



PLASTICIDADE FENOTÍPICA E HERBIVORIA NA UVIRA, *GUAPIRA OPPOSITA* (NYCTAGINACEAE) EM AMBIENTE DE DUNA E RESTINGA

Leonardo Ré-Jorge

INTRODUÇÃO

A ocorrência de uma espécie ao longo de um gradiente de condições ambientais faz com que cada indivíduo sofra uma pressão seletiva diferente, favorecendo ajustes fenotípicos diferentes em cada ponto do gradiente (Begon *et al.* 2007). Com relação à luminosidade, folhas de locais sombreados tendem a apresentar maior área foliar e maior concentração de pigmentos fotossintetizantes nos cloroplastos, enquanto em condições intensas de radiação as folhas são reduzidas e mais espessas, de forma a evitar a dessecação e otimizar o uso da luz que é absorvida (Larcher 1986). Outra característica plástica é a alocação de recursos para a defesa contra herbivoria. A idéia proposta por Coley *et al.* (1985) para diferenças nas estratégias de espécies, em que plantas com maior limitação de recursos alocariam mais energia para defesa, já que a perda de uma folha implica na perda de recursos de mais difícil obtenção, pode ser aplicada à variação plástica de uma espécie que ocorra ao longo de um gradiente de limitação de recursos.

Um ambiente que apresente grande variação de condições de luz, de disponibilidade de nutrientes e de água no solo, como a restinga, é um bom modelo para estudo da plasticidade fenotípica, já que algumas espécies vegetais ocorrem ao longo de todo o gradiente. Ao habitar esse ambiente, espécies devem lidar com gradientes opostos, de exposição a luz e a brisa marinha se reduzindo a partir da costa e teores de matéria orgânica e nutrientes do solo aumentando a partir da costa (Sampaio *et al.* 2005).

Neste trabalho, tive como objetivo testar se *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) apresenta plasticidade fenotípica ao longo de sua distribuição no gradiente ambiental da restinga, esperando que nas regiões mais abertas a planta apresente folhas menores em resposta à intensidade luminosa. Além disso, testei se a herbivoria sofrida por essa planta é maior nos locais com maior disponibilidade de recursos no solo para a planta. Minha expectativa é de que haverá maior herbivoria nas áreas com maior disponibilidade desses recursos, pela alocação de energia preferencialmente para crescimento, em detrimento da defesa, nesse tipo de ambiente.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e organismo modelo

Realizei o presente estudo no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (25°03'S, 48°05'W), município de Cananéia, extremo sul do litoral do Estado de São Paulo, em duas áreas, uma de duna *sensu* Souza & Capellari Jr. (2004) e outra de floresta de restinga. O ambiente de duna trata-se de uma formação com vegetação predominantemente herbácea e arbustiva com solo arenoso e móvel, com baixa disponibilidade de nutrientes. A floresta de restinga é uma formação com estratificada, com dossel bem definido e solo com maiores concentrações de matéria orgânica e nutrientes (Sampaio *et al.* 2005).

Guapira opposita (Nyctaginaceae) ocorre em ambientes sob influência da costa, desde as dunas até a floresta de encosta. Ao longo desse gradiente, essa espécie apresenta grande variação quanto ao porte da planta e forma e tamanho da folha (obs. pess.).

Coleta e análise de dados

Para testar se havia diferença no tamanho das folhas e na herbivoria entre as plantas de dunas e de floresta de restinga, amostréi 10 indivíduos de *G. opposita* para cada ambiente. Estes foram procurados ativamente nas dunas da praia de Itacuruçá (nordeste da ilha) e na floresta de restinga alta próxima à estrada de captação de água do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Em cada indivíduo, coletei aleatoriamente três ramos de cada planta. Essa aleatorização foi feita a partir de uma lista de ângulos gerada aleatoriamente, em que o ramo a ser coletado era aquele com alinhamento mais próximo ao ângulo em questão, usando o norte magnético como referência e a planta como centro. De cada ramo coletado, selecionei 10 folhas aleatoriamente, por meio de retirada e numeração de todas as folhas do ramo e escolha daquelas cujo número era obtido nos centésimos de um cronômetro quando este era parado de forma arbitrária. Esse método desconsidera as folhas que foram completamente retiradas por herbívoros.

Medi o comprimento e largura dessas folhas, e a partir dessas medidas foram estimadas as áreas foliares com a fórmula da área da elipse ($\text{Área} = \text{comprimento} \times \text{largura} \times \pi / 4$). Cada folha também foi classificada de acordo com o índice de herbivoria de Dirzo (1984), que atribui seis classes de perda de área foliar: 0 para folhas intactas, 1 para 1% a 6% de perda de área foliar, 2 para 7% a 12%, 3 para 13% a 25%, 4 para 26% a 50% e 5 para mais de 50% de área foliar perdida. O índice de herbivoria do ramo foi calculado a partir da média dos índices das 10 folhas amostradas do ramo.

Para testar se havia diferenças no tamanho médio das folhas e no índice de herbivoria médio dos ramos de *G. opposita* entre os ambientes de duna e de floresta de restinga, esses parâmetros foram comparados por meio de testes de permutação (2.000 repetições). Foram permutados ao acaso as áreas foliares e índices de herbivoria médios de cada ramo entre os ambientes, sendo utilizada como estatística a diferença absoluta entre as médias dos ramos dos dois ambientes. A probabilidade desse padrão ocorrer ao acaso é dada pela proporção de permutações em que a estatística foi igual ou maior do que o valor obtido. Foi realizada uma regressão linear simples para testar se havia relação entre essas variáveis em cada ambiente e uma análise de covariância para testar se havia diferença na relação entre herbivoria e tamanho da folha nos dois ambientes.

RESULTADOS

O tamanho médio das folhas por ramo diferiu nos dois ambientes (Fig. 1, $p = 0,005$), com folhas em média duas vezes maiores na restinga. Essa variação de tamanho influenciou os índices de herbivoria diferencialmente para cada ambiente, ocorrendo relações opostas na duna (Fig. 2; $R^2 = 0,23$ $F = 8,159$,

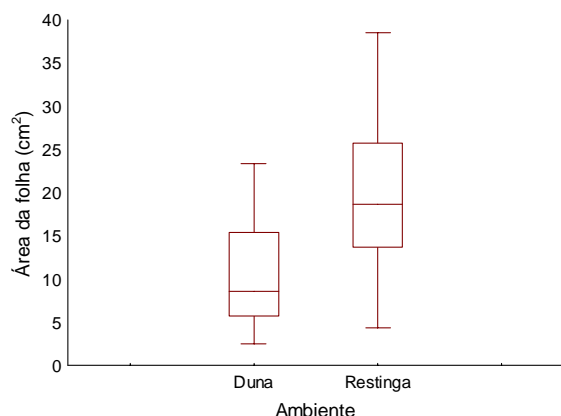


Figura 1 – Diagrama de caixas para variação da área média das folhas de cada ramo amostrado de *G. opposita* em ambiente de duna e de restinga. As linhas horizontais representam as medianas, os retângulos os intervalos interquartis e as linhas verticais a amplitude de variação

g.l. = 1;28, $p = 0,008$) e na restinga ($R^2 = 0,16$, $F = 5,30$, g.l. = 1;28, $p = 0,03$). Essa diferença de resposta é confirmada pela análise de covariância, que indica interação entre os efeitos da área foliar e do ambiente sobre a herbivoria ($F = 12,359$, g.l. = 1;56, $p = 0,0009$).

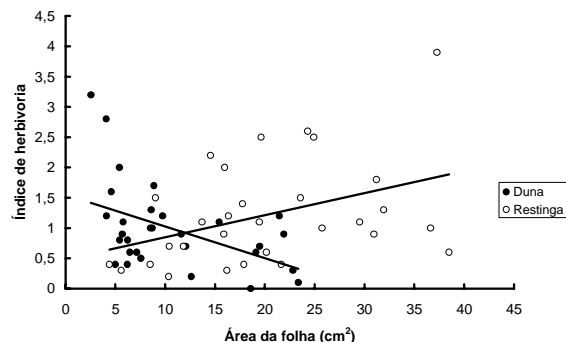


Figura 2 – Relação entre área média da folha e índice de herbivoria médio por ramo de *G. opposita* em ambientes de duna e restinga.

Para investigar se a relação entre tamanho de folhas no ramo e herbivoria se dava na escala da planta ou entre plantas, realizei uma análise de variância hierárquica para particionar a variação no tamanho da folha entre seus componentes entre folhas no ramo, entre ramos na planta, entre plantas num ambiente e entre ambientes. A partição desses componentes da variância no tamanho da folha (Tabela 1) indica que a maior variação ocorreu entre as folhas de um ramo, e que entre os outros componentes o mais importante foi a variação entre as plantas. Apesar da pequena proporção da variação estar entre ambientes, essa diferença foi significativa, como já demonstrado pelo resultado do teste de permutação. Devido à interação entre ambiente e tamanho médio das folhas por ramo (Fig. 2), não houve diferença significativa entre os índices de herbivoria médios dos ramos nos ambientes de duna (Média \pm DP = $0,98 \pm 0,63$) e de restinga ($1,22 \pm 0,61$; $p = 0,15$).

Tabela 1 – Proporção da variância na área foliar de *G. opposita* devida a cada um dos fatores.

Componente	Variância (mm ⁴)	Proporção
Ambiente	175748	0.07
Planta	706686	0.29
Ramo	361566	0.15
Folha	1225549	0.50

DISCUSSÃO

Meus resultados permitem concluir que *Guapira opposita* apresenta variação plástica ao longo do gradiente ambiental da restinga. Provavelmente isso é

uma resposta à intensidade luminosa, já que esse é um padrão geral (Larcher 1986) e essa resposta faz com que o organismo otimize o uso da luz, aumentando a área de captação em locais com baixa disponibilidade de luz e reduzindo seus efeitos deletérios em locais com alta intensidade luminosa.

As relações opostas entre área foliar média no ramo e herbivoria foi um padrão inesperado observado neste trabalho. Como a maior parte da variação no tamanho das folhas está entre as plantas, e não entre os ramos, esse resultado deve ser explicado a partir de diferenças entre os indivíduos, e não fatores como preferência por ramos mais jovens ou mais velhos da mesma planta em cada ambiente. A grande variação no tamanho das folhas dentro do ramo reforça essa explicação, já que provavelmente, a variação na idade das folhas deve estar dentro do ramo. Como a resposta dos herbívoros foi inversa nos dois ambientes, deve haver explicações diferentes para o padrão observado em cada ambiente. Considerando que na duna o ambiente de luz é menos variável, as diferenças em tamanho das folhas entre plantas devem se dar por diferenças no vigor das plantas, e não por resposta a diferentes condições de luz. Assim, plantas com folhas menores devem estar em condições de estresse que não permitam o investimento em defesas. Para a restinga, que possui um dossel descontínuo, as diferenças em tamanho podem ser uma resposta à luminosidade, semelhante à observada entre os ambientes, mas na escala de variação de luminosidade dentro da restinga. Assim, independente do tamanho da folha, as defesas seriam semelhantes e a diferença de consumo seria devido à preferência dos herbívoros por folhas maiores, e portanto com mais recursos e mais facilmente explorados do que folhas pequenas. As hipóteses levantadas para a explicação desses padrões nos dois ambientes poderiam ser testadas por meio de experimentos que quantificassem a preferência, uso e desempenho de herbívoros nas folhas de tamanhos diferentes de cada um dos ambientes.

A ausência de diferença na herbivoria média entre os dois ambientes, independente da área foliar, pode ocorrer devido a dois motivos principais. Assumindo que a planta de fato aloque mais recursos para defesa na duna, que possui com maior limitação de recursos no solo, esse padrão seria explicado por uma maior pressão de herbivoria nesse ambiente, causada provavelmente pelo fato de haver menor disponibilidade de recursos para os herbívoros, que atacariam mais intensamente as plantas disponíveis. Considerando, por outro lado, a pressão de herbivoria constante, o padrão ocorreria pela ausência de diferença na alocação de recursos para defesa. Experimentos que busquem quantificar a pressão de

herbivoria geral em cada um dos ambientes permitiriam testar qual dessas duas explicações é mais importante para a semelhança na herbivoria média dos dois locais. No entanto, independentemente de qualquer uma dessas explicações, um dano por herbivoria semelhante em ambientes com níveis de limitação de recurso diferentes já é um indicativo de que essa espécie não está alocando suas defesas de acordo com o modelo de limitação de recursos (Coley *et al.* 1985), dado que o custo da herbivoria no ambiente mais limitante é maior do que no ambiente sem tantas limitações.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a Selmo Bernardo pelo auxílio em campo, ao Prof. Dr. Paulo Inácio Prado pelo auxílio na análise estatística e aos Profs. Drs. Glauco Machado, Paulo Inácio Prado, Adriana Martini e Alexandre de Oliveira e Bruno Buzzato pelos comentários às outras versões deste trabalho

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Begon, M.; Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2007. Ecologia: de indivíduos a ecossistemas. Artmed, Porto Alegre.
- Coley, P.D.; Bryant, J.P. & Chapim, S.F. III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview, pp. 141-165. In: *Perspectives on plant population ecology* (Dirzo, R. & Sarukhán, J., eds.) Sinauer Associates, Sunderland.
- Larcher, W. 1986. *Ecofisiologia vegetal*. Pedagógica e Universitária, São Paulo.
- Sampaio, D.; Souza, V.C.; Oliveira, A.A.; Paula-Souza, J. & Rodrigues, R.R. 2005. *Árvores da restinga: guia ilustrado para identificação das espécies da Ilha do Cardoso*. Neotrópica, São Paulo.
- Souza, V.C. & Capellari Jr, L. 2004. A vegetação das dunas e restingas da Estação Ecológica Juréia-Itatins, pp. 103-114. In: *Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna* (Marques, O.A.V. & Duleba, W., eds.). Holos, Ribeirão Preto.