

RIQUEZA DE HERBÍVOROS EM ESPÉCIES ARBÓREAS DE DIFERENTES ESTÁDIOS SUCESSIONAIS

Edgar Alberto do E. S. Silva

INTRODUÇÃO

As espécies de plantas apresentam diferentes estratégias de alocação de recursos para o crescimento, reprodução e produção de defesas químicas de acordo com sua história de vida (Begon *et al.*, 2006). Geralmente, uma maior alocação de recurso para uma dessas características ocasiona uma redução para outra. Em comunidades arbóreas, espécies de diferentes estádios sucessionais possuem diferentes estratégias de alocação de recursos. As espécies pioneiras geralmente apresentam um crescimento rápido (Brokaw, 1987), entretanto atingem pequeno porte, com um ciclo de vida curto (Tabarelli & Mantovani, 1999) e investem pouco em defesas químicas, como compostos secundários (Coley & Barone, 1996). Por outro lado, as espécies de estádios sucessionais tardios crescem lentamente (Schupp *et al.*, 1989), atingem um maior

tamanho e possuem uma maior alocação de recursos para o investimento em defesa (Coley & Barone, 1996).

A menor alocação de recursos em defesas químicas por algumas espécies de plantas pode torná-las mais suscetíveis à herbivoria. A seleção das plantas por formigas cortadeiras, por exemplo, depende principalmente da presença de compostos secundários, tais como alcalóides, fenóis e taninos (Littleddyke & Cherrett, 1978). Além disso, plantas sem látex (compostos secundários insolúveis em água) são mais consumidas por herbívoros do que plantas com látex (Adeney *et al.*, 2004). Dessa forma, é plausível supor que espécies de plantas pioneiras, que investem menos em defesas químicas (Coley & Barone, 1996), seriam mais suscetíveis a um maior número de herbívoros.

Os herbívoros podem ser classificados em diferentes guildas, de

acordo com a forma que utilizam as folhas das plantas (Townsend *et al.*, 2003). Entre as guildas de herbívoros, destacam-se os mastigadores, galhadores e minadores que, devido às suas diferentes maneiras de explorar as plantas, deixam diferentes marcas nos tecidos vegetais. Os mastigadores vivem fora das plantas e podem remover grandes partes das folhas. Tanto os minadores quanto os galhadores vivem dentro dos tecidos das plantas, entretanto, os galhadores formam estruturas denominadas galhas (Begon *et al.*, 2006), que funcionam como drenos de substâncias nutricionais de seus hospedeiros, através do bloqueio do fluxo normal de recursos e/ou pela mobilização (drenagem) ativa destas partes vizinhas à galha (Stinner & Abrahamson, 1979). Apesar da diferença no modo de explorar as plantas, a presença ou ausência de compostos químicos de defesa é um fator importante na seleção da planta pelos herbívoros (Littleddyke & Cherrett, 1978; Fernandes & Price, 1991).

Partindo do ponto que as plantas pioneiras teriam um menor investimento em defesas químicas do

que as espécies de estádios sucessionais tardios (Coley & Barone, 1996), este trabalho teve como objetivo responder à seguinte pergunta: existe diferença na riqueza de herbívoros entre plantas pioneiras e de estádios sucessionais tardios? A minha hipótese foi que as espécies pioneiras são atacadas por uma maior riqueza de herbívoros do que espécies tardias.

MATERIAL & MÉTODOS

Realizei este estudo na Reserva do Km 41 (2°26'S; 59°46'O) do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF/INPA), localizada a 80 km ao norte da cidade de Manaus, Amazonas. A vegetação é classificada como floresta tropical úmida de terra firme (Pires & Prance, 1985), com uma pluviosidade anual que varia de 1.900 a 2.300 mm, com temperatura média anual de 26 °C (RADAMBRASIL, 1978). Analisei as espécies em duas áreas: uma de mata primária, caracterizada por apresentar estrato arbóreo bem definido, um dossel alto de 35 m de altura e árvores emergentes de até 55 m, e outra de mata secundária, que apresenta dossel mais baixo e com maior

entrada de luz do que uma floresta primária (Ribeiro, 2007).

Selecionei oito espécies pioneiras e oito espécies de estádios sucessionais tardios e, para cada uma delas, amostrarei cinco indivíduos, totalizando 80 plantas. Todos os indivíduos das espécies pioneiras se encontravam em áreas de mata secundária, enquanto os indivíduos de espécies de estádios sucessionais tardios se encontravam em áreas de mata primária. Na tentativa de controlar outros fatores que pudessem influenciar a herbivoria (além do estágio sucessional), selecionei apenas espécies com folhas simples, sem pêlos e sem associações mutualísticas com ácaros e formigas, que poderiam conferir algum tipo de defesa contra herbívoros. Todos os indivíduos amostrados tinham altura entre 1,0 e 2,5 m. Em cada um desses indivíduos, inspecionei todas as folhas e registrei a presença de galhas, minas ou área removida por mastigadores. Morfotipei as áreas removidas por mastigadores de acordo com o seu local na folha (borda ou interior). Morfotipei as galhas de acordo com sua forma, coloração e local onde se encontravam na folha (limbo ou

nervura central). Morfotipei as minas de acordo com três características: forma da mina (sinuosa e/ou retilínea), face do limbo em que a mina foi visível (adaxial e/ou abaxial) e região da folha por onde se distribuía a mina (borda e/ou interior). Considerei cada um desses morfotipos como uma espécie de herbívoro diferente.

Para testar a hipótese que espécies pioneiras são consumidas por uma maior riqueza de herbívoros, comparei o número de diferentes morfotipos de herbivoria encontrados em cada espécie pioneira com o número encontrado em cada espécie tardia com um teste t. Minha previsão foi que espécies pioneiras apresentariam um maior número de diferentes morfotipos de herbivoria do que as espécies de estádios tardios.

RESULTADOS

Identifiquei 17 morfotipos de galhas, 12 de minas e dois de herbivoria por mastigadores (Tabela 1). Não houve diferença entre o número de morfotipos de herbivoria encontrados em espécies pioneiras e de estágios sucessionais tardios ($t = 1,040$; g.l. = 14; $p = 0,316$; Figura 1). As

espécies que apresentaram o maior número de morfotipos de herbivoria foram a pioneira *Vismia japurensis* e a tardia *Naucleopsis caloneura*, enquanto as tardias *Siparuna*

cuspidata, *Duguetia flagellaris* e *Casearia javitensis* foram as que apresentaram o menor número de morfotipos (Tabela 1).

Tabela 1. Número de morfotipos de herbivoria por mastigadores (Mast), galhadores (Galhas) e minadores (Minas) encontrados em folhas de oito espécies pioneiras e oito espécies de estádios sucessionais tardios.

Espécie	Mast	Galhas	Minas	Total
Pioneiras				
<i>Bellucia imperialis</i> (Melastomataceae)	2	–	2	4
<i>Vismia japurensis</i> (Clusiaceae)	2	1	5	8
<i>Lacistema aggregatum</i> (Lacistemataceae)	2	2	2	6
<i>Guatteria olivacea</i> (Annonaceae)	2	1	–	3
<i>Duroia longiflora</i> (Rubiaceae)	2	–	1	3
<i>Myrcia fenestrata</i> (Myrtaceae)	2	1	–	3
<i>Guatteriopsis blepharophylla</i> (Annonaceae)	2	–	4	6
<i>Qualea</i> sp. (Vochysiaceae)	2	1	1	4
Subtotal	2	6	11	19
Tardias				
<i>Casearia javitensis</i> (Celastraceae)	2	–	–	2
<i>Duguetia flagellaris</i> (Annonaceae)	2	–	–	2
<i>Pouteria filipes</i> (Sapotaceae)	2	1	–	3
<i>Minguartia guianensis</i> (Olacaceae)	2	1	–	3
<i>Amphirrhox longifolia</i> (Violaceae)	2	1	–	3
<i>Eschweilera wachenheimii</i> (Lecythidaceae)	2	1	–	3
<i>Naucleopsis caloneura</i> (Moraceae)	2	5	1	8
<i>Siparuna cuspidata</i> (Siparunaceae)	2	3	–	5
Subtotal	2	11	1	14

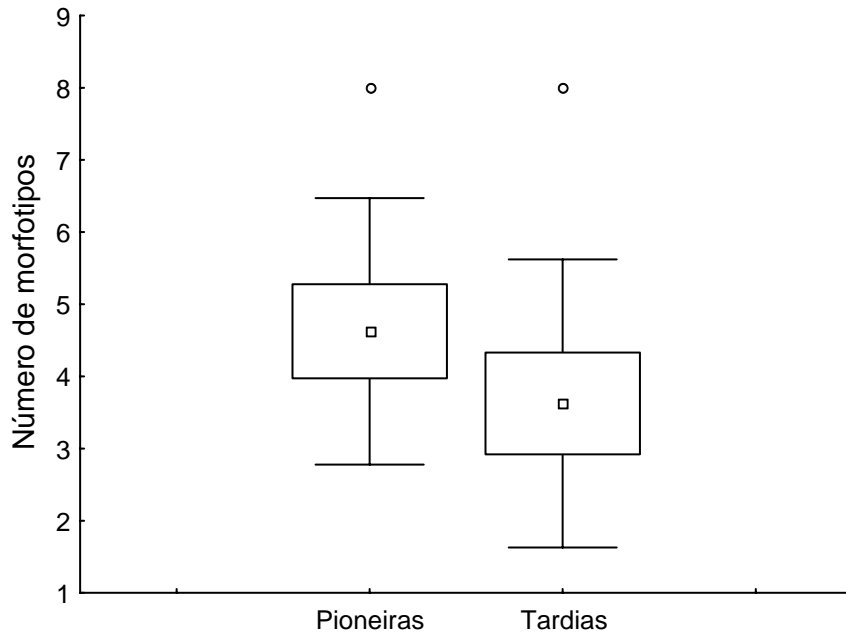


Figura 1. Número de morfotipos de herbivoria em plantas de diferentes estádios sucessionais. O ponto central representa a média, o quadrado o erro padrão, as linhas superior e inferior, o desvio padrão e os círculos representam pontos discrepantes.

Todas as espécies apresentaram área removida tanto na borda quanto no meio do limbo (Tabela 1). Com relação à herbivoria por minadores, dos 12 morfotipos observados no total, 11 foram encontrados nas pioneiras e apenas um nas tardias (Tabela 1). Não houve diferença no número de morfotipos de herbivoria causados por galhadores entre os dois grupos ($t = -1,158$; g.l. = 14; $p = 0,266$; Tabela 1). Nenhum dos morfotipos de galha presentes nas pioneiras foi encontrado nas tardias, sendo esse mesmo padrão observado em relação às minas (Tabela 1).

DISCUSSÃO

A hipótese de que espécies pioneiras apresentariam uma maior riqueza de herbívoros do que as espécies tardias foi refutada quando considere todos os morfotipos, independentemente da guilda. Entretanto, quando cada guilda foi analisada separadamente, foi evidente que a riqueza de herbívoros não variou da mesma maneira entre as espécies pioneiras e de estádios sucessionais tardios. É possível que outros fatores além da quantidade de recurso alocado para defesa, possam influenciar a seleção das plantas, tais como os diferentes graus de especificidade entre herbívoros de

diferentes guildas e as plantas que eles utilizam.

Todas as espécies analisadas apresentaram os dois morfotipos de herbivoria ocasionados por mastigadores. Contudo, foram utilizados apenas dois critérios para morfotipagem dos mastigadores (borda e interior do limbo), o que seguramente é uma forma conservadora para estimar a riqueza de herbívoros desta guilda. Sendo assim, a dificuldade na identificação de mais morfotipos de mastigadores provavelmente fez com que a riqueza desse grupo fosse sub-representada. Dado que a diversidade de herbívoros mastigadores é muito alta (especialmente nas ordens Coleoptera e Lepidoptera), é crucial que estudos futuros busquem critérios mais detalhados para reconhecer uma maior variação nas marcas de dano deixadas nas folhas por herbívoros desta guilda.

Ao contrário do ocorrido na análise da riqueza de herbívoros mastigadores, os morfotipos de galhas e minas não foram observados em todas as espécies. Apenas um morfotipo de galha e três de mina foram encontrados em mais de uma

espécie. Segundo Fernandes & Price (1991), a relação galhador-planta é uma relação bastante específica, de forma que muitos galhadores sempre ovipositam em uma mesma espécie vegetal. Dado que os minadores também utilizam as plantas para o desenvolvimento de suas larvas, é razoável supor que também exista uma grande especificidade entre minadores e suas plantas hospedeiras. Dessa forma, galhadores e minadores apresentariam maior especificidade em relação às plantas hospedeiras do que os mastigadores porque, além de considerar fatores como defesas químicas (Littleddyke & Cherrett, 1978), esses herbívoros selecionariam plantas que pudessem oferecer um melhor local de desenvolvimento para suas larvas (Price, 1991).

As folhas de espécies de estádios sucessionais tardios apresentam uma taxa fotossintética menor do que as folhas de espécies de plantas pioneiras (Coley & Barone, 1996), e portanto devem prover menos recursos nutricionais para as espécies de herbívoros do que as folhas de plantas pioneiras. Uma vez que as galhas são estruturas especializadas que favorecem a

nutrição da larva (Stinner & Abrahamson, 1979), espera-se que a ocorrência de galhadores seja menos dependente das condições nutricionais da planta hospedeira do que a ocorrência de minadores, que não formam nenhuma estrutura relacionada à nutrição das larvas. O maior número de morfotipos de herbivoria causada por minadores encontrado nas espécies pioneiras, portanto, pode ser devido à maior dependência das espécies dessa guilda dos recursos ofertados pelas espécies de plantas hospedeiras.

Em conclusão, a diferença na quantidade de recursos alocados para defesa entre plantas de diferentes estádios sucessionais não influencia a riqueza de herbívoros quando considerados os herbívoros como um todo, mas pode influenciar a riqueza de herbívoros dentro de cada guilda. As espécies de herbívoros de diferentes guildas possuem diferentes graus de especificidade com as plantas que utilizam e, devido a isso, sugiro que estudos futuros considerem a variação na riqueza de herbívoros dentro de cada guilda.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a Glauco Machado e José Luís Camargo pela incrível experiência de participar do curso Ecologia da Floresta Amazônica. Agradeço também a Bruno, Dé, Lú, Dona Eduarda, Léo, Alex e todos os professores pelo grande auxílio durante todo o curso. Em especial, agradeço aos meus colegas de curso, Anacy, Andressa, Bethânia, Camila, Cassiano, Carol, Carlos, Clarissa, Daniel, Fernando, Georgia, Heloísa, Letícia, Marília, Sabrina, Paulina, Ursula e Tiago pelos grandes momentos vividos durante o curso.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adeney, J.M.; S.V. Rojas; V. Carrasco & Y. Sasal. 2004. El látex como defensa anti-herbívoros em la zona de extracción sustentable de Madereira MIL, Amazonia brasileña. Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Floresta Amazônica" (J.L.C. Camargo & G. Machado, Eds.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Begon, M.; J.L. Harper & C.R. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and*

- Communities. Blackwell Scientific Publications, London.
- Brokaw, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 75: 9-19.
- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 305-335.
- Fernandes, G.W. & P.W. Price. 1991. Comparisons of tropical and temperate galling species richness: the roles of environmental harshness and plant nutrient status, pp. 91-115. Em: *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* (P.W. Price; T.M. Lewinsohn; G.W. Fernandes & W.W. Benson, eds.). John Willey & Sons, New York.
- Littleddyke, M. & J.M. Cherrett. 1978. Defense mechanisms in young and leaves against cutting by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera, Formicidae). *Bulletin of Entomological Research*, 68: 263-271.
- Pires, J.M. & G.T. Prance. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon, pp. 109-145. Em: *Amazonia* (G.T. Prance & T. Lovejoy, eds.). Pergamon, New York.
- Price, P.W. 1991. The plant vigour hypothesis and herbivory attack. *Oikos*, 62: 244-251.
- RADAMBRASIL. 1978. *Levantamento de Recursos Naturais*. Ministério de Minas e Energia: Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Ribeiro, S.R. 2007. Re-estruturação da comunidade de palmeiras (Arecaceae) em uma floresta secundária na Amazônia Central. Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Floresta Amazônica" (J.L.C. Camargo & G. Machado, eds.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Schupp, E.W.; H.F. Howe; C.K. Augspurger & D.J. Levey. 1989. Arrival and survival in

- tropical treefall gaps.
Ecology, 70: 562-564.
- Stinner, B.R. & W.G. Abrahamson. 1979. Energetics of the *Solidago canadensis* stem gall insect-parasitoid guild interaction. *Ecology*, 60: 918-926.
- Tabarelli, M. & W. Mantovani. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta Atlântica montana. *Revista Brasileira de Biologia*, 59: 251-261.
- Townsend, C.R.; M. Begon & J.L. Harper. 2003. *Essentials of Ecology*. Blackwell Science, Oxford.