

## **Estudo comparativo do padrão de herbivoria sobre espécies de árvores com diferentes histórias de vida**

Maria Cristina Sanches<sup>1</sup>, Milton Barbosa da Silva Júnior<sup>2</sup>, Rebeca Mascarenhas Fonseca Barreto<sup>3</sup>, Leticia Maria Vieira<sup>4</sup>, André Márcio Amorim<sup>5</sup> e Sérvio Pontes Ribeiro<sup>6</sup>

<sup>1</sup> Universidade Federal de Ouro Preto (m.c.sanches@uol.com.br),

<sup>2</sup> Universidade Federal de Ouro Preto (miltonbsjunior@yahoo.com.br),

<sup>3</sup> Universidade Estadual de Santa Cruz (mascarenhasecologia@yahoo.com.br),

<sup>4</sup> Universidade Federal de Lavras (leticarabidae@yahoo.com.br),

<sup>5</sup> Universidade Estadual de Santa Cruz (aamorimm@terra.com.br),

<sup>6</sup> Universidade Federal de Ouro Preto (spribeiro@iceb.ufop.br)

### Resumo

Este estudo comparou os danos causados por insetos herbívoros em *Discocarpus pedicelatus* (Phyllantaceae), uma espécie arbórea persistente e tolerante à sombra e em *Trema micrantha* (Cannabaceae), uma espécie pioneira. Os parâmetros avaliados foram: área foliar perdida, tamanho dos entrenós e espessura foliar. Os resultados mostraram que *D. pedicelatus* apresentaram folhas mais espessas e foram mais atacadas por insetos herbívoros. A espessura variou de acordo com a altura das plantas. *Trema micrantha* mostrou folhas mais finas e com menores taxas de herbivoria.

**PALAVRAS-CHAVE:** herbivoria, espessura foliar, luz, tolerância à sombra.

## Introdução

Florestas tropicais exibem contrastes espaciais em temperatura, déficit de pressão de vapor e irradiância, que se formam horizontalmente ao longo de um contínuo entre clareira e sub-bosque e, verticalmente, do chão da floresta ao topo do dossel (Chazdon *et al.*, 1996). Esta heterogeneidade opera também em escalas temporais. Mudanças sazonais e diárias de irradiância que ocorrem nas grandes clareiras estão relacionadas à posição do sol e ao padrão de cobertura de nuvens e precipitação (Lee, 1987), enquanto que no sub-bosque as alterações são devidas a fachos de luz de alta densidade que pontuam o chão da floresta em curto espaço de tempo (Chazdon, 1988; Chazdon *et al.*, 1996).

Plantas que habitam estes distintos mosaicos de luz apresentam um conjunto de características fisiológicas, que as tornam mais ou menos aptas a um dado tipo de ambiente (Chazdon *et al.*, 1996). Baseadas em suas características de história de vida, as espécies das florestas tropicais têm sido categorizadas em dois grupos: as que demandam luz ou de início de sucessão (pioneiras) e as tolerantes à sombra ou de sucessão tardia (não pioneiras) (Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996; Swaine & Whitmore, 1988). No primeiro grupo, as plantas germinam e sobrevivem somente em clareiras, enquanto que as plantas juvenis das espécies tolerantes sobrevivem bem no ambiente sombreado do sub-bosque (Kitajima, 1996).

No entanto, outros fatores, que não apenas luz, podem interferir nos processos de estabelecimento e crescimento e conseqüentemente na sobrevivência das espécies tropicais. Dentre estes, destaca-se a ação de insetos herbívoros e patógenos (Kitajima, 1994; Walters & Reich, 2000).

A despeito das plantas serem fontes de alimento imóveis, a evolução da herbivoria por insetos encontrou diversos problemas, como a localização da planta adequada, a manutenção de populações viáveis distribuídas entre diferentes plantas hospedeiras, a resistência às condições de dissecação e, principalmente, barreiras físicas e nutricionais oferecidas pelos tecidos vegetais. A necessidade de investimento em estruturas ou compostos de defesa diminui com o aumento da imprevisibilidade da distribuição da planta hospedeira na natureza. Assim, a manutenção de populações imprevisíveis no tempo e espaço (“plantas não aparentes”, *sensu* Feeny 1976) a partir de bancos de sementes, crescimento e reprodução rápida, dificultaria a sobrevivência de herbívoros especialistas, diminuindo assim a pressão seletiva dos mesmos. Tal processo explicaria porque plantas anuais apresentam compostos tóxicos, normalmente nitrogenados e de alto “turnover”, que seriam suficientemente efetivos contra o ataque de herbívoros generalistas. Por outro lado, certas estratégias de vida (plantas persistentes) estariam associadas com um aumento da previsibilidade da espécie no tempo e no espaço, favorecendo desta maneira a evolução de herbívoros especialistas (Rhoades & Cates 1976 apud Ribeiro & Fernandes, 2000). Entretanto, estes modelos clássicos de interação inseto-planta não são eficientes para elucidar os padrões observados em florestas tropicais (Coley 1983; Ribeiro & Fernandes 2000).

Teorias correntes sobre as interações planta-inseto sugerem que espécies de plantas de diferentes histórias de vida (persistentes e pioneiras) diferem em seu nível de aparência exibindo, portanto diferentes características de defesa ao ataque dos herbívoros (Coley, 1983, Ribeiro & Fernandes, 2000). É esperado que folhas de espécies persistentes sejam mais protegidas ao ataque de insetos herbívoros quando comparadas às folhas de espécies pioneiras (Coley, 1983). Isto se deve ao fato de que plantas pioneiras investem em rápido crescimento com alta taxa de troca de folhas, ao passo que nas plantas persistentes, as

folhas são mais longevas, apresentam maior conteúdo de elementos lignificados além de investirem em barreiras físico-mecânicas como taninos e polifenóis.

Devido ao fato do dossel florestal conter um grande volume de material fotossintético, processos que afetam a sua folhagem, como a herbivoria, refletem sobre todos os demais componentes (Lowman & Nadkarni, 1995). O estudo da herbivoria requer informações sobre vários aspectos, incluindo fenologia e funcionalidade das folhas, dinâmica de crescimento foliar, arquitetura das árvores, demografia de populações de insetos bem como avaliação do ambiente físico e de ciclagem de nutrientes (Lowman, 1995).

Objetivou-se neste trabalho testar a hipótese de que plantas de diferentes histórias de vida, persistentes e pioneiras, apresentam diferentes taxas de crescimento, sendo maiores as taxas encontradas nas pioneiras comparadas às espécies persistentes, oferecendo diferentes recursos aos insetos herbívoros.

Tal hipótese está apoiada na seguinte predição: plantas protegem-se contra herbívoros de diferentes formas, quer seja por modificações morfológicas como espinhos e acúleos, quer seja pela presença de paredes celulares lignificadas ou ainda por meio de produção de substâncias químicas que podem ser repelentes, impalatáveis ou tóxicas. Este conjunto de atributos morfo-fisiológicos favorece a defesa em detrimento ao crescimento, produzindo plantas com folhas mais longevas, espessas, com menores taxas de crescimento, portanto mais protegidas ao ataque de insetos herbívoros (Herms & Mattson, 1992).

## Material e Métodos

Área De Estudo - A Reserva Natural Serra do Teimoso, onde o presente trabalho foi desenvolvido possui 200 hectares e está situada no município de Jussari, sul da Bahia sul da Bahia (15°08' S, 39°31' W). A reserva está localizada em uma área de mata atlântica e a floresta pode ser caracterizada como floresta úmida nos topos de morro e semidecídua nas altitudes mais baixas. A precipitação anual média é de cerca de 1.800 mm. Esta reserva integra o corredor central da Mata Atlântica na transição entre a floresta úmida do litoral e a floresta mais seca do interior. A combinação destes dois tipos de vegetação torna esta área rica em espécies endêmicas. Possui mata de encosta, caracterizada por árvores que alcançam de 20 a 50 m de altura, apresentando um grande número de epífitas vasculares, samambaias arbóreas e palmeiras.

Coleta De Dados - Para comparar diferentes histórias de vida de plantas nativas, foram escolhidas *Discocarpus pedicelatus* (Phyllantaceae), que é uma espécie caracterizada como persistente cujos indivíduos jovens são também encontrados no sub-bosque e *Trema micrantha* (Cannabaceae), que é encontrada em áreas abertas sendo considerada pioneira (Lorenzi, 2000).

Em cinco indivíduos adultos de *Discocarpus pedicelatus* coletou-se 10 galhos para avaliação dos danos causados por herbivoria. Paralelamente o mesmo foi feito para indivíduos jovens sombreados. As folhas dos indivíduos mais altos foram coletadas através de técnica de escalada enquanto as folhas dos indivíduos mais baixos foram coletadas através de tesoura de poda alta. Foram coletadas apenas amostras de indivíduos mais altos de *Trema micrantha*, no total de 10 galhos de cinco indivíduos.

Foram mensurados os seguintes parâmetros: massa foliar específica, proporção de dano causado por herbívoros, espessura do limbo e a distância média de entrenós. Para medir a distância de entrenós foi considerada a média do comprimento dos três últimos entrenós de ramos terminais contando-se a partir do ápice com o auxílio de paquímetro digital. Para determinação da área foliar foram desenhados em papel

milimetrado seis modelos de folhas de diferentes tamanhos, que representassem o tamanho das folhas da amostra. Por comparação pôde-se determinar a área foliar perdida. A porcentagem da perda foliar por herbivoria foi estimada através da seguinte fórmula:

$$\% herbivoria = \frac{\text{área perdida}}{\text{área total}} \times 100$$

Análise de Dados - Para comparar o crescimento através da distância de entrenós, espessura foliar e porcentagem de herbivoria entre indivíduos de *D. pedicelatus* em diferentes alturas e entre *D. pedicelatus* e *T. micrantha* foi utilizado o teste estatístico não-paramétrico Kruskal-Wallis.

## Resultados

A espessura foliar de indivíduos de *D. pedicelatus* mais sombreados foi significativamente menor do que em indivíduos no sol ( $p < 0,01$ ,  $\chi^2 = 57,2$ ,  $gl = 1$ ). Entretanto não foram encontradas diferenças significativas entre a porcentagem de herbivoria ( $p = 0,128$ ;  $\chi^2 = 2,314$ ;  $gl = 1$ ) e distância de entrenós ( $p = 0,655$ ;  $\chi^2 = 0,199$ ;  $gl = 1$ ) entre indivíduos no sol e indivíduos sombreados desta espécie (Figura 1).

Quando comparadas plantas altas de *D. pedicelatus* e *T. micrantha*, tanto a distância de entrenós ( $p = 0,008$ ;  $\chi^2 = 6,934$ ;  $gl = 1$ ), a espessura do limbo foliar ( $p < 0,01$ ;  $\chi^2 = 84,221$ ;  $gl = 1$ ) e porcentagem de herbivoria ( $p < 0,01$ ;  $\chi^2 = 38,815$ ;  $gl = 1$ ) foram significativamente diferentes, sendo que *D. pedicelatus* apresentou entrenós mais compridos e folhas mais espessas do que *T. micrantha* de acordo com o esperado. Entretanto, herbivoria foi maior em *D. pedicelatus* contradizendo a hipótese inicial.

## Discussão

Os dados comparativos de crescimento de ambas as espécies suportam a nossa hipótese de que plantas persistentes e pioneiras apresentam diferentes taxas de crescimento. Plantas de *D. pedicelatus* mostraram-se mais espessas comparadas às folhas de *T. micrantha*. Esta resposta reflete a história de vida de ambas as espécies, sendo *T. micrantha* uma planta pioneira que coloniza ambientes abertos produzindo folhas mais finas com maior capacidade de absorção de energia luminosa e provavelmente com maiores taxas fotossintéticas comparadas à *D. pedicelatus* (Chazdon *et al.*, 1996). Por outro lado, plantas tolerantes à sombra apresentam baixa capacidade de aclimação à ambientes com muita luz, o que poderia estar explicando a similaridade dos tamanhos de entrenós entre indivíduos mais iluminados e aqueles mais sombreados (Luttge, 1997).

A princípio, o aumento da espessura foliar está associado ao maior conteúdo de carbono, que pode ser convertido em polímeros com potencial de proteger as folhas dos ataques de insetos herbívoros. Apesar disso, a porcentagem de danos causados por insetos herbívoros não diferiu entre ramos de indivíduos de diferentes alturas. Vale considerar que a topografia da floresta na qual os dados foram coletados permite maior penetração de luz mesmo nos estratos inferiores. Outra possibilidade pode estar atrelada ao fato de que esta espécie ocorre predominantemente em altitudes de 200-250 m, faixa esta onde

se observa semidecidualidade, permitindo ainda maior penetração de luz. Além disso, *D. pedicelatus* não perde suas folhas mesmo no auge da estação seca (A. Amorim, comunicação pessoal) indicando a presença de algum mecanismo fisiológico de tolerância à seca combinada à sua característica de ser uma planta tolerante à sombra.

No entanto, as taxas de herbivoria, foram maiores em *D. pedicelatus* comparadas à *T. micrantha* contradizendo a hipótese aqui testada. Isto poderia ser explicado pelo fato de que as folhas medidas em *T. micrantha* eram jovens e não estavam totalmente expandidas. Foi observado que folhas mais distantes do ápice em *T. micrantha* apresentavam sinais de danos aparentemente mais frequentes. Folhas mais velhas poderiam estar com maior conteúdo de nitrogênio devido à hidrólise de proteínas. Segundo a hipótese do vigor da planta, (Price 1991 *apud* Hartley & Jones, 1997) existe uma associação de insetos herbívoros com plantas de rápido crescimento, dado ao seu maior conteúdo de nitrogênio. No entanto, outros fatores estão associados às rápidas taxas de crescimento, como menor lignificação ou maior taxa de troca de folhas (Coley et al, 1985).

Os dados aqui apresentados nos sugerem que devido as maiores taxas de trocas de folhas em *T. micrantha* esta espécie poderia estar 'escapando' dos ataques de insetos, enquanto que *D. pedicelatus* uma espécie tolerante ao sombreamento apresentaria características de sobreviver e tolerar os ataques de insetos herbívoros, dessa forma, estando os dados de acordo com o modelo da indisponibilidade de recursos (Coley et al, 1985).

#### Agradecimentos

Aos proprietários da Reserva Particular do Patrimônio Natural – RPPN Serra do Teimoso, Henrique e Lucélia Berbert, aos financiadores GCP – Global Canopy Program, aos organizadores do curso de dossel Talita Fontoura, Marcelo Mielke e Sérgio Pontes Ribeiro, a toda equipe de escaladores, Marcial C. Jorge, Ivan Soler, Sean., Márcia Rocca, Wesley (Spixo). Em especial aos escaladores, Luiz e “Canela” pelo auxílio indispensável durante as coletas de dados.

#### Referências Bibliográficas

- CHAZDON, R. L.; PEARCY, R.W.; LEE, D.W. & FETCHER, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *In*: Tropical Forest Plant Ecophysiology (S. S. Mulkey; R. L. Chazdon and A. P. Smith eds.), Chapman & Hall, New York, pp. 5-55.
- CHAZDON, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63.
- 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, P. & CHAPIN, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.

- FEENY, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Pp. 1-40. in Wallace, J. & Mansell, R. L. (eds.). Biochemical interactions between plants and insects. Recent Advances in Phytochemistry, vol. 10. Plenum, New York.
- HARTLEY, S. E. & JONES, C. G. 1997. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. In (Crawley, M. J. ed). Plant Ecology 2<sup>nd</sup> edition.
- HERMS, D. A. & MATTSON, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. Quarterly Review in Biology. 67: 283-335.
- KITAJIMA, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical tree species. *Oecologia* 98: 419-428.
- KITAJIMA, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: Tropical Forest Plant Ecophysiology, (S. S. Mulkey, R. L. Chazdon & A. P. Smith, eds.), Chapman & Hall, New York, p.559-596.
- LOWMAN, M. & NADKARNI, N. 1995. Forest canopies. Academic Press. 624 pp.
- LOWMAN, M., 1995. Herbivory as a canopy process in rain forest trees. In forest Canopies. Academic Press.
- LEE, D.W. 1987. The spectral distribution of radiation in two neotropical forests. *Biotropica* 19: 161-166.
- LÜTTGE, U. 1997. Physiological Ecology of Tropical Plants. Springer-Verlag, Berlin. 314pp.
- LORENZI H. 2000. Árvores Brasileiras. Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil. Ed. Plantarum, Nova Odessa, SP 368pp.
- RIBEIRO, S. P., FERNANDES, G. W. 2000. Ecologia das Interações Entre Insetos e Plantas No Cerrado: Teoria e Hipoteses de Trabalho In: *Oecologia Brasilienses: Ecologia e comportamento de insetos*. 1 ed. Rio de Janeiro : PPGE - UFRJ, 2000, v.8, p. 299-320.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S. & BAZZAZ, F. A. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Tropical Forest Plant Ecophysiology, (S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith, eds.), Chapman & Hall, New York, pp. 162-186.
- SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rainforests. *Vegetation* 75: 81-86.
- WALTERS, M. B. & REICH, P.B. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* 81: 1887-1901.

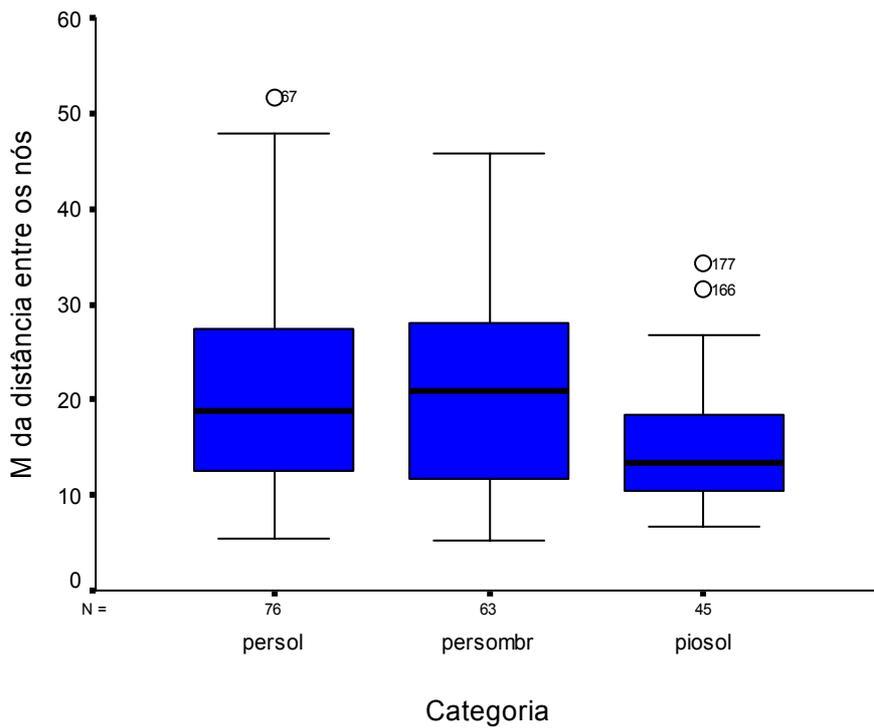
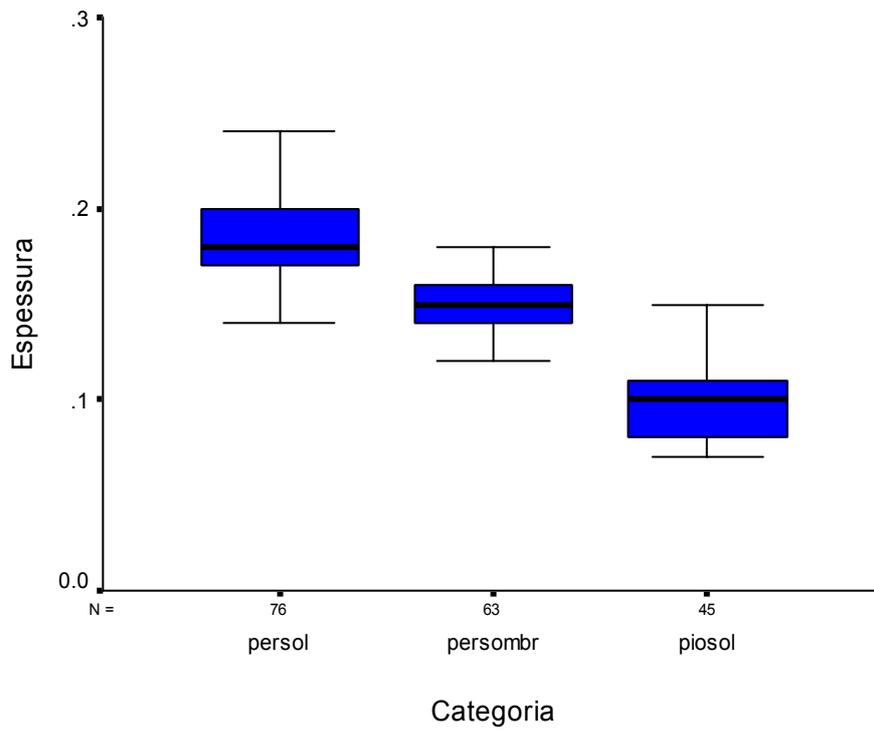


Figura 1. Espessura foliar (mm) e média da distância dos entrenós (mm) em indivíduos de *Discocarpus pedicelatus* e *Trema micrantha*. persol = *D. pedicelatus* mais altos, persombra= *D. pedicelatus* no sub-bosque e piosol = *Trema micrantha*.

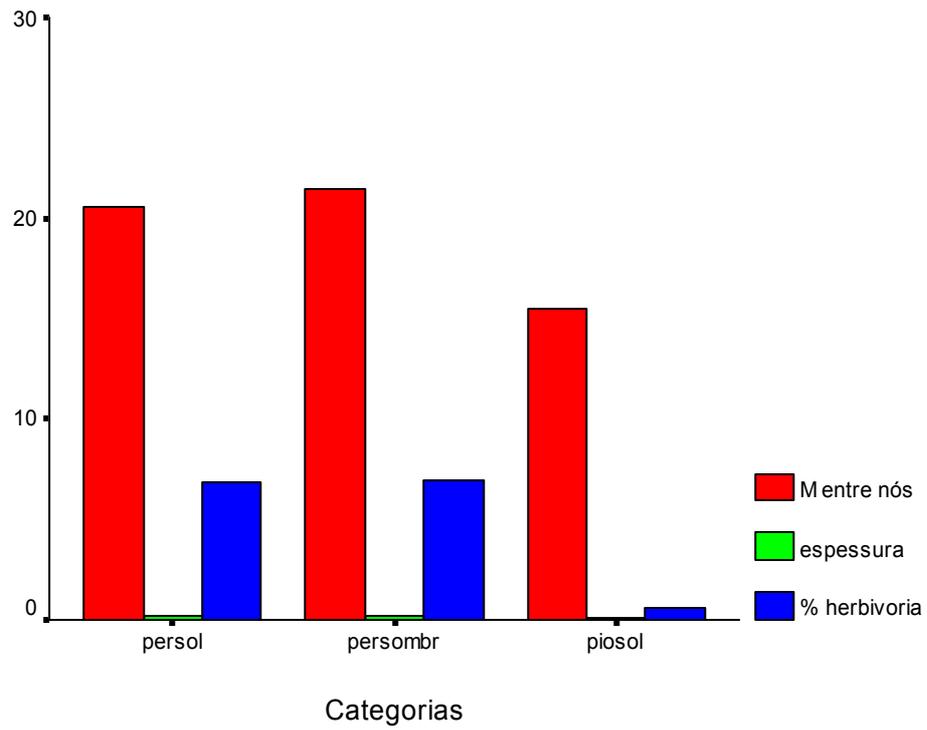


Figura 2. Valores médios das distâncias dos entrenós, espessura foliar e porcentagem de área perdida (herbivoria) em plantas de *Discocarpus pedicelatus* (persol e persombra) e *Trema micrantha* (piosol).