



# Herbivoria em dois ambientes com alta e baixa disponibilidade de nutrientes e água

Catalina Zuluaga, Daniel Sartor, Juliana Correia, Mauro Sugawara  
& Isabelly Silva

---

**RESUMO:** A “hipótese da disponibilidade de recurso” (HDR) propõe que, em ambientes com baixa disponibilidade de recursos, a herbivoria seria menor. Por outro lado, a “hipótese do estresse” (HE) postula que, em ambientes com baixa disponibilidade de recursos, a herbivoria seria maior. Considerando essas hipóteses contrastantes, comparamos a herbivoria em ambientes com alta e baixa disponibilidade de recursos. Dado que o costão rochoso apresenta concavidades no solo que permitem o acúmulo de serapilheira e água, este ambiente foi considerado como tendo maior disponibilidade de recursos do que a restinga. Calculamos o índice de herbivoria para cinco espécies de plantas que ocorrem nos dois ambientes. A herbivoria média foi maior no costão rochoso do que na restinga, o que corrobora a HDR e sugere que plantas da restinga investem mais em defesa, uma vez que a reposição de tecidos deve ser mais custosa neste ambiente.

**PALAVRAS-CHAVE:** alocação de recursos, dano foliar, hipótese da disponibilidade de recursos, hipótese do estresse

## INTRODUÇÃO

Os danos causados por herbívoros representam uma forte pressão seletiva para as plantas (Stamp, 2003). A resposta das plantas frente à herbivoria é geralmente espécie-específica, sendo influenciada tanto pelos custos gerados pela herbivoria quanto pelos custos envolvidos na proteção dos tecidos. Duas das principais estratégias de defesa contra herbivoria utilizadas pelas plantas são a produção de metabólitos secundários e o investimento em alta taxa de crescimento (Pugnaire & Valladares, 2007). Os metabólitos secundários reduzem significativamente a incidência de herbivoria, mas a produção destes compostos envolve alto investimento energético por parte da planta (Jolivet, 1998). Em ambientes com alta disponibilidade de recursos, as plantas podem investir também no crescimento, de forma que crescem em taxa superior à taxa de consumo por herbívoros e, assim, não investem na produção de defesas.

Duas hipóteses tratam do efeito da disponibilidade de recursos no ambiente sobre a herbivoria. A primeira delas, conhecida como “hipótese da disponibilidade de recurso” (HDR), propõe que, em ambientes com baixa disponibilidade de recursos, as plantas tendem a apresentar baixa taxa de crescimento e alta longevidade das folhas. Dado o alto custo envolvido na reposição de tecidos, plantas de ambientes com baixa disponibilidade de recursos investiriam mais em estratégias de

defesa como forma de minimizar danos causados por herbívoros (Coley & Barone, 1996). A HDR propõe uma relação inversa entre disponibilidade de recursos e investimento em defesa. A segunda hipótese, conhecida como “hipótese do estresse” (HE), postula que plantas sob estresse fisiológico reduzem a síntese proteica e, portanto, possuem mais aminoácidos nos tecidos. Além disso, plantas estressadas teriam menor capacidade de produzir defesas, pois investiriam energia e recursos principalmente na manutenção da homeostase (White, 1984). A combinação entre folhas mais nutritivas e baixa defesa faria com que plantas sob estresse fossem mais vulneráveis à herbivoria (Price, 1991). Tendo em vista que a baixa disponibilidade de alguns recursos, tais como água ou nutrientes no solo, pode ser estressante (Pugnaire & Valladares, 2007), plantas em ambientes com baixa disponibilidade de recursos deveriam apresentar maior herbivoria.

O objetivo deste trabalho foi comparar a herbivoria em dois ambientes com diferentes disponibilidades de nutrientes e água. Testamos duas hipóteses alternativas: (1) de acordo com a HDR, as plantas do ambiente com menor disponibilidade de recursos serão menos consumidas por herbívoros e, (2) de acordo com a HE, as plantas do ambiente com menor disponibilidade de recursos serão mais consumidas por herbívoros.

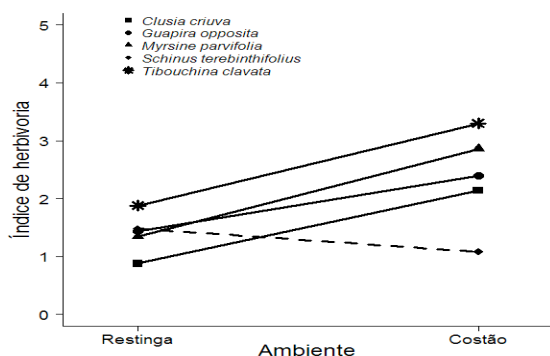
## MATERIAL & MÉTODOS

### Área de estudo e coleta de dados

Realizamos o estudo na praia da Barra do Una, no município de Peruíbe, localizado no litoral sul do estado de São Paulo. Coletamos dados em dois ambientes: uma área de restinga e um costão rochoso. Nossa premissa é que o costão rochoso apresenta maior disponibilidade de recursos, dado que existem concavidades no solo que acumulam nutrientes e água. Por outro lado, o solo da restinga, por ser muito arenoso, apresenta baixa disponibilidade de nutrientes e água na superfície. Em relação às condições ambientais, tais como temperatura e umidade, os dois ambientes podem ser considerados similares.

Em cada ambiente, amostramos plantas de cinco famílias diferentes de modo a minimizar o efeito da dependência filogenética entre as espécies: *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae), *Tibouchina clavata* (Melastomataceae), *Guapira opposita* (Nyctaginaceae), *Clusia criuva* (Clusiaceae) e *Myrsine parvifolia* (Myrsinaceae). Coletamos amostras de cinco indivíduos de cada espécie na restinga e cinco no costão. Os indivíduos amostrados de uma mesma espécie estavam a pelo menos a 5 m de distância um do outro. Para cada indivíduo, sorteamos cinco ramos e coletamos, de cada ramo, a terceira e quinta folha a partir do ápice. Para espécies com folhas opostas, sorteamos entre as folhas 3-4 e 5-6.

Usamos o método proposto por Dirzo & Domínguez (1995) para estimar o índice de herbivoria (IH) em todas as folhas coletadas. Adotamos esse método por ser rápido e eficiente, permitindo a análise de grande quantidade de folhas em pouco tempo. Classificamos as folhas de cada indivíduo visualmente em seis categorias (Tabela 1), sendo o IH de cada indivíduo a média dos valores das categorias para as 10 folhas amostradas.



**Figura 1.** Média do índice de herbivoria (IH) de cada uma das espécies na restinga e no costão rochoso. As linhas conectam os IHs de uma mesma espécie; a linha tracejada representa a espécie em que o IH foi maior na restinga e as linhas contínuas representam as espécies em que o IH foi maior no costão.

**Tabela 1.** Categorias utilizadas para calcular o índice de herbivoria de Dirzo & Domínguez (1995).

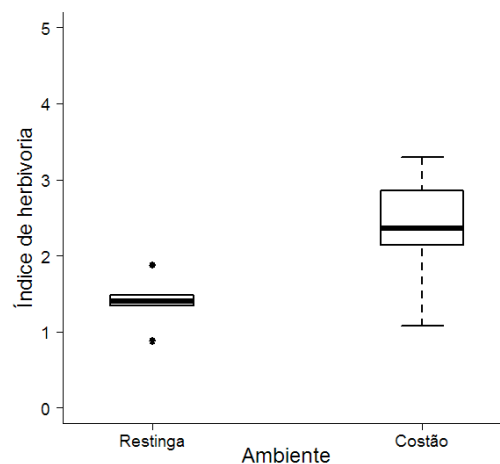
Categoria	% de área foliar consumida
0	0
1	0,1-6,0
2	6,1-12,0
3	12,1-25,0
4	25,1-50,0
5	> 50

### Análise de dados

Calculamos o IH para cada uma das espécies e, em seguida, calculamos a média geral do IH dos indivíduos na restinga e no costão rochoso. A diferença entre o IH de cada ambiente foi nossa estatística de interesse. Testamos a diferença do IH do costão e da restinga contra um cenário nulo, gerado a partir de 10.000 aleatorizações dos IHs dos indivíduos dentro de cada espécie. Calculamos a probabilidade de encontrar valores iguais ou maiores do que a diferença observada, rejeitando a hipótese nula caso a probabilidade calculada fosse menor do que 5%.

## RESULTADOS

Das cinco espécies amostradas, apenas *S. terebinthifolius* não apresentou diferença no IH entre os ambientes ( $p = 0,158$ ). As demais espécies apresentaram IH maior no costão do que na restinga (*T. clavata*:  $p = 0,010$ ; *G. opposita*:  $p = 0,013$ ; *C. criuva*:  $p = 0,022$ ; *M. parvifolia*:  $p = 0,012$ ; Figura 1). A média ( $\pm$  DP) do IH foi maior no costão rochoso ( $2,356 \pm 0,840$ ) em relação à restinga ( $1,204 \pm 0,358$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 2).



**Figura 2.** Boxplot do índice de herbivoria na restinga e no costão rochoso. As linhas em negrito representam as médias, o retângulo representa o limite do primeiro e terceiro quartil, as linhas tracejadas representam os desvios padrões e os asteriscos representam pontos extremos.

## DISCUSSÃO

Os resultados obtidos aqui para cinco espécies de planta indicam que a herbivoria é maior no costão rochoso do que na restinga. Essa relação inversa entre disponibilidade de recursos e herbivoria está de acordo com a hipótese da disponibilidade de recursos (HDR). Vale ressaltar, entretanto, que a HDR foi proposta inicialmente com base em um estudo que avaliou o efeito da disponibilidade de luz sobre a herbivoria. Partindo da premissa que a intensidade luminosa na restinga e no costão rochoso é semelhante e que a principal diferença entre os dois ambientes é a disponibilidade de nutrientes, mostramos que a HDR também pode ser aplicada para plantas em áreas com diferentes disponibilidades de nutrientes no solo e não apenas para a intensidade luminosa. Fine *et al.* (2004) também avaliaram o efeito da disponibilidade de nutrientes sobre a produção de defesas das plantas em uma área da floresta Amazônica. Os autores encontraram que plantas em ambientes pobres em nutrientes (solos arenosos) tendem a investir mais em defesa química do que plantas em ambientes ricos em nutrientes (solos argilosos). Esse investimento diferencial estaria relacionado ao elevado custo de produzir novos tecidos em ambientes com baixa disponibilidade de recursos.

Folhas em expansão concentram três vezes mais metabólitos secundários do que folhas maduras, ou seja, é mais custoso produzir folhas novas do que manter folhas maduras (Coley & Barone, 1996). Além de serem menos custosas, folhas maduras sofrem menos herbivoria do que folhas novas, pois possuem menor quantidade de nitrogênio e água e são menos palatáveis (Coley & Barone, 1996). Uma defesa eficiente contra a herbivoria seria, portanto, o investimento em defesas nas folhas novas. Sugerimos que a menor incidência de herbivoria nos indivíduos que ocorrem na restinga seja resultado do maior investimento em defesas em folhas novas. No entanto, como nosso estudo avaliou apenas os danos foliares em geral, são necessários estudos futuros que comprovem que o mecanismo ligado ao padrão encontrado é resultado de um maior investimento em defesa química dos indivíduos da restinga.

Além das respostas particulares da planta à herbivoria, há mais processos que podem estar envolvidos no padrão de herbivoria encontrado. Caso a abundância das plantas estudadas varie muito de um ambiente para o outro, é esperado que a herbivoria seja maior no ambiente em que a planta é mais frequente, simplesmente pela maior probabilidade de encontro do herbívoro. Por outro

lado, a abundância de herbívoros também pode variar entre os ambientes estudados. É esperado que no ambiente com maior abundância de herbívoros, a herbivoria seja maior. Assim, estudos adicionais são necessários para confirmar quais fatores explicam o padrão de herbivoria encontrado.

## REFERÊNCIAS

- Coley, P.D. & T.A. Mitchell. 1991. Comparison of herbivory and plant defense in temperate and tropical broad-leaved forest, pp. 26-49. Em: *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes & W.W. Benson, eds.).
- 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. *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.
- Jolivet, P. 1998. *Interrelationship between insects and plants*. Library of Congress, Washington.
- Price, P.W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, 62:244-251.
- Pugnaire, F.I. & F. Valladares 2007. *Plant ecology*. CRC Press, Boca Raton.
- Richards, L.A. & P.D. Coley. 2007. Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos*, 116:31- 40.
- Stamp, N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology*, 78:23-55.
- White, T.C. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation of the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63:93-105.

**Orientador:** Braulio Almeida Santos