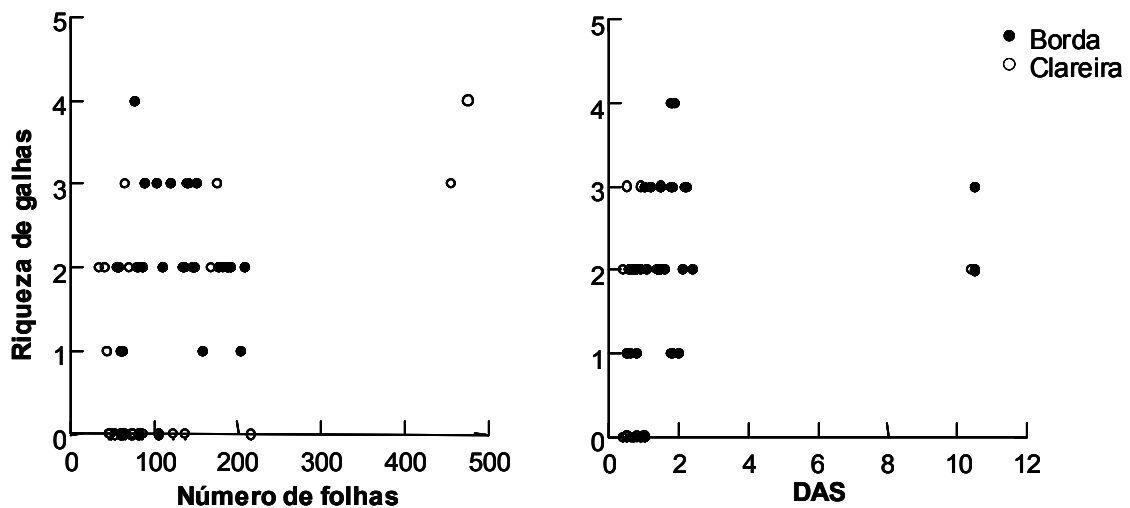


Figura 3 . Riqueza de galhas em função do número de folhas e DAS de plantas de *Miconia* sp. em clareira e borda de floresta, na Reserva do km 41, Manaus.

A maioria das plantas apresentou uma pequena amplitude de variação no número de folhas e DAS. No entanto, alguns valores extremos foram observados. Quando re-analisei os dados, excluindo esses pontos mais extremos de número de folhas e de DAS, observei que as tendências anteriormente constatadas para (1) maior abundância de galhas em função do número de folhas independentemente do ambiente e (2) maior riqueza de galhas em borda associada à estrada, independentemente do vigor ou da arquitetura da planta, não se mantiveram. Isto pode indicar que características das plantas não influenciaram o comportamento dos agentes galhadores dentro de uma escala reduzida de arquitetura ou vigor.

Discussão

A ocorrência da maioria das galhas em folhas também foi observada em outros estudos (Mani 1964; Maia & Fernandes 2004; Urso-Guimaraes & Scareli-Santos 2006), o que indica que módulos vegetais de crescimento rápido

(ex. folhas com tempo de vida curto) são sítios ideais para oviposição e sobrevivência das larvas até a eclosão dos adultos (Price et al. 1997).

A hipótese do vigor (Price 1991) propõe que herbívoros se comportam de maneira distinta em função das taxas médias de crescimento de plantas ou módulos de plantas (ex. folhas e ramos) em uma população. Uma vez que ramos mais vigorosos tornam-se maiores ao final de seu crescimento, espera-se que esses ramos sejam mais utilizados por herbívoros. As plantas mais vigorosas de *Miconia* sp. foram preferencialmente utilizadas por fêmeas de insetos indutores de galhas como sítios de oviposição, tanto em borda como em clareiras, indicando que o sucesso do agente indutor da galha pode depender da escolha do sítio de oviposição (Price 1991). Diversos estudos demonstraram a importância do vigor vegetal no comportamento de agentes indutores de galhas. Galhas de *Pemphigus betae* (Aphidae) são mais abundantes em folhas jovens grandes de *Populus augustifolia* (Salicaceae), *Diplolepis spinosa* (Cynipidae) prefere ovipôlar em ramos de rápido crescimento de *Rosa arizonica* (Rosaceae) e *Euura mucronata* (Tenthredinidae) produz galhas nas gemas foliares de ramos grandes de *Salix lasiolepis* (Salicaceae) (Price 1991). Por outro lado, Araújo et al. (2003) observaram que em *Baccharis pseudomyrriocephala* (Asteraceae) os agentes indutores das galhas não responderam positivamente ao tamanho dos ramos e Faria & Fernandes (2001) demonstraram que *Neopelma baccharidis* (Psyllidae) não selecionam ramos de *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae) baseado em seu comprimento.

A hipótese da arquitetura vegetal (Lawton 1983) engloba duas outras hipóteses. A primeira sugere que o tamanho influencia a diversidade de insetos devido ao efeito da área *per se*. A outra considera que plantas maiores

disponibilizam maior quantidade de recursos, por possuírem mais sítios de oviposição e por serem mais aparentes para os indutores de galhas. Nesse estudo, a arquitetura da planta não influenciou a abundância e a riqueza dos agentes indutores de galhas nos dois ambientes estudados, indicando que a disponibilidade de recursos não interferiu no padrão de ocorrência das galhas.

Araújo *et al.* (2003) observaram uma relação entre espécie-área, já que a diversidade de insetos galhadores mostrou variação positiva com o tamanho da planta hospedeira (*Baccharis pseudomyrriocephala*). O número de galhas de *Asphondylia* sp. em *Larrea tridentata* aumentou com o tamanho da planta, o que pode sugerir relação com a disponibilidade de sítios de oviposição (Waring & Price 1990).

A diferença na riqueza de galhas entre plantas na borda e em clareiras, ainda que pequena, pode ser explicada pela hipótese do estresse vegetal (White 1984). Em borda associada à estrada os efeitos da incidência solar, da dessecação, da limitação hídrica e de nutrientes devem ser mais intensos que em clareiras, induzindo a preferência dos galhadores por essas plantas. Concomitante a essa idéia, Fernandes & Price (1988, 1991) argumentam que insetos indutores de galhas são beneficiados em ambientes onde as condições são mais xéricas. Insetos indutores de galha têm baixa probabilidade de sobrevivência em habitats úmidos, determinado pelas altas taxas de parasitismo e predação nesses ambientes (Fernandes & Price 1992).

Fernandes & Price (1988) observaram que muitos herbívoros atacaram plantas e módulos de plantas grandes, mas que eles selecionaram preferencialmente plantas em locais mais secos, que poderiam estar sujeitos a estresse. Fêmeas do inseto *Dyoryctria albovitella* selecionaram ramos maiores

de *Pinus edulis* para oviposição, mas populações maiores foram observadas em locais onde havia maior limitação hídrica e nutricional. Assim, parece que insetos galhadores são mais abundantes em ambientes xéricos que méxicos, e além disso módulos maiores sejam preferidos nos locais mais xéricos (Fernandes & Price, 1988).

No presente estudo, contudo, as relações não foram observadas quando os valores de DAS ou de número de folhas foram pequenos. Neste intervalo, uma grande variação foi observada, tanto para riqueza quanto para abundância de galhas. Esse fato não invalida os resultados encontrados, mas indica que a existência de um padrão de ocorrência de galhas nas plantas pode ou não ser corroborado em estudos que amostram uma amplitude maior das variáveis utilizadas. Todavia, se os pontos extremos de vigor e de arquitetura não forem ocasionais e de fato explicarem uma tendência natural dentro do sistema galhadores-planta, pode-se esperar que os agentes galhadores de *Miconia* sp. na Floresta de terra firme da Amazônia Central prefiram ovipôr em plantas mais vigorosas e de ambientes mais xéricos.

Agradecimentos

Agradeço ao Leo e à Taís, pelo auxílio no trabalho de campo. À Janaína, pela paciência e atenção em todos os momentos. Ao Thiago, Carol, Bráulio, Adal, Glauco e Zé Luís pelas sugestões, ajuda na análise dos dados e discussão do tema. A todos os colegas do curso pelos momentos maravilhosos (de estresse também!) compartilhados.

Referências bibliográficas

- Andrade, G.I.; Silva, I.M.; Fernandes, G.W. & Scatena, V.L. 1995. Aspectos biológicos das galhas de *Tomoplagia rudolphi* (Díptera: Tephritidae) em *Vernonia polyanthes* (Asteraceae). *Revista Brasileira de Biologia* 55: 819-829.
- Araújo, A.P.A.; Carneiro, M.A.A. & Fernandes, G.W. 2003. Efeitos do sexo, do vigor e do tamanho da planta hospedeira sobre a distribuição de insetos indutores de galhas em *Baccharis pseudomyrriocephala* Teodoro (Asteraceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47: 487-490.
- Araújo, M.C.G.P. 1997. Aspectos ecológicos e evolutivos da interação entre animais e plantas. In: *Interações Ecológicas & Biodiversidade*. Araújo, M. A. P.; Coelho, G. C.; Medeiros, L. (orgs.). Editora UNIJUÍ, Ijuí.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in Tropical Forests, *Annual Review of Ecology and Systems* 27: 305-325.
- Corrêa, C.E. 2003. Padrões de formação de galhas de insetos em *Vismia cayennensis* (Clusiaceae) na reserva do km 41, Amazônia Central. In: Livro do Curso de Campo "Ecologia da Floresta Amazônica". INPA/PDBFF, Manaus.
- Faria, M.L. & Fernandes, W. 2001. Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore. *Ecological Entomology* 26: 37-45.
- Fernandes, G. W.; Julião, G. R.; Araújo, R. C.; Araújo, S. C.; Lombardi, J. A.; Negreiros, D. & Carneiro, M. A. A. 2001. Distribution and morphology of insect galls of the Rio Doce Valley, Brazil. *Naturalia* 26: 221-224.

- Fernandes, G.W. & Price, P.W. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness: test of hypotheses. *Oecologia* 76: 161-167.
- Fernandes, G.W. & Price, P.W. 1991. Comparisons of tropical and temperate galling species richness: the role of environmental harshness and plant nutrient status. In: *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Price P.W., Lewinsohn T.M., Fernandes G.W., Benson W.W. (eds). John Wiley, New York.
- Fernandes, G.W. & Price, P.W. 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia* 90:14-20.
- Julião, G.R. 2002. Riqueza de insetos galhadores e de suas plantas hospedeiras em clareiras e áreas de floresta primária da Amazônia Central. In: *Livro do Curso de Campo "Ecologia da Floresta Amazônica"*. INPA/PDBFF, Manaus.
- Julião, G.R.; Fernandes, G.W.; Negreiros, D.; Bedê, L. & Araújo, R.C. 2005a. Insetos galhadores associados a duas espécies de plantas invasoras de áreas urbanas e peri-urbanas. *Revista Brasileira de Entomologia* 49: 97-106.
- Julião, G.R.; Verticinquê, E.M. & Fernandes, G.W. 2005b. Richness and abundance of gall-forming insects the Mamirauá Várzea, a flooded Amazonian forest. *Uakari* 1: 39-42.
- Kraus, J. E. 1997. Respostas morfogenéticas de plantas a indutores galhadores. In: *Interações Ecológicas & Biodiversidade*. Araújo, M. A. P.; Coelho, G. C.; Medeiros, L. (orgs.). Editora UNIJUÍ, Ijuí.

- Lawton, J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 27: 200-207.
- Maia, V. C. & Fernandes, G. W. 2004. Insect galls from Serra de São José (Tiradentes, MG, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 64: 423-445, 2004.
- Mani, M.S. 1964. The ecology of plant galls. The Hague, Junk.
- Prado, P.I.K.L. & Vieira, E.M. 1999. The interplay between plant traits and herbivore attack: a study of a stem galling midge in the neotropics. *Ecological Entomology* 24:80-88.
- Price, P.W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62: 244-251.
- Price, P.W., Fernandes, G.W. & Waring, G.L. 1987. Adaptive nature of insect galls. *Forum: Environmental Entomology* 16: 15-24.
- Rohlf, F.J. & Sokal, R.R. 1981. *Statistical tables*. W.H. Freeman and Company, New York.
- Urso-Guimaraes, M.V. & Scarelli-Santos, C. 2006. Galls and gall markers in plants from the Pé-de-gigante Cerrado Reserve, Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66: 357-369.
- Waring, G.L. & Price, P.W. 1990. Plant water stress and gall formation (Cecidomyiidae: *Asphondylia* spp.) on creosote bush. *Ecological Entomology* 15: 87-95.
- White, T.C.R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 90-105.