



CARACTERES FOLIARES E HERBIVORIA: INDUMENTO E ÓLEOS ESSENCIAIS EM *MYRCIA* (MYRTACEAE)

Daniel de Paiva Silva

INTRODUÇÃO

A herbivoria é definida como o consumo de partes não reprodutivas das plantas, principalmente folhas, por animais ou patógenos (Mello 2007). Considerando-se que a herbivoria foliar afeta as taxas de fotossíntese e, conseqüentemente, o crescimento individual e a demografia das plantas consumidas (Crawley 1997), este processo pode condicionar o sucesso das plantas nos mais diversos ambientes, sendo um dos fatores responsáveis pela estrutura e composição das comunidades vegetais (Hairston *et al.* 1960, Janzen 1970, Connell 1971).

Muito defendida no século passado, a coevolução entre plantas e herbívoros era considerada uma das principais causas da evolução de especializações nos herbívoros e formas de defesa nas plantas (Ehrlich & Raven 1965). Entretanto, a idéia que encontra-se em voga atualmente é que estas características (de herbívoros de plantas) foram selecionadas por outros motivos que não a coevolução entre os grupos (Farrell & Mitter 1993). Desta forma, muitas das estruturas e compostos secundários, antes eram considerados forma de defesa das plantas contra a herbivoria, podem ter sido selecionados por garantirem às plantas outros benefícios que não a defesa.

As características das plantas possivelmente usadas como defesas vegetais contra a herbivoria são classificadas em físicas (*i.e.* tricomas, espinhos, folhas mais fibrosas) ou químicas (*i.e.* compostos secundários que reduzem a digestibilidade e palatabilidade das plantas; Hartley & Jones 1997). As defesas químicas também são divididas em dois tipos: as constitutivas, que atuam continuamente dentro das plantas e as induzidas, cuja produção é estimulada por fatores externos (Gill 1986). Geralmente, estas defesas são custosas (Sagers & Coley 1995), entretanto, em função dos benefícios associados o investimento tornaria-se vantajoso (Dyer *et al.* 2001).

Para mensurar a proteção que características estruturais e químicas podem conferir às plantas, pode-se quantificar o grau de herbivoria entre

espécies filogeneticamente aparentadas. Em um mesmo clado, muitas variáveis filogenéticas estão controladas, já que todas as plantas possuem muitas características ancestrais em comum, inclusive os metabólitos secundários, que devem ser muito similares entre si. Espera-se uma menor taxa de herbivoria nas espécies que apresentem estas características, enquanto as taxas de herbivoria seriam maiores nas espécies onde estas características não ocorram, ou ocorram em frequências muito baixas. Caso estas espécies ocorram em uma mesma região, muitos fatores ambientais estariam controlados, uma vez que afetariam todas as espécies de forma semelhante.

Como premissas deste estudo, assumo que: 1) as três espécies utilizadas neste trabalho são de um mesmo clado filogenético por serem do mesmo gênero e 2) densidade e tamanho de pontuações translúcidas nas folhas são um bom preditor da presença de defesas químicas. Assim, a hipótese deste trabalho é testar se duas espécies do mesmo gênero, que possuem estruturas especiais na lâmina foliar apresentam menor taxa de consumo por herbívoros quando comparadas a outra espécie do gênero sem tais características.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

Realizei o presente estudo no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, ou PEIC (25° 03'S, 47° 53'O), situado no município de Cananéia, estado de São Paulo. Segundo a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo Cfa, quente úmido e com temperaturas variando de 18 °C no mês mais frio até 30 °C no mês mais quente. A média pluviométrica fica ao redor de 2000 mm/ano (De Moraes 1993). Segundo Giulietti *et al.* (1983 *apud* De Moraes 1993), o solo de restinga do PEIC possui alto teor de areia, baixos teores de argila e silte e baixa fertilidade. Coletei indivíduos das três espécies *Myrcia* (ver abaixo) que se encontravam na borda de um trecho de restinga alta, nas proximidades da estrada da captação, que liga o

Núcleo Perequê do PEIC ao Maciço dos Três Irmãos. Amostrei ramos de indivíduos que estivessem em condições ambientais similares (mesma fisionomia vegetacional e mesma condição luminosa) para garantir que a pressão de herbívoros e disponibilidade de recursos fossem similares para todos.

Modelos de estudo

Myrtaceae é uma família de plantas que produz compostos secundários, geralmente aromáticos, que são armazenados em pontuações translúcidas (glândulas) existentes na lâmina foliar. No Brasil, as espécies nativas desta família são as mais abundantes na maioria das formações vegetais, destacando-se nas florestas de Mata Atlântica e nas florestas de Restinga (Souza & Lorenzi 2005).

Neste trabalho, estudei três espécies do gênero *Myrcia* que ocorrem no PEIC: *M. bicarinata*, *M. glabra* e *M. grandifolia*. Segundo a filogeni proposta por Lucas *et al.* (2007), estas três espécies compõem um mesmo clado filogenético. *Myrcia bicarinata* possui folhas pequenas e lisas, com baixa densidade de pontuações translúcidas na lâmina foliar e sem a presença aparente de tricomas. *Myrcia glabra* possui folhas um pouco maiores que as de *M. bicarinata*, com maior densidade de pontuações translúcidas e nenhum tricoma na lâmina foliar. Por fim, *M. grandifolia* possui folhas grandes e coriáceas, com baixa densidade de glândulas translúcidas e muitos tricomas na nervura central e em toda lâmina foliar.

Coleta de dados

Realizei a coleta de dados do presente estudo durante o dia 19 de julho de 2008. Coletei ramos da copa de 10 indivíduos de cada uma das três espécies de *Myrcia*. Em seguida, desfolhei todos os ramos coletados e sorteei 30 folhas para determinar o Índice de Herbivoria (IH) de cada um dos indivíduos, como proposto por Dirzo & Domínguez (1995). O IH utiliza classes de área foliar consumida por herbívoros em cada uma das folhas (Tabela 1) e é obtido usando uma média ponderada da frequência de folhas em cada uma das classes. Para calcular o IH utiliza-se a seguinte equação:

$$IH = \sum_{i=0}^5 \frac{(n_i \cdot i)}{N} \quad (\text{eq. 1})$$

onde:

n_i = Número de folhas do indivíduo em cada classe;

i = Valor da classe de herbivoria;

N = Total de folhas amostradas por indivíduo.

Tabela 1. Classes de herbivoria segundo a porcentagem estimada de área foliar consumida (como proposto por Dirzo & Domínguez 1995).

Classe de herbivoria	Área foliar consumida (%)
0	0
1	1 - 6
2	7 - 12
3	13 - 25
4	26 - 50
5	51 - 100

Após obter os valores individuais do IH, calculei a variância dentro de cada grupo. O uso de um teste paramétrico tornou-se inviável uma vez que a variância de *M. glabra* foi quase duas vezes maior que a variância das outras espécies. Assim, elaborei um modelo nulo para realizar testes de permutação. Calculei a média do IH de cada espécie e obtive a diferença absoluta entre as médias do IH de cada par de espécies (*M. bicarinata* vs. *M. glabra*; *M. bicarinata* vs. *M. grandifolia* e *M. glabra* vs. *M. grandifolia*). Para testar se as diferenças absolutas observadas entre os pares eram significativas, permutei os valores individuais de IH por 20 mil vezes e obtive diferenças absolutas de médias aleatórias de IH para cada par de espécies. Calculei a probabilidade das diferenças observadas terem ocorrido ao acaso, contando quantas vezes os valores aleatórios foram iguais ou maiores à diferença absoluta observada em cada par e dividindo este número pela totalidade de aleatorizações utilizadas no teste de permutação. Utilizei o ajuste de Bonferroni para ajustar um novo valor de α em 0,016. Como realizei três comparações entre as espécies com o mesmo conjunto de dados, utilizei este ajuste para manter o mesmo α crítico e manter a probabilidade de cometer o erro tipo II em 5%.

RESULTADOS

Entre as três espécies analisadas, *M. grandifolia* foi a mais consumida (Fig. 1). Segundo o teste de permutação, a diferença absoluta entre as médias do IH de *M. glabra* e *M. bicarinata* não foi diferente e ambas foram igualmente consumidas pelos herbívoros ($p=0,042$). O mesmo ocorreu com a diferença absoluta entre *M. glabra* e *M. grandifolia* ($p=0,017$). Entretanto, a diferença absoluta entre *M. bicarinata* e *M. grandifolia* foi significativa e *M. grandifolia* foi consumida por herbívoros aproximadamente 2,5 vezes mais que *M. bicarinata* ($p<0,001$).

DISCUSSÃO

Inicialmente, pela predição do trabalho, esperava-se que a espécie *M. bicarinata*, sem tricomas e com

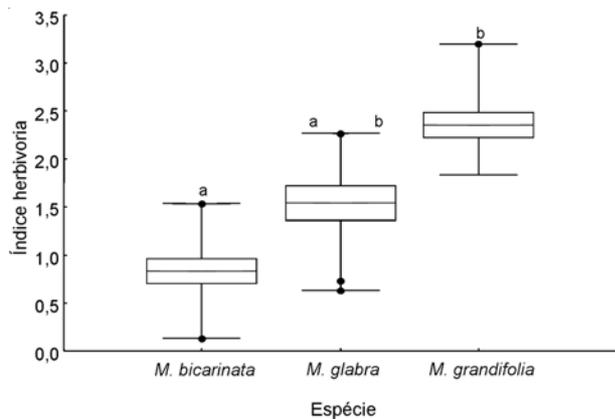


Figura 1. Índice de herbivoria para as três espécies vegetais analisadas neste estudo (*Myrcia glabra*, *M. bicarinata* e *M. grandifolia*). Linha horizontal central em cada caixa corresponde à média. Os limites das caixas correspondem aos erros padrões. Linhas horizontais externas correspondem aos valores mínimos e máximos. Letras diferentes correspondem a diferenças

baixa densidade de pontuações translúcidas, seria a mais consumida por herbívoros, já que aparentemente ela possuiria menos defesas contra os herbívoros que as outras duas espécies. Entretanto, os resultados indicaram o contrário: *M. bicarinata* foi a menos consumida entre as três espécies analisadas, enquanto *M. grandifolia*, supostamente protegida contra a ação dos herbívoros, foi mais consumida. A taxa de herbivoria de *M. glabra* foi similar à taxa das duas outras espécies.

Estes dados indicam que tricomas e que a estimativa visual da densidade de pontuações não são bons preditores da quantidade de metabólitos de defesa em *Myrcia*. *Myrcia glabra*, com maior quantidade de pontuações translúcidas entre as três espécies e *M. bicarinata* foram igualmente consumidas, indicando que as substâncias ali armazenadas não relacionariam-se, necessariamente, à defesa contra herbívoros (Hartley & Jones 1997). Quanto aos tricomas de *M. grandifolia*, estes podem não estar associados à questões de defesa foliar, sendo somente uma estrutura capaz de manter as condições microclimáticas das folhas pela reflexão da luz solar (Lüttge 1997).

A baixa densidade de pontuações translúcidas nas folhas de *M. bicarinata* não indica, necessariamente, que esta espécie produz poucos compostos secundários. Os metabólitos secundários produzidos por esta espécie podem ser mais eficientes em afastar eventuais herbívoros que os compostos secundários encontrados em *M. glabra* e *M. grandifolia*. Um consumo inicial de folhas dos indivíduos de *M. bicarinata* pode induzir uma realocação das substâncias de defesa para todas

suas folhas, diminuindo ou impedindo o consumo destas por herbívoros (Crawley 1986, Gill 1986). Em *M. grandifolia*, tais mecanismos podem estar ausentes ou serem menos eficientes, o que explicaria a maior taxa de consumo das folhas desta espécie.

Todos os indivíduos das espécies amostradas neste estudo encontravam-se na floresta de restinga, onde a quantidade de nutrientes é baixa devido à alta proporção de areia no solo (De Moraes 1993). Nestes casos, o investimento de recursos da planta em folhas é custoso e as folhas das espécies encontradas nestes locais tendem a ser pequenas ou possuir grande quantidade de fibras (Chapin 1980, Vitousek 1982). Como possuem folhas pequenas, espera-se que *M. glabra* e *M. bicarinata* percam e reponham folhas mais rapidamente que *M. grandifolia*, cujas folhas são maiores e coriáceas. Como o tamanho das folhas relaciona-se positivamente ao tempo de vida destas nas plantas (Fitter 1986), os IHS de *M. glabra* e de *M. bicarinata* podem estar subestimados, uma vez que as folhas amostradas neste trabalho podem ser mais novas que aquelas amostradas em *M. grandifolia*. Já o IH desta última estaria superestimado, devido ao maior intervalo de tempo que suas folhas ficaram expostas à ação dos herbívoros (Fitter 1986).

Os próximos estudos com *Myrcia* podem medir a concentração dos compostos secundários existentes em cada uma das espécies, com a finalidade de revelar se o perfil bioquímico das três espécies é diferente. Outra questão que pode ser abordada futuramente, seria determinar quais são os principais herbívoros que se alimentam das três espécies de *Myrcia* estudadas e qual é a real influência de cada um deles sobre as taxas de herbivoria destas espécies. Por fim, um estudo fenológico das três espécies de *Myrcia* poderia acompanhar a brotação e a queda das folhas e mostrar qual o intervalo de tempo em que as folhas de cada uma das espécies ficam disponíveis aos herbívoros durante o ano.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao Selmo Bernardo por me auxiliar nas coletas dos ramos das plantas. Ao Paulo, ao Glauco e ao Billy (Gustavo Requena) por me auxiliarem durante a triagem das folhas. Agradeço também ao Paulo Inácio por me auxiliar nas análises estatísticas deste trabalho. Também agradeço ao Glauco e aos outros docentes pelas conversas sinceras e francas, pela transmissão de grande quantidade de conhecimentos durante todo o curso e pela paciente correção de várias versões

de todos os relatórios. Por fim, gostaria de agradecer a todos aqueles que conheci aqui e àqueles já conhecia na UNICAMP pelos ótimos momentos de descontração, pelas excelentes e hilárias marchinhas ecológico-evolutivas e ecológico-estatísticas (elas fizeram a diferença) e por me manterem com o astral em cima quando a saúde de casa batia. Resumindo, vocês são *show de bola!*

REFERÊNCIAS

- Chapin F.S. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- Crawley M.J. 1986. Life history and environment. In: *Plant ecology* (M.J. Crawley ed.). Blackwell Science, Oxford, UK. 253-290.
- Crawley M.J. 1997. Plant-herbivore dynamics. In: *Plant ecology* (M.J. Crawley ed.). Blackwell Science, Oxford, UK. 401-474.
- Connell J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Number in Populations (Oosterbeek, 1970)*. 298-312.
- Dyer L.A., Dodson C.D., Beihoffer J. & Letourneau K. 2001. Trade-offs in antiherbivore defenses in *Piper cenocladum*: Ant mutualists versus plant secondary metabolites. *Journal of chemical ecology* 27: 581-592.
- De Moraes, R.M. 1993. *Ciclagem de nutrientes minerais em mata atlântica de encosta e mata sobre a restinga, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP: produção de serapilheira e transferência de nutrientes*. Dissertação de mestrado. USP.
- Dirzo R. & Domínguez C.A. 1995. Plant-herbivore interactions in a mesoamerican tropical dry forest. In: *Seasonally dry tropical forest* (S.H. Bullock, A. Mooney & E. Medina eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK. 305-325.
- Ehrlich P.R. & Raven P.H. 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Farrel B.D. & Mitter C. 1993. Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (R.E. Ricklefs & Schluter D. eds.). The University of Chicago Press, Chicago, USA. 253-266.
- Fitter A.H. Acquisition and utilization of resources. In: *Plant ecology* (M.J. Crawley ed.). Blackwell Science, Oxford, UK. 375-405.
- Gill D.E. 1986. Individual plants as genetic mosaics: ecological organisms versus evolutionary individuals. In: *Plant ecology* (M.J. Crawley ed.). Blackwell Science, Oxford, UK. 321-343.
- Hairston N.G., Smith F.E. & Slobodkin L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- Hartley S.E. & Jones C.G. 1997. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. In: *Plant ecology* (M.J. Crawley ed.). Blackwell Science, Oxford. 284-324.
- Janzen D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Lucas E., Hariss S.A, Mazine F.F., Belsham S.R., Lughadha E.M.N., Telford A., Gasson P.E., Chase, M.W. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). *Taxon* 56: 1105-1128.
- Lüttge U. 1997. Physiological ecology of tropical plants. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Mello, M.A.R. 2007. Influence of herbivore attack patterns on reproductive success of the shrub *Piper hispidum* (Piperaceae). *Ecotropica* 13: no prelo.
- Ricklefs R.E. 2003. *A economia da natureza*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Sagers C.L. & Coley P.D. 1995. Benefits and cost of defense in neotropical shrub. *Ecology* 76: 1835-1843.
- Souza V.C. & Lorenzi H. 2005. *Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II*. Instituto Planarum, Nova Odessa, SP.
- Vitousek P.M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* 119: 553-572.