



# Herbivoria em folhas sob diferentes intensidades de estresse na restinga

Thiago Mitonori Pereira

**RESUMO:** Avaliei o efeito diferentes intensidades de estresse na herbivoria. Considerei duas hipóteses, uma de acordo com a hipótese do estresse vegetal (HEV) e outra de acordo preferência dos herbívoros por folhas menos densas. Estimei o índice de herbivoria (IH) e área foliar específica (AFE), propriedade inversamente proporcional à densidade, para folhas de 25 ramos de *Dalbergia ecastophyllum* em áreas mais próximas do mar (i.e., mais estressadas) e mais afastadas (i.e., menos estressadas). Encontrei que folhas submetidas a maior estresse apresentaram maior IH e menor AFE que locais menos perturbados. Assim, folhas sob estresse intenso foram mais consumidas apesar de serem mais densas. Os resultados refutam a hipótese que folhas mais densas seriam menos atrativas e corroboram a HEV que folhas sujeitas a maior estresse são mais vulneráveis a herbívoros. Para elucidar os mecanismos por trás da HEV, sugiro a análise dos nutrientes e das defesas de folhas sob estresse intenso.

**PALAVRAS-CHAVE:** ambiente costeiro, área foliar específica, *Dalbergia ecastophyllum*, salinidade, vento

## INTRODUÇÃO

Qualquer fator ambiental, biótico ou abiótico, pode ser um fator de estresse para plantas se a sua dosagem for muito alta ou muito baixa (Lüttge, 1997). Assim, condições abióticas severas como temperaturas extremas, alta salinidade, ventos intensos e déficit de nutrientes e luz podem ser consideradas fatores estressantes para as plantas (Larcher, 1986). Plantas submetidas a condições de estresse realizam ajustes anatômicos, fisiológicos, morfológicos e moleculares para evitar ou tolerar as restrições impostas (Lüttge, 1997). Porém plantas podem investir seus recursos em ajustes para determinado fator de estresse e se tornarem mais suscetíveis a outros fatores. Por exemplo, uma planta pode crescer estiolada na sombra, diminuindo a síntese de compostos secundários (Larcher, 1986) ficando mais vulnerável ao consumo de herbívoros. Por outro lado, um ajuste para determinado fator de estresse pode gerar benefícios secundários frente a outros fatores. Sob alta radiação, por exemplo, uma folha pode produzir cera e aumentar a grossura da parede celular e, conseqüentemente, ser menos atrativa aos herbívoros.

Como fatores de estresse influenciam a herbivoria ainda é uma questão em aberto na interação planta herbívoro (Stamp, 2003). A principal explicação para responder a essa questão é hipótese do estresse vegetal (HEV) (White, 1984 *apud* Price, 1991). De acordo com a HEV, a vulnerabilidade à

herbivoria aumenta com a frequência ou intensidade do estresse ao qual a planta está submetida (White, 1984 *apud* Price, 1991). Dado que os custos da produção de defesas em condições restritivas são elevados, é provável que plantas submetidas a condições de estresse sejam menos capazes de sintetizar defesas químicas e físicas contra herbívoros (Rhoades, 1979 *apud* Price, 1991). Sob estresse intenso, plantas estão sujeitas a degradação de enzimas ricas em nitrogênio (Larcher, 1986). A degradação enzimática reduz a síntese de proteínas nas folhas e tal redução leva a uma maior concentração de aminoácidos (White, 1984 *apud* Price, 1991). Folhas com mais aminoácidos e compostos de nitrogênio orgânico livres são mais nutritivas e, portanto, mais atrativas para herbívoros (Price, 1991).

Embora a HEV seja principal explicação para herbivoria em condições de estresse algumas evidências são contrárias a essa hipótese (Price, 1991). Uma é a preferência dos herbívoros em relação ao tipo de folha. Sob condições de estresse intenso e/ou frequente, é comum que plantas invistam em folhas mais duráveis ou resistentes, através da lignificação das estruturas (Körner & Reinhardt, 1987; Lüttge, 1997; Valladares & Pugnaire, 2007). A lignificação aumenta a biomassa da folha e, conseqüentemente, aumenta a densidade das folhas. Folhas densas estão associadas a uma série de características pouco atrativas aos herbívoros

(Valladares & Pugnaire, 2007). Portanto, plantas sob estresse tendem a possuir folhas mais densas e menos atrativa para herbívoros. Nesse sentido, proponho uma hipótese alternativa à HEV de que uma planta sob estresse intenso apresenta folhas mais densas e menos atrativas a herbívoros, de modo que folhas sujeitas a estresses mais intensos devem ser menos consumidas.

Na restinga, plantas estão sujeitas a diferentes estresses como alta temperatura e luminosidade, alagamentos esporádicos durante ressacas e vento intenso que, juntamente com o sal e a areia, pode causar danos mecânicos nas folhas (McLachlan & Brown, 2006 *apud* Ulian *et al.*, 2012). Assim, plantas de restinga mais próximas ao mar estão sujeitas a estresse mais intenso que plantas mais afastadas (Scarano *et al.*, 2001). O gradiente de exposição ao vento e deposição de sal de acordo com a distância do mar existente na restinga (Castanho *et al.*, 2012) faz dela um ambiente ideal para testar as hipóteses que relacionam herbivoria ao estresse. Dessa forma, meu objetivo é investigar como diferentes intensidades de estresse na restinga influenciam a herbivoria, testando duas hipóteses alternativas. De acordo com a HEV, folhas sujeitas a estresse mais intenso devem ser mais consumidas. Segundo essa hipótese é esperado que folhas mais próximas ao mar apresentem maiores indícios de consumo por herbívoros que as folhas mais distantes. A segunda hipótese é baseada na preferência dos herbívoros em relação à densidade da folha, na qual folhas sujeitas a estresse mais intenso devem ser menos consumidas. A previsão da segunda hipótese é que as folhas mais próximas devem apresentar menos indícios de consumo que as folhas mais distantes.

## MATERIAL & MÉTODOS

### Área de estudo

Desenvolvi meu estudo em uma área de restinga localizada na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Barra do Una, no município de Peruíbe, litoral sul do estado de São Paulo. A restinga da Barra do Una caracteriza-se por uma região de dunas, com indivíduos isolados, e uma restinga arbustiva ou escrube, com agregados de indivíduos de diferentes espécies ou monoespecíficos de *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae) formando moitas de 30 a 60 m de comprimento.

### Coleta de dados

Utilizei como modelo de estudo indivíduos da espécie *Dalbergia ecastophyllum*, planta arbustiva com

folhas alternas dísticas, típica das vegetações de transição entre dunas e restinga arbustiva (Souza & Capellari Jr., 2004). Essa espécie é uma das poucas lenhosas capazes de colonizar a região de dunas e, em geral, é a mais abundante nas moitas da restinga arbustiva da Barra do Una (Correia, 2013).

Realizei as coletas em 50 pontos de amostragem, sendo 25 mais próximos do mar e 25 pontos de amostragem mais distantes do mar, protegidos da alta deposição de sal e da alta intensidade dos ventos por moitas. Os pontos de amostragem, distantes 15 m entre si, eram separados por moitas ou conjuntos de moitas descontínuas que variavam de 30 a 60 m (Figura 1). Em cada ponto de amostragem, coletei todas as folhas em uma seção de 20 cm de um ramo de *D. ecastophyllum*. Folhas com a presença de galhas foram descartadas.

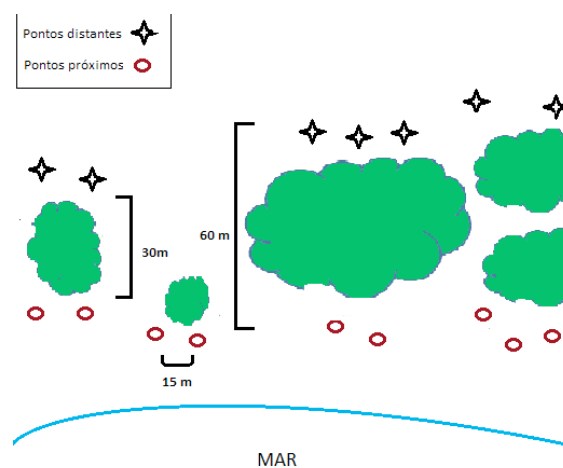


Figura 1. Esquema dos pontos de amostragem próximos e distantes do mar, ao longo da restinga da praia Barra do Una.

Utilizei o método proposto por Dirzo & Dominguez (1995) para estimar o índice de herbivoria (IH) nas folhas coletadas. Esse método permite a análise de grande quantidade de folhas em pouco tempo. Atribuí visualmente o IH de cada folha de acordo com categorias propostas pelo método: 0 (0%), 1 (0,1-6%), 2 (6,1-12%), 3 (12,1-25%), 4 (25,1-50%) e 5 (> 50%). O IH de cada ramo foi calculado através da média ponderada dos IH folhas coletadas em cada seção.

Para estimar a densidade de folhas utilizei a área foliar específica (AFE), a razão da área foliar pela massa seca da folha, que é inversamente proporcional à densidade (Valladares & Pugnaire, 2007). Para cada ramo calculei AFE através da área foliar total do ramo, obtida através de análise das fotografias das folhas, dividida pela massa seca de todas as folhas do ramo, pesada em balança com precisão de 0,01 g.

## Análise de dados

Antes de analisar a herbivoria, testei a premissa de que folhas mais próximas do mar são mais densas, possuindo menor AFE do que folhas mais distantes. A diferença entre a média das AFEs dos ramos mais próximos do mar e mais distantes foi a minha estatística de interesse. Construí o cenário nulo através de 10.000 aleatorizações das AFEs de cada ramo independentemente da distância do mar. Calculei a probabilidade de rejeitar a hipótese nula contando o número de vezes que encontrei valores maiores ou iguais ao observado e dividindo pelo número total de aleatorizações.

Para testar as hipóteses alternativas, a diferença entre a média IH dos ramos mais próximos do mar e mais distantes foi a minha estatística de interesse. Construí o cenário nulo através 10.000 aleatorizações dos valores de IH de cada ramo independentemente da distância do mar. Calculei a probabilidade de rejeitar a hipótese nula contando o número de vezes que encontrei valores menores ou iguais ao observado e dividindo pelo número total de aleatorizações.

## RESULTADOS

Como o esperado, a AFE é menor nas folhas mais próximas do que nas folhas mais distantes do mar, protegidas pelas moitas ( $p = 0,007$ ; Figura 2a). Entretanto, folhas mais próximas da praia apresentaram maior IH do que as folhas mais distantes ( $p = 0,0073$ ; Figura 2b).

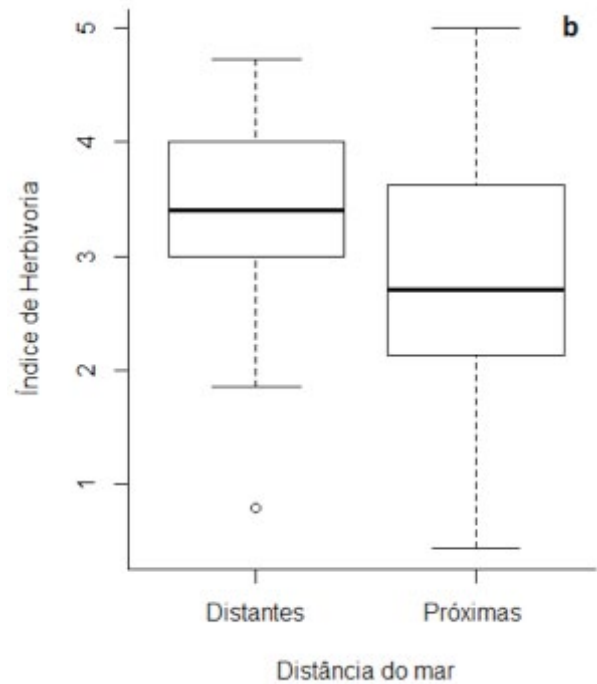
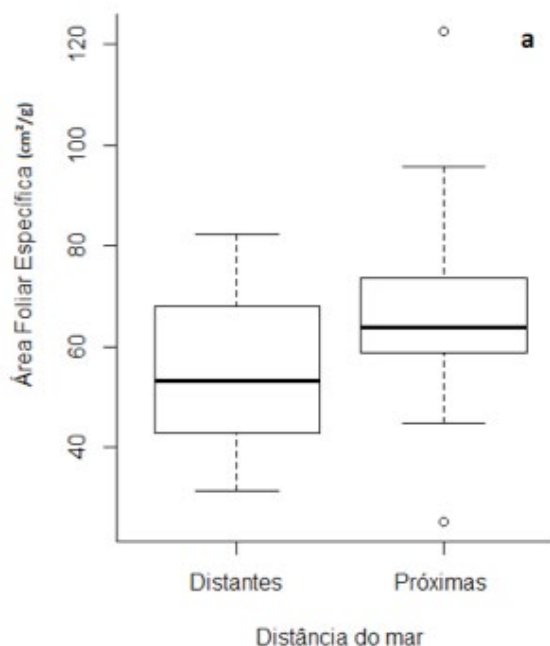


Figura 2. (a) Área foliar específica das folhas de *Dalbergia ecastophyllum* mais próximas e mais distantes do mar. (b) Índice de herbivoria das folhas de *Dalbergia ecastophyllum* mais próximas e mais distantes do mar. As caixas representam 50% dos dados. As barras horizontais dentro das caixas representam as medianas, as linhas tracejadas representam o 1º e o 4º quartis. Os círculos representam pontos extremos.

## DISCUSSÃO

Folhas mais expostas ao estresse, apesar de possuírem uma densidade maior, são mais consumidas que folhas menos densas de áreas menos expostas. Portanto, meus resultados corroboram a HEV (White, 1984 *apud* Price, 1991) e refutam a hipótese de que folhas sujeitas a maior intensidade de estresse são menos consumidas por serem mais densas. Assim, a densidade da folha em ambientes de restinga não limita o consumo por herbívoros. Adicionalmente, folhas sob estresse intenso devem apresentar algumas vantagens para os herbívoros, pois foram mais atrativas ao consumo.

Um dos aspectos relevantes deste estudo é ter evidência da HEV para plantas submetidas aos mesmos fatores de estresse, porém em diferentes intensidades. Testar a HEV em ambientes distintos, tal como no estudo de Zuluaga *et al.* (2013), tem uma série de limitações, pois os diferentes ambientes podem ter um conjunto de espécies de herbívoros diferentes e diferentes histórias evolutivas das interações herbívoro planta (Fine *et al.*,

2004). Além disso, ambientes distintos possuem fatores de estresse diferentes, de modo que afirmar qual ambiente é mais estressante quando existem muitos fatores de estresse envolvidos pode não ser confiável.

A HEV foi corroborada apesar de folhas sob estresse intenso possuírem maior densidade. De acordo com meus resultados, folhas sob estresse intenso são mais atraentes aos herbívoros mesmo possuindo uma maior proporção carbono por nitrogênio, dada pela lignificação. Entretanto, a razão para folhas sob estresse intenso serem mais atraentes mesmo sendo estruturalmente mais resistentes ainda precisa ser estudada. A explicação de que folhas sob estresse seriam mais nutritivas por ter mais compostos nitrogenados livres pode ser contestada. Dado que em condições estressantes uma planta sofre mais risco de perder as folhas, seria esperado um menor investimento em nitrogênio nessas folhas, especialmente em ambientes pobres em nutrientes como a restinga (Körner & Reinhardt, 1987; Vaz *et al.*, 2013).

Uma explicação alternativa para o resultado encontrado é que folhas de maior densidade podem acumular os danos da herbivoria ao longo do tempo sem serem descartadas. Folhas expostas ao estresse intenso podem ser consumidas mais lentamente dada as imposições da resistência estrutural das folhas densas. A durabilidade de folhas densas (Pugnaire & Valladares, 2007) levaria ao acúmulo dos indícios de herbivoria. Desse modo, as folhas submetidas a estresse intenso aparentam ser mais consumidas, mas na verdade o que é visto é um acúmulo de danos à folha não percebido em folhas de sob condições amenas.

Concluí que a maior densidade das folhas não é um mecanismo que explica o padrão de herbivoria em folhas submetidas a diferentes intensidades de estresse. Os resultados encontrados suportam a HEV, entretanto, o mecanismo de como o estresse torna a planta mais vulnerável ainda precisa ser esclarecido. Dado que a teoria que suporta HEV supõe que folhas fisiologicamente estressadas são mais nutritivas e tem menor capacidade de produzir compostos químicos defensivos (Price, 2001), sugiro a análise das propriedades nutricionais e das defesas químicas de folhas submetidas a condições de estresse intenso afim de elucidar os mecanismos por trás da HEV.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço aos membros do GAFE e do costão gostoso por todo conhecimento compartilhado e apoio durante o curso, em especial à Karine pela ajuda na

secagem das folhas, ao Glauco e à Sara pela ajuda com as imagens das folhas e aos revisores Sara e José Pedro que, além de sugestões importantíssimas, foram de uma atenção ímpar.

## REFERÊNCIAS

- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27:305-335.
- Dirzo, R. & C. Domingues. 1995. Plant-animal interaction in Mesoamerican tropical dry forest, pp. 305-325. Em: *Seasonally dry tropical forests* (S.H. Bullock; H.A. Mooney & E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Fine, P.V.A.; I. Mesones & P.D. Coley. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science*, 305:663-665.
- Körner, C.H. & U. Reinhardt. 1987. Dry matter partitioning and root length/leaf area ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution. *Oecologia*, 74:411-418.
- Larcher, W. 1986. *Ecofisiologia vegetal*. Editora Pedagógica e Universitária Ltda., São Paulo.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer, Berlin.
- Price, P.W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, 62:244-251.
- Pregitzer, K.S.; D.R. Zak; P.S. Curtis; M.E. Kubiske; J.A. Teeri & C.S. Vogel. 1995. Atmospheric CO<sub>2</sub>, soil nutrient and turnover of fine roots. *New Phytologist*, 129:579-585.
- Pugnaire, F.I. & F. Valladares. 2007. *Functional ecology of plants*. CRC Press, Florida.
- Quirós, C.S.; J.S. Delabio; M.X. Silva & R.C. Rego. 2012. A hipótese do estresse vegetal não explica a herbivoria em plantas de restinga. Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica" (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Scarano, F.R.; H.M. Duarte; K.T. Ribeiro; F.J.F. Rodriguez; P. Barcellos; B.E.M. Franco; A.C. Brufelt; J. Deleens & E.U. Lüttge. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographical distribution to ecophysiological parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136:345-364.
- Stamp, N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology*, 78:23-55.

- Souza, V.C. & L. Capellari Jr. 2004. A vegetação das dunas e restingas da estação ecológica Juréia-Itatins, pp. 103-114. Em: *Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna* (O.A.V. Marques & W. Duleba, eds.). Holos, Ribeirão Preto.
- Ulian, C.; H. Kondrat; T.J. Cunha & T. Mello. 2012. Assimetria de folhas de *Dalbergia ecastophyllum* (Fabaceae) expostas a estresses ambientais múltiplos na faixa costeira. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- White, T.C. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation of the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63:93-105.
- Vaz, R.; F. Rossine; J. Cabral & T. Pereira. 2013. Investimento de recursos de plantas de acordo com a disponibilidade de nutrientes Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Zuluaga, C.; D. Sartor; J. Correia; M. Sugawara & I. Silva. 2013. Dano foliar em ambientes com diferentes disponibilidades de recursos. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.