



ATRIBUTOS FOLIARES E PADRÃO DE HERBIVORIA EM *PIPER* SP. (PIPERACEAE) EM DIFERENTES AMBIENTES

Paula Alves Condé

INTRODUÇÃO

O investimento das plantas em estratégias contra herbivoria representa um custo que é presumivelmente compensado pelos benefícios associados a menores níveis de herbivoria (Turner, 2001). Segundo o princípio da alocação de recursos, os organismos precisam dividir os recursos limitados entre o crescimento, a reprodução e a defesa (Strauss, 2002). A limitação dos recursos disponíveis para as plantas pode resultar em restrições de investimento nos atributos de defesa dentro de uma mesma espécie (Dyer *et al.*, 2001).

Um fator que pode influenciar o investimento da planta em defesas contra herbivoria é a quantidade de nutrientes do solo (Crawley, 1986). Para plantas que crescem em solos mais férteis, o custo de produção e/ou substituição de folhas é relativamente baixo, favorecendo um investimento maior em crescimento ou reprodução em detrimento de um investimento em defesa (Turner, 2001). Plantas que crescem em solos mais pobres têm grandes custos de produção e/ou substituição de folhas e, por isso, geralmente apresentam maior investimento em mecanismos de defesa das folhas (Crawley, 1986). O investimento da planta em compostos estruturais que conferem maior resistência ao tecido foliar e, portanto, maior dureza à folha, representa uma das formas mais comuns de defesa contra herbivoria (Dyer *et al.*, 2001).

Como o investimento em estratégias de defesa foliar depende da fertilidade do solo, esta característica do ambiente também pode influenciar a eficácia de defesas em reduzir a herbivoria (Crawley, 1986). Para entender essa questão, comparei características de tensão foliar, massa foliar por área e área foliar removida por herbivoria em folhas de *Piper* sp. (Piperaceae) em um ambiente de restinga e em uma mata de encosta para testar a hipótese de que em ambiente de solo mais pobre e maior luminosidade ocorre um maior investimento em estruturas de defesa foliar e, portanto, redução da herbivoria. Assim, comparando folhas da mesma espécie, esperaria encontrar maior tensão foliar e massa foliar por área na floresta de restinga do que

na mata de encosta, e menor área foliar removida na restinga quando comparada a mata de encosta, com a premissa que a pressão de herbivoria é a mesma nos dois ambientes.

MATERIAL & MÉTODOS

Espécies da família Piperaceae são abundantes em ambientes de floresta tropical (Dyer *et al.*, 2001) e comumente consumidas por artrópodes herbívoros. Amostrei indivíduos de *Piper* sp. em um ambiente de restinga e uma mata de encosta na Estação Ecológica Juréia-Itatins (24p18' - 24p32' S; 47p00' - 47p30' W), litoral sul do estado de São Paulo. A vegetação de restinga é arbustivo-arbórea e ocorre sobre planícies arenosas litorâneas (Sugiyama, 1998), sendo que a composição arenosa do solo implica em menor disponibilidade de nutrientes para as plantas. Já a mata de encosta possui vegetação arbórea, solo com maior quantidade de argila (Silva, 1987) e dossel fechado. Portanto, quantidade de luz no interior da mata é menor e o solo possui maior disponibilidade de nutrientes para as plantas.

As áreas de coleta localizam-se às margens da trilha que sai da praia do Guaraúzinho e atravessa uma área de restinga até chegar em uma área com vegetação de mata de encosta. Ao longo dessa trilha, demarquei uma parcela de 20 x 30 m na área com vegetação de restinga, e outra parcela de mesmo tamanho na área com vegetação de mata de encosta, com uma distância aproximada de 100 m separando a área das duas parcelas. Em cada parcela amostrei 23 indivíduos de *Piper* sp. que tinham entre 1 e 2 m de altura e, para cada um deles, selecionei três ramos que possuíam entre sete a nove folhas. A folha mais basal de cada ramo (folha mais antiga) foi utilizada para obter as medidas de índice de herbivoria, tensão foliar e massa foliar por área.

Para calcular a porcentagem de herbivoria, as folhas coletadas foram classificadas em seis classes de proporção de área removida (Dirzo &

Domínguez, 1995): (0) ausência de herbivoria; (1) 1 a 6% de remoção foliar; (2) 7 a 12%; (3) 13 a 25%; (4) 26 a 50%; (5) 51 a 100%. Após a classificação das folhas, calculei a média das classes das folhas amostradas para cada indivíduo. Essa média foi usada como índice de herbivoria de cada indivíduo.

Para estimar a tensão foliar, que é uma medida de resistência mecânica das folhas à tensão, cortei um fragmento retangular do limbo da folha, padronizando a largura (1 cm), e coloquei este fragmento em um tensiômetro (Hendry & Grime, 1993) para medir a força necessária para rompê-la. Esta força é medida somente em relação à largura do fragmento, não importando seu comprimento. Calculei a resistência foliar dividindo a força pela largura do fragmento (N/mm).

O índice de massa foliar por área (MFA) indica o investimento da planta em estruturas com base de carbono (Dyer *et al.*, 2001) e altos valores de MFA correspondem a uma maior proporção deste elemento por área foliar. Para estimar o MFA retirei uma amostra circular com 19 mm de raio do limbo de cada folha. Desidratei as amostras em forno convencional a aproximadamente 100 °C até o ponto das folhas apresentarem-se quebradiças, para obter a massa seca das folhas. Pesei as amostras em balança semi-analítica com 0,005 g de precisão e calculei o MFA dividindo a massa (g) pela área (mm²) de cada uma das amostras.

Para testar se as variáveis de defesa da folha (tensão foliar e MFA) e o índice de herbivoria diferem entre os indivíduos de área de restinga e de mata de encosta, usei como estatística de interesse o quadrado das diferenças entre as médias dos valores encontrados nas duas áreas. Em seguida, fiz 10.000 permutações entre os valores observados de tensão foliar, MFA e índice de herbivoria dos indivíduos das duas áreas para gerar uma distribuição sob a hipótese nula de que não há diferença entre as médias das variáveis nos dois ambientes. Dividi o número de valores que foram maiores ou iguais às diferenças entre os valores obtidos pelo número de permutações, para estimar a probabilidade com que o valor obtido poderia ser encontrado ao acaso.

Para avaliar se o índice de herbivoria (variável resposta) varia em função do MFA e da tensão foliar (variáveis preditoras) e como se dá essa relação em cada um dos dois ambientes (restinga e mata de encosta), usei uma análise de covariância (modelo linear gaussiano múltiplo) no programa estatístico 'R' (R Development Core Team, 2010). Utilizei a mesma análise de covariância relacionando o MFA como variável preditora e a

tensão foliar como variável resposta, para avaliar se o a proporção de carbono na folha (MFA) pode ser explicada pela tensão foliar em cada um dos ambientes.

RESULTADOS

A tensão foliar dos indivíduos de *Piper* sp. de restinga foi, em média, maior que nas folhas dos

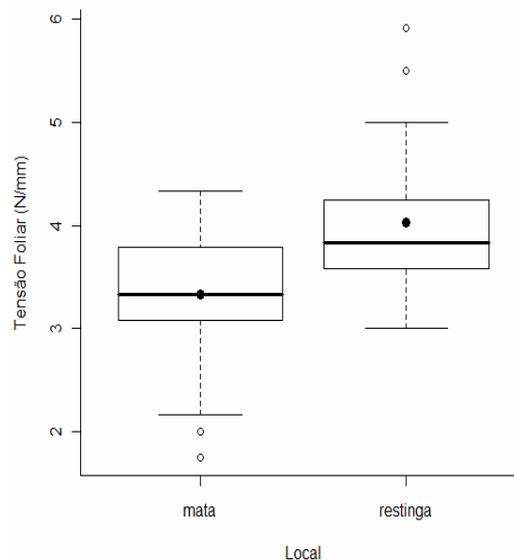


Figura 1. Tensão foliar (N/mm) dos indivíduos de *Piper* sp. de restinga (n = 23) e mata de encosta (n = 23). Pontos preenchidos representam as médias, a barra horizontal dentro das caixas representa a mediana, o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas tracejadas representam 1,5 vezes o intervalo interquartilício e os pontos vazios representam valores extremos.

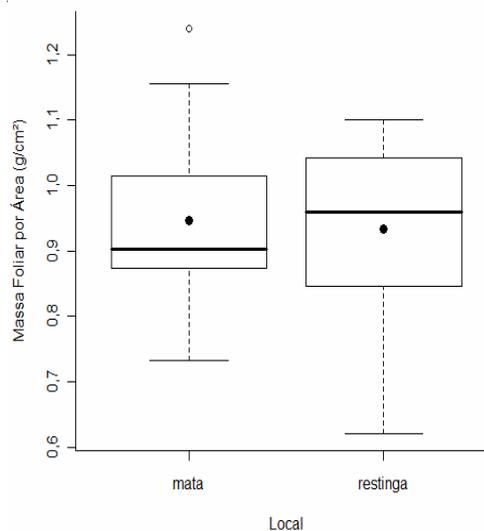


Figura 2. Massa foliar por área (g/cm²) dos indivíduos de *Piper* sp. de restinga (n = 23) e mata de encosta (n = 23). Pontos preenchidos representam as médias, a barra horizontal dentro das caixas representa a mediana, o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas tracejadas representam 1,5 vezes o intervalo interquartilício e os pontos vazios representam valores extremos.

indivíduos da mata ($p = 0,009$; Figura 1), enquanto as médias do MFA das folhas de restinga e de mata de encosta não apresentaram diferença significativa ($p = 0,25$; Figura 2).

Não houve relação significativa entre o índice de herbivoria e a tensão foliar em folhas de indivíduos de *Piper* sp. ($F_{42,1} = 3,752$; $p = 0,059$; Figura 3). O índice de herbivoria também não diferiu entre a restinga e a mata de encosta ($F_{42,1} = 0,113$; $p = 0,737$; Figura 3). Não houve interação significativa entre o efeito da tensão foliar e o ambiente ($F_{42,1} = 1,044$; $p = 0,312$; Figura 3).

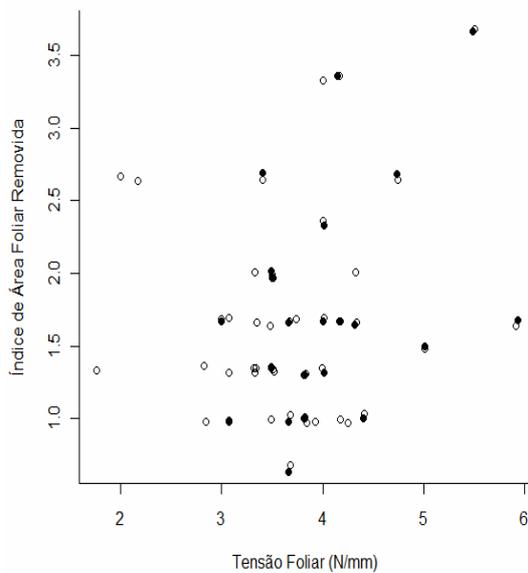


Figura 3. Índice de área foliar removida em função da tensão foliar de indivíduos de *Piper* sp. em ambiente de restinga (pontos preenchidos) e mata de encosta (pontos vazios).

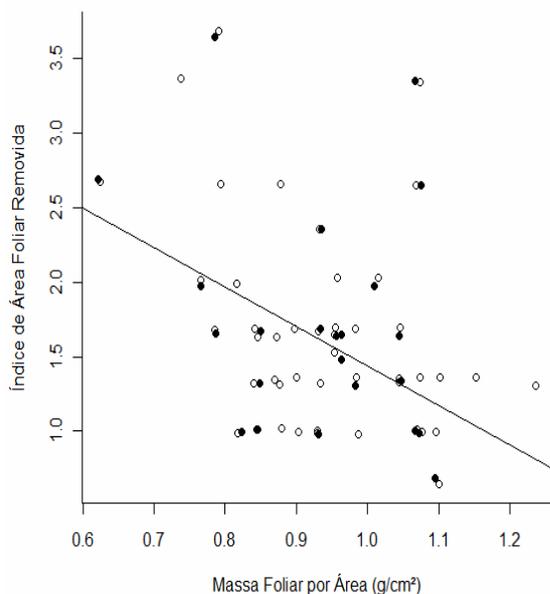


Figura 4. Índice de área foliar removida em função da massa foliar por área de indivíduos de *Piper* sp. em ambiente de restinga (pontos preenchidos) e mata de encosta (pontos vazios).

Houve uma relação significativa entre o MFA e o índice de herbivoria, sendo que maiores valores de MFA correspondem a menores valores de índice de herbivoria ($F_{42,1} = 6,927$; $p = 0,011$; intercepto = 3,608; inclinação = -2,077; Figura 4). No entanto este efeito não difere entre os dois ambientes ($F_{42,1} = 0,420$; $p = 0,520$), pois não ocorre interação significativa entre os valores de MFA e os ambientes de restinga e mata de encosta, nem diferença entre os interceptos ($F_{42,1} = 0,561$; $p = 0,458$; Figura 4).

Além da diferença de tensão foliar entre as áreas, a análise de covariância não mostrou efeito significativo nem do MFA nem da interação do MFA com o ambiente sobre a tensão ($F_{42,1} = 0,745$; $p = 0,392$; Figura 5). A tensão foliar não apresentou relação significativa com o MFA e teve efeito significativo do ambiente ($F_{42,1} = 10,986$; $p = 0,001$; intercepto = 3,608; inclinação = -2,077; Figura 5).

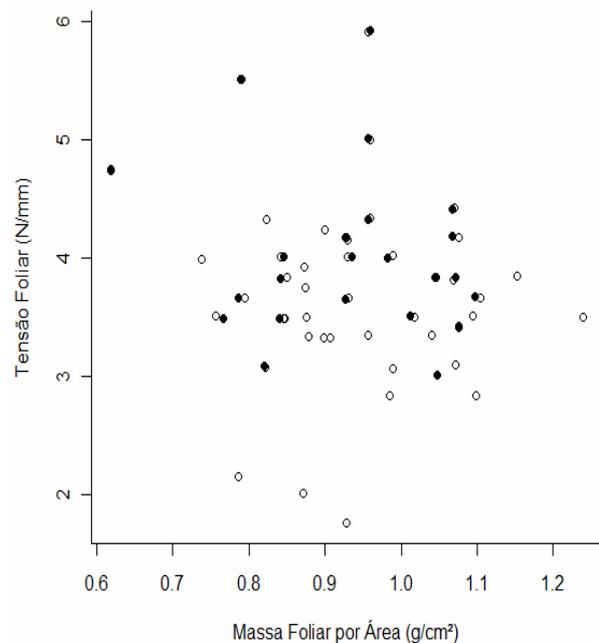


Figura 5. Tensão foliar em função da massa foliar por área de indivíduos de *Piper* sp. em ambiente de restinga (pontos preenchidos) e mata de encosta (pontos vazios).

DISCUSSÃO

A hipótese de que em ambiente de solo mais pobre ocorre um maior investimento em estruturas de defesa foliar e redução no padrão de herbivoria não foi corroborada. Os resultados encontrados não revelam um padrão de redução da herbivoria com aumento da tensão foliar. Adicionalmente, a relação negativa encontrada entre índice de herbivoria e massa foliar por área foi muito baixa. Isso indica que outras características da folha não medidas no presente estudo podem ser mais eficazes na defesa contra herbivoria em *Piper* sp..

Os indivíduos de *Piper* sp. nos ambientes de restinga e mata de encosta diferem quanto à tensão foliar, sendo que os indivíduos da restinga possuem maior tensão foliar que os indivíduos de mata de encosta. A maior média dos valores de tensão foliar dos indivíduos de restinga indica um maior investimento em fibras estruturais longitudinais (Crawley, 1986). No entanto, uma maior tensão foliar não necessariamente implica em redução da herbivoria, uma vez que a dureza que a epiderme representa para perfuração da folha não é a característica medida pelo tensiômetro.

Considerando que diferenças entre o MFA estão relacionadas com a anatomia da folha (Yáñez-Espinoza *et al.*, 2003), o fato dos valores de MFA não diferirem em média entre os dois ambientes indica uma semelhança entre a quantidade de carbono nas folhas dos indivíduos de *Piper* sp. nos dois ambientes. Finalmente, a relação negativa entre o MFA e o índice de herbivoria indica que o investimento em estruturas de carbono explica parte da diminuição da herbivoria nos ambientes. Portanto, a composição da folha pode resultar em diferentes padrões de MFA e tensão foliar, que não são necessariamente correlacionados, podendo ocorrer divergências entre as relações esperadas para o MFA e tensão foliar dependendo da composição estrutural da folha.

defenses in *Piper cenocladum*: ant mutualist versus plant secondary metabolites. *Journal of Chemical Ecology*, 27:581-591.

Hendry, G.A.F. & J.P. Grime. 1993. *Methods in comparative plant ecology: a laboratory manual*. Chapman & Hall, Londres.

Silva, A.F. 1987. *A fitossociologia na Mata Atlântica*, pp. 62-77. Em: *Simpósio sobre ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: síntese dos conhecimentos*. ACIESP, São Paulo.

Strauss, S.Y.; J.A. Rudgers; J.A. Lau & R.E. Irwin. 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 17:278-285.

Suguyama, M. 1998. Estudos de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica*, 11:119-159.

Turner, I.M. 2001. *Ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge.

Yáñez-Espinoza, L.; T. Terrazas; L. López-Mata & J. I. Valdez-Hernández. 2003. Leaf trait variation in three species through canopy strata in a semi-evergreen neotropical Forest. *Canadian Journal of Botanical*, 81:398-404.

AGRADECIMENTOS

Agradecimentos especiais aos organizadores do Curso de Campo pela oportunidade de aprendizado proporcionada, com paciência e dedicação. Por todos estes dias de convivência e amizade, aos colegas de turma, em especial Bárbara Heinning, Estefanía Stanley e Rachel Werneck, queridas SISsters de Curso de Campo.

REFERÊNCIAS

Crawley, M.J. 1986. Life history and environment, pp. 253-290. Em: *Plant ecology*. (M.J. Crawley, ed.). Blackwell Publishing, Oxford.

Dirzo, R. & C.A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in mesoamerican tropical dry Forest, pp. 305-325. Em: *Seasonally dry tropical forest*. (S.H. Bullock; A. Mooney & E. Medina, eds.). University Press, Cambridge.

Dyer, L.A.; C.D. Dodson; J. Beihoffer & D.K. Letorneau. 2001. Trade-off in antiherbivore