

Disponibilidade de luz e herbivoria em *Henriettea* sp. (Melastomataceae) na Amazônia Central

Débora Cristina Rother

Introdução

A dinâmica das populações de plantas é influenciada diretamente por herbívoros e patógenos e indiretamente por parasitas, parasitóides e predadores dos herbívoros. Esses organismos podem alterar o crescimento dos indivíduos, o sucesso reprodutivo, o estabelecimento de plântulas e a distribuição espacial dos indivíduos de uma espécie no ambiente (Harper, 1977). Em plantas, a pressão da herbivoria tem conduzido à evolução de defesas químicas e mecânicas, assim como alterações fenológicas, como tentativa de afastar ou intoxicar os herbívoros (Coley & Barone, 1996). Adicionalmente, as condições ambientais podem modificar a resposta das plantas à herbivoria, a fim de minimizar os efeitos negativos da redução foliar (Ritchie, 2000).

A relação entre fatores bióticos e abióticos parece influenciar o balanço entre as estratégias de defesas das plantas. A hipótese de respostas contínuas propostas por Maschinski & Whitham (1989) propõe que plantas consumidas por herbívoros crescendo em áreas onde os recursos são abundantes podem mostrar aptidão similar à das plantas sem herbívoros e, desta forma, compensar os efeitos da herbivoria (Strauss & Agrawal, 1999). Além disso, o investimento das plantas em defesas contra a herbivoria pode variar

intra e interespecificamente, e uma das hipóteses propostas para explicar essa variação é a hipótese de disponibilidade de recursos. Essa hipótese prediz que plantas estabelecidas em ambientes com baixa quantidade de nutrientes, luz e água, investem mais em defesa, uma vez que o investimento em reposição de tecidos danificados é alto (Coley *et al.*, 1985). Desta forma, para plantas em ambientes com maior disponibilidade de recursos, seria menos custoso investir na reposição de estruturas removidas pelos herbívoros e em crescimento do que investir na produção de defesas químicas e estruturais (Coley, 1983).

Em florestas tropicais, a abertura de clareiras gera mudanças importantes nas características bióticas e abióticas do ambiente (Martinez-Ramos *et al.*, 1989), como o aumento da disponibilidade de luz, espaço e nutrientes (Denslow, 1987). No ambiente de clareiras, as espécies de plantas coexistem com estratégias adaptativas variadas e alocam recursos de forma diferencial para a fotossíntese, podendo modificar a qualidade de suas folhas e influenciar suas interações com os herbívoros (Lowman, 1992). Em um estudo comparando a taxa de herbivoria em uma floresta tropical, Coley (1983) verificou que plantas presentes em locais mais iluminados são em geral mais consumidas por herbívoros,

provavelmente devido ao menor investimento em defesas físicas e químicas, o que torna suas folhas mais palatáveis do que as plantas sob dossel. Espécies de sub-bosque, por sua vez, tem como estratégia investir mais em defesa e menos em crescimento (Grime, 1983). Assim, espera-se que em ambientes com mais luz as plantas sejam mais altas e estejam sujeitas a uma maior taxa de herbivoria (Lowman, 1985).

Neste estudo, foi testada a hipótese de que a intensidade de herbivoria em *Henriettea* sp. (Melastomataceae) está relacionada com a disponibilidade de luz no ambiente. A predição é que indivíduos de *Henriettea* sp. em clareiras apresentam maior intensidade de herbivoria, já que plantas em clareiras estão submetidas a uma maior intensidade de luz. Sendo a defesa das plantas um componente importante nas interações planta-herbívoros seria esperado encontrar maior abundância de invertebrados herbívoros em ambientes mais iluminados, nos quais as plantas investiriam mais em crescimento do que em defesas. Assim, para isolar o efeito da abundância de herbívoros da hipótese de disponibilidade de recursos, também foi comparada a abundância de herbívoros entre os ambientes estudados.

Material & métodos

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em uma floresta de terra firme, na Reserva 1501 (Km 41) do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais

(PDBFF/ INPA) (2° 26' 25" S, 59° 45' 43" O), localizada a 80 km a noroeste de Manaus, AM. Esta reserva abrange 10.000 ha de floresta de terra firme contínua cujo relevo é caracterizado por áreas de platô, vertentes e baixios com flora diferenciada e altitude que varia entre 50 - 125 m em relação ao nível do mar. A área utilizada para desenvolver este estudo é coberta por floresta de terra firme, constituída por vegetação ombrófila densa e estrutura vertical caracterizada por um dossel com cerca de 37 m de altura (Ribeiro *et al.*, 1999). A temperatura média anual é de 26 °C e a precipitação varia em torno de 2200 mm (RADAMBRASIL, 1978).

Espécie estudada

Henriettea sp. é uma espécie arbustiva tropical pertencente a família Melastomataceae que se distribui na Amazônia brasileira, venezuelana e guianense (Ribeiro *et al.*, 1999). Para testar as duas predições propostas no presente estudo, a espécie *Henriettea* sp. foi escolhida por ser uma planta abundante na floresta de terra firme, por ocorrer no sub-bosque, clareiras e borda de clareiras e por suas folhas visualmente apresentarem muitos indícios de consumo por herbívoros (observação pessoal).

Coleta dos dados

Um total de 94 indivíduos de *Henriettea* sp. com alturas variando entre 0,3 m e 3,0 m foi marcado de forma arbitrária nos ambientes de sub-bosque, borda de clareiras e clareiras. Altura da planta, abertura de dossel acima da planta,

porcentagem de herbivoria nas folhas e localização da planta (sub-bosque, borda de clareira ou clareira) foram os parâmetros coletados para a análise dos dados.

O segundo par de folhas de cada ramo foi coletado para estimar visualmente a área consumida segundo o método proposto por Dirzo & Domingues (1995). Por este método, as folhas foram classificadas 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 planta pela equação: $IH = (\sum ni \times i) / N$, 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 planta.

A abertura de dossel (AD) acima de cada planta foi medida com um densiômetro esférico (Lemmon, 1957) posicionado na altura do peito (1,30 m). Em cada planta foram feitas quatro leituras voltando-se para cada um dos pontos cardeais e posteriormente foi feita uma média dessas leituras para determinar a porcentagem de abertura de dossel.

Para a coleta dos invertebrados herbívoros foram sorteados 60 indivíduos de *Henriettea* sp. do conjunto de 94 plantas, sendo 21 em sub-bosque, 11 em borda de clareiras e 9 em clareiras. Cada ramo da planta foi balançado sobre uma bandeja branca de plástico e todos os invertebrados que nela caíam foram coletados. Em laboratório estes

invertebrados foram classificados em herbívoros e não herbívoros.

Análise dos dados

Para testar a predição na qual *Henriettea* sp. em ambientes mais iluminados apresenta maior intensidade de herbivoria, o índice de herbivoria e a localização da planta foram comparados por uma análise de variância com comparações planejadas. As comparações planejadas verificaram o contraste entre ambientes de sub-bosque com borda de clareiras e clareiras e em seguida verificaram o contraste entre borda de clareiras e clareiras. Ainda em relação à primeira predição para testar a premissa de que a disponibilidade de luz muda entre ambientes e é maior em clareiras, uma análise de variância foi realizada para comparar a abertura de dossel com a localização da planta. Regressões lineares simples foram realizadas para avaliar a relação entre índice de herbivoria e abertura de dossel a fim de testar se há maior herbivoria em ambientes com maior disponibilidade de luz e, entre altura das plantas e abertura de dossel a fim de testar se há maior alocação de recursos para crescimento das plantas em ambientes mais iluminados.

Para testar se a intensidade de herbivoria ocorre em função da abundância de herbívoros entre ambientes foi realizada uma regressão linear simples entre abundância de herbívoros e localização das plantas (Zar, 1996).

Resultados

Dentre as plantas de *Henriettea* sp. marcadas, 61 foram amostradas em sub-bosque, 20 em borda de clareiras e 13 em clareiras. O índice de herbivoria em sub-bosque variou de 0,5 a 5,0 ($2,1 \pm 1,01$), em borda de clareira variou de 0,69 a 4,13 ($2,69 \pm 1,03$) e em clareira variou de 1,27 a 4,09 ($2,71 \pm 0,80$).

O índice de herbivoria variou significativamente em relação à localização das

plantas em ambientes de sub-bosque, clareiras e bordas de clareiras ($F_{2,91} = 0,023$; $p < 0,05$; Figura 1). Pela comparação planejada, ambientes de sub-bosque diferiram de ambientes de borda de clareiras e de clareiras quanto ao índice de herbivoria ($F_{1,91} = 7,643$; $p < 0,05$) enquanto que borda de clareiras não diferiu de clareiras ($F_{1,91} = 0,004$; $p = 0,95$). Indivíduos de *Henriettea* sp. presentes em borda de clareiras e em clareiras apresentaram maior índice de herbivoria que plantas no sub-bosque.

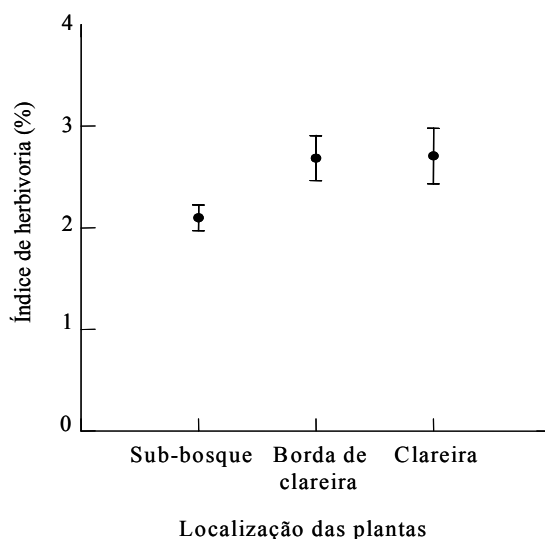


Figura 1. Índice de herbivoria para as localidades de *Henriettea* sp. em ambientes de sub-bosque, borda de clareira e clareira em uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Os pontos representam a média e as barras, o erro padrão.

A abertura de dossel acima de *Henriettea* sp. presentes em sub-bosque variou de 0,10 a 2,08 % ($0,54 \pm 0,45$), em borda de clareiras variou de 0,33 a 4,68 % ($2,32 \pm 1,13$) e em clareiras variou de 1,04 a 7,02 % ($3,47 \pm 2,00$). A abertura de dossel variou significativamente de acordo com a localização da planta nos ambientes ($F_{2,91} = 63,10$; $p < 0,000$). Ambientes de sub-bosque apresentaram

dossel mais fechado que borda de clareiras e clareiras.

O índice de herbivoria e a abertura de dossel não apresentaram relação significativa ($R^2 = 0,041$; g.l. = 92; $p = 0,051$; Figura 2). Ambientes com maior abertura de dossel não apresentam maior índice de herbivoria.

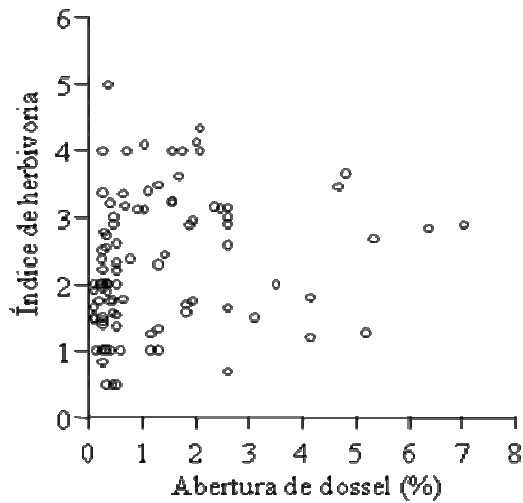


Figura 2. Relação entre o índice de herbivoria em *Henriettea* sp. e a abertura de dossel em uma floresta de terra firme na Amazônia Central.

A altura de plantas de *Henriettea* sp. em sub-bosque variou de 0,3 a 3,0 m ($1,18 \pm 0,69$), em borda de clareiras variou de 0,4 a 3,0 m ($1,55 \pm 0,84$) e em clareiras variou de 1,1 a 3,0 m ($1,98 \pm 0,66$). A altura das plantas apresentou relação positiva com a abertura de dossel ($R^2 = 0,042$; g.l. = 92; $p < 0,05$). Plantas mais altas de *Henriettea* sp. foram encontradas em maior número nos ambientes com

maior luminosidade como as clareiras e borda de clareiras e em menor número no sub-bosque.

Do total de 60 plantas de *Henriettea* sp., em 41 delas foram encontrados invertebrados herbívoros sendo 21 em plantas no sub-bosque, 11 em borda de clareiras e 9 em clareiras. A abundância de invertebrados, no entanto não variou com a localização das plantas nos três ambientes ($F = 0,776$; g.l. = 38; $p = 0,384$; Figura 3).

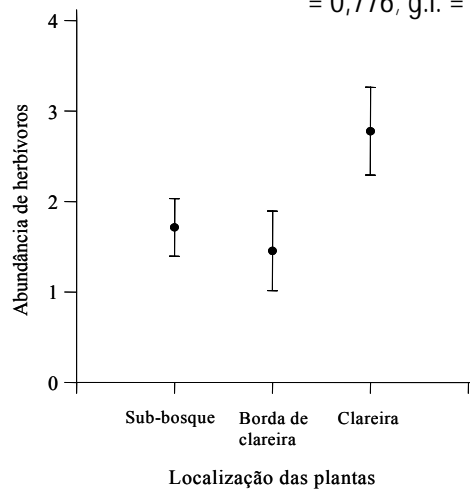


Figura 3. Abundância de herbívoros para as localidades de *Henriettea* sp. nos ambientes de sub-bosque, borda de clareira e clareira em uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Os pontos representam a média e as barras, o erro padrão.

Discussão

A hipótese de que a disponibilidade de recursos está relacionada à intensidade de herbivoria foi corroborada neste estudo, uma vez que o índice de herbivoria das plantas de *Henriettea* sp. diferiu entre ambientes de sub-bosque, borda de clareira e clareira. Plantas em clareiras e nas bordas das clareiras, sujeitas a uma maior intensidade de luz, apresentaram maior área foliar consumida por herbívoros. Portanto, pode-se inferir que a quantidade de luz disponível para plantas é fator importante para o desenvolvimento de defesas, sejam elas químicas ou morfológicas, contra a ação dos herbívoros. Desta forma, plantas em sub-bosque investiriam mais em defesa enquanto as de borda de clareiras e de clareiras, em crescimento. Coley (1980) encontrou que a porcentagem de área foliar consumida (AFC) de folhas de plantas em ambientes de luz e crescimento rápido, foi semelhante à de plantas no sub-bosque, entretanto a AFC diferiu entre folhas jovens e maduras. Uma hipótese plausível seria que regimes de luz maiores aumentam a produção de folhas mais nutritivas quando comparadas com as folhas maduras sendo, neste caso, mais atrativas aos herbívoros (Lowman, 1992).

Ao contrário do esperado, o índice de herbivoria não apresentou relação com a abertura de dossel. Isso pode ter ocorrido porque a medida de luz utilizada não levou em consideração os aspectos qualitativos da luz incidente e também o

índice de área foliar. Para a determinação das categorias sub-bosque, borda de clareiras ou clareiras foram levadas em consideração características do microhabitat como, por exemplo, a estrutura da vegetação periférica das plantas de *Henriettea* sp. A estrutura da vegetação e a declividade do terreno são capazes de modificar as características do microhabitat da planta (Harper *et al.*, 2005). Desta forma, a luz que incide no sub-bosque apresenta características qualitativas distintas daquela das clareiras. Essas diferenças não foram captadas pela medida de abertura de dossel, mas foi pela distinção categórica entre os ambientes.

Plantas mais altas de *Henriettea* sp. associadas aos ambientes com maior abertura de dossel podem ser explicadas pela hipótese de que plantas em clareiras investem mais energia proveniente do metabolismo fotossintético em crescimento. A formação de clareiras decorrente da queda de árvores e galhos influencia a composição, a estrutura e a dinâmica da comunidade vegetal. Neste caso, algumas espécies têm como estratégia a alocação de recursos para maximizar a sua taxa de crescimento através de uma maior eficiência fotossintética, como o caso de plantas pioneiras (Grime *et al.*, 1996). Para *Henriettea* sp., entretanto, uma hipótese plausível seria que esta espécie quando em ambiente de sub-bosque investiria em defesas químicas enquanto que em borda de clareiras e clareiras, assumiria características de plantas pioneiras nos ambientes abertos investindo

em expansões foliares em detrimento de defesa contra herbívoros. A produção de folhas novas representa um custo maior para plantas no sub-bosque do que para as de clareiras e neste caso seria esperado maior investimento em compostos secundários como alcalóides, por exemplo (Coley & Barone, 1996). A maior intensidade de herbivoria em *Henriettea* sp. nas bordas de clareiras e clareiras do que no sub-bosque, encontrada no presente estudo, corrobora a hipótese de alocação de recursos para crescimento ou defesa em função da luminosidade.

Indivíduos de *Henriettea* sp. apresentaram abundância semelhante de invertebrados herbívoros nos ambientes de sub-bosque, borda de clareiras e clareiras. O fato da abundância de herbívoros ser semelhante entre os ambientes é importante para explicar os resultados de intensidade de herbivoria observados neste estudo no contexto da hipótese de disponibilidade de recursos. Os maiores índices de herbivoria podem ser associados a um aumento de disponibilidade de luz como predito pela hipótese de disponibilidade de recursos, e não à diferença na abundância de herbívoros entre os ambientes. Neste caso, a diferença entre uma resposta numérica (abundância) e uma resposta funcional (intensidade de herbivoria) precisa ser considerada em testes futuros da hipótese de disponibilidade de recursos (G. Machado, *com. pess.*). Uma hipótese plausível que explicaria as diferenças nos índices de herbivoria entre sub-bosque, borda de clareiras e clareiras mesmo com abundância similar de herbívoros entre estes ambientes, seria uma diferença na composição de herbívoros,

comportamentos distintos de alimentação e conseqüentemente os tipos de danos ocasionados nas folhas. No caso da maioria dos insetos herbívoros, o tipo de peças bucais que eles possuem determina a maneira como se alimentam e qual o tipo e a intensidade do dano ocasionado nos tecidos foliares das plantas (Borrer & DeLong, 1969).

Indivíduos de *Henriettea* sp. submetidos a distintas condições ambientais como a disponibilidade de nutrientes e a luminosidade respondem de forma diferente quanto a sua defesa contra a herbivoria. Plantas em clareiras e nas bordas são mais altas, estão sujeitas a uma maior intensidade de luz e apresentam maior área foliar consumida por herbívoros. Neste estudo, no entanto, não foram quantificados compostos químicos em *Henriettea* sp. Estudos futuros poderiam avaliar a relação entre composição química das folhas e localização da planta em sub-bosque, borda de clareira e clareira a fim de se compreender as estratégias desta espécie de Melastomataceae perante a atividade dos herbívoros. Também seria interessante um estudo mais aprofundado de outros organismos consumidores de plantas além dos invertebrados herbívoros como patógenos responsáveis por grande parcela dos danos em folhas e que também podem influenciar as populações de espécies das plantas hospedeiras.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente ao Sr. Cardoso que me acompanhou em quase todo o trabalho de campo e por seus brilhantes ensinamentos sobre a fauna e a flora na Amazônia Central! Obrigada aos revisores deste trabalho Juju, Zé Luiz e Paulo De Marco. Aprendi muito com vocês! Também agradeço a todos os companheiros Wanessinha, Pedro, Biu, Juju, Leticidaceae e Glauco que se aventuraram nas saídas de campo sejam elas noturnas ou diurnas para caçar os invertebrados herbívoros. Ao Danilo pelas sugestões no texto. Bia, valeu pela leitura final e pelas brilhantes sugestões. Obrigada às novas amigas construídas neste intenso mês de convivência na Dimona, Mil, várzea, igapó e terra firme. Obrigada a todos os professores que participaram do EFA 2007: Marco Mello, Adriano, Rogelio, Tânia, Auristela, Cláudia, Aline, Akama, Jorge, Adolfo, Thiago Izzo e Paulo De Marco. Meu agradecimento especial vai para o Glauco e para o Zé Luís. Ao Glauco por me orientar nos pontos que tenho mais dificuldades e pelo vidro de pimenta e ao Zé por compartilhar o amor pelos frutos, sementes e plântulas, e pelas conversas científicas e não científicas. Ao Thiago Izzo pelas sugestões na coleta de dados, ao divã do Paulo De Marco para questões estatísticas e aos queridos bonitores, brother Dé e Juju. Obrigada à D. Eduardinha pelas refeições e por nos tratar com tanta doçura, ao Cabocão nosso fornecedor de energia elétrica e professor de brega, ao Léo Marajó pela ajuda no campo e ao Didi, por nos divertir. Enfim, obrigada às meninas pelas longas e longas discussões sobre o campeonato brasileiro, aos

meninos pelas palhaçadas e às pseudoréplicas pela companhia nas baladas regadas a drinks, ao som do Dé! Pseudoreplication ieee...Igarafest!!!

Referências bibliográficas

- Borror, D.J. & D.M. DeLong. 1969. Introdução ao estudo dos insetos. Editora Edgard Blücher Ltda. São Paulo, SP.
- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature*, 284: 545-546.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defenses of tropical trees. *Ecological Monographs*, 53: 211-229.
- Coley, P.; J. Bryant & F. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230: 895-899.
- Coley, P.D. & J.A Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in a tropical forests. *Annual Review of Ecological Systems*, 27: 305-35.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 431-451.
- Dirzo, R. & C.A. Dominguez. 1995. Plant-herbivore interactions in a Mesoamerican tropical dry forest. In: *Seasonally Dry Tropical Forest* (Bullock, S.H.; A. Mooney & E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Grime, J.P. 1983. Plant strategies and vegetation processes. (Grime, J.P. ed.) The Pitman Press, Great Britain.
- Grime, J.P.; J.H.C. Cornelissen; K. Thompson & J.G. Hodgson. 1996. Evidence for causal

- connection between anti-herbivore defense and the decomposition rate of leaves. *Oikos*, 77: 489–494.
- Harper, J.L. 1977. *The population biology of plants*. Academic Press, London, New York.
- Harper, K.A.; S.E. Macdonald; P.J. Burton; J. Chen; K.D. Brosnoff; S.C. Saunders; E.S. Euskirchen; D. Roberts; M.J. Jaiteh & P. Esseen. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19: 768-782.
- Lemmon, P.E. 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. *Journal of Forestry*, 55: 667-668.
- Lowman, M.D. 1985. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species. *Australian Journal of Ecology*, 10: 7-24.
- Lowman, M.D. 1992. Herbivory in Australian rain forests, with particular reference to the canopies of *Doryphora sassafras* (Monimiaceae). *Biotropica*, 24: 263-272.
- Loyola Jr., R. & W. Fernandes. 1993. Herbivoria em *Kiemeyra coriacea* (Guttiferae): efeitos da idade da planta, desenvolvimento e aspectos qualitativos de folhas. *Revista Brasileira de Biologia*, 53: 295-304.
- Martinez-Ramos, M.; E.R. Alvarez-Buylla & J. Sarukhán. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology*, 70: 555-558.
- Maschinski, J. & T.G. Whitham. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist*, 134: 1-19.
- RADAMBRASIL 1978. Levantamento de Recursos Naturais. Vols 1-18. Ministério de Minas e Energia. Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Ribeiro, J.E.; M.J.H. Hopikins; 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 & V. Procópio. 1999. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazonia entral. INPA-DFID, Manaus.
- Ritchie, M.E. 2000. Nitrogen limitation and trophics vs. abiotic influences on insect herbivorous in a temperate grassland. *Ecology*, 81: 1601-1612.
- Schädler, M.; G. Jung; H. Auge & R. Brandl. 2003. Palatability, decomposition and insect herbivory: pattern in a successional oldfield plant community. *Oikos*, 103: 121–132.
- Strauss, S.Y & A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 179-185.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3rd ed. London: Prentice-Hall.