

HERBIVORIA E ANATOMIA FOLIAR EM PLANTAS TROPICAIS BRASILEIRAS

Priscila Gomes Corrêa
Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel
Jarcilene Silva de Almeida Cortez
Haroudo Satiro Xavier

Os insetos são os principais consumidores da produção primária terrestre, constituindo cerca de 80% da vida animal e, aproximadamente, um terço de todas as espécies conhecidas (1). Apresentam hábito herbívoro, ao menos em uma fase do seu ciclo de vida, desempenhando um importante papel ecológico, atuando como predadores, parasitas, polinizadores, fitófagos, entre outros (2). São indicadores de impacto ambiental e influenciam os efeitos da fragmentação da vegetação, por responderem rapidamente às alterações da qualidade e quantidade dos recursos disponíveis, e alterar as relações com os inimigos naturais (3).

No entanto, as plantas não são passivas às injúrias causadas por agentes bióticos e não-bióticos e desenvolveram mecanismos de resposta (4;5). As defesas são classificadas em defesas químicas, incluindo diversas substâncias tóxicas, repelentes ou que dificultam a digestibilidade do tecido vegetal pelo animal; e defesas físicas, relacionadas à superfície foliar, especialmente os tricomas e a cutícula (6;7).

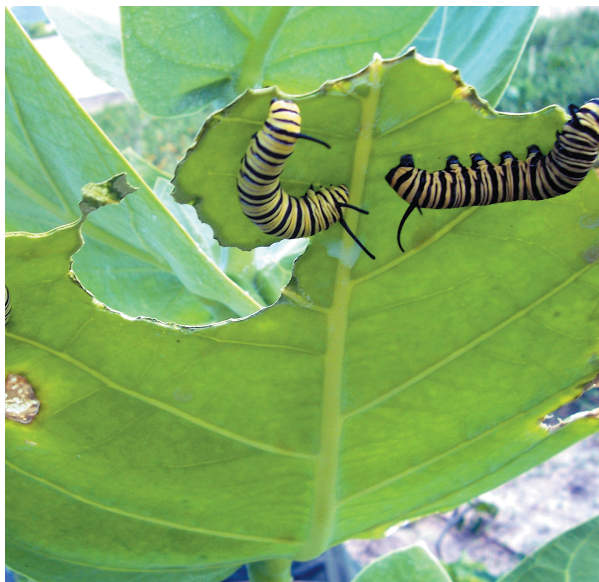
Características estruturais foliares influenciam a distribuição e o ataque dos fitófagos (8). O conhecimento dessas características estruturais favorece a compreensão: das relações interespecíficas, da preferência de fitófagos por determinadas espécies e definição de possíveis padrões ana-

tômicos determinantes dos níveis de herbivoria na planta. Este artigo é uma revisão de literatura acerca das estratégias foliares desenvolvidas pelas plantas capazes de minimizar a susceptibilidade à predação por insetos herbívoros.

INTERAÇÃO PLANTA-ANIMAL Relações entre predador-presa, herbívoro-plantas e parasita-hospedeiro são fundamentais na distribuição e na abundância das espécies, através do tempo e do espaço e adaptações responsáveis pela diversidade (2). As interações plantas-herbívoros têm profundas implicações, para a ecologia e os processos evolutivos (2;6) e influenciam, de modo significativo, a sucessão ecológica (9;10), por provocarem numerosos efeitos negativos no crescimento e capacidade reprodutiva das plantas, reduzindo sua habilidade competitiva (11;12). A fragmentação da vegetação favorece o estabelecimento de espécies mais susceptíveis a herbivoria e a redução ou desaparecimento dos inimigos naturais dos fitófagos, induzindo um aumento desordenado das populações dos fitófagos, e uma maior pressão sobre as plantas (13;14;15;16).

Variações na luminosidade e sazonalidade, associadas à idade e altura da inserção da folha na copa da planta, presença de tricomas, cutícula espessada, esclerênquima, maior dureza da folha devido à espessura foliar, da epiderme e do parênquima paliádico, e metabólitos secundários influenciam as taxas de herbivoria foliar (12;13;14;17;18). A queda na produção de biomassa é consequência da perda progressiva do tecido fotossintético para o herbívoro, reduzindo a longevidade da folha (11;16).

No Brasil, estudos que abordam a herbivoria em ambientes naturais ainda são escassos. Pesquisas no cerrado mostram que, além da ação humana, a desfolha provocada pelos herbívoros determina a densidade das espécies vegetais (19).



As plantas possuem estratégias e modificações para reduzir a perda de tecido fotossintético causada pela ação de herbívoros

Herbívoros, predadores e dispersores, atuam como pressão seletiva influenciando a periodicidade das fenofases (épocas de crescimento vegetativo, como por exemplo a produção de novas folhas e; reprodução, como período de produção de botões, flores, frutos) das espécies (20).

MECANISMOS DE DEFESA Herbívoros normalmente selecionam as plantas segundo seu conteúdo nutricional. Folhas e flores jovens são frequentemente preferidas, devido ao elevado conteúdo de celulose (16).

As plantas exibem uma variedade de estratégias e modificações a fim de reduzir a perda de tecido fotossintético pelos herbívoros (6;12;15;16). As defesas podem ser constitutivas, quando a planta expressa resistência de forma contínua sem depender da ação de herbívoros, ou induzidas, quando a resistência se expressa somente após a injúria, em alguns minutos, horas ou decorrido uma estação de crescimento (7;21;22).

As defesas físicas (13) ou morfológicas as quais atuam negativamente sobre o inseto (15;16) podem ser depósitos cuticulares, epiderme espessada, abundância de cristais, tricomas, fibras na folha. As defesas químicas, que são metabólitos tóxicos e/ou repelentes, atuam minimizando o dano e reduzindo a palatabilidade (6;8;13;23).

CUTÍCULA E EPIDERME A epiderme foliar é coberta por cutícula lipídica (2), a qual forma uma barreira mecânica contra a

penetração de fungos e a ação de insetos herbívoros (24), sendo a principal defesa física contra estresse biótico e abiótico. A superfície lisa dificulta a fixação e a penetração dos insetos em tecidos vitais, como o parênquima clorofiliano (2;5); uma cutícula mais espessa também dificulta a penetração na folha (5;8;16). A dureza da folha implica em paredes espessadas e/ou feixes de fibras, lignificadas ou não (8;15). Uma epiderme com textura rígida, por deposição de sílica e/ou lignina, é uma barreira mecânica que reduz a oviposição por alguns insetos (5). A cutícula e a epiderme protegem o mesófilo contra a perda de água e os efeitos nocivos dos raios UV (25).

APÊNDICES EPIDÉRMICOS Algumas folhas têm tricomas com formas variadas: unicelulares ou multicelulares, glandulares ou não-glandulares, retos, em espiral ou em gancho, tortuosos, simples, peltados ou estrelados, variando em forma e densidade nos diferentes órgãos da planta. Alguns desenvolvem espessas paredes secundárias, algumas vezes impregnadas com sílica e carbonato de cálcio. Os glandulares acumulam ácidos, terpenos, gomas e/ou taninos. O contato dos insetos com essas substâncias promove repelência, imobilidade dos membros ou, ainda, toxidez, podendo matar o animal (26).

Tricomas são adaptações vantajosas para plantas de ambientes secos, com muita luz ou vento, podendo reduzir a perda de água por transpiração (16;25;26;27). Afetam a ovi-

posição, liberando substâncias ácidas ou apresentam formas celulares que dificultam a locomoção sobre a superfície foliar; funcionam como obstáculo, considerando a densidade, forma e tamanho. Algumas plantas exibem uma correlação negativa entre a densidade de tricomas e as respostas alimentares, indicando uma barreira física (26;28). Podem ser repelentes pelo odor ou sabor por apresentarem terpenos, fenóis ou alcalóides (6;7;8;15;28).

MESÓFILO Alterações na anatomia foliar agem diretamente sobre os fitófagos (2;4;8); o número de camadas do mesófilo contribui para a espessura foliar e o desenvolvimento de esclerênquima, além de hipoderme com células de parede espessada, lignificada ou não, confere maior dureza à folha (2;8;28).

Cristais de oxalato de cálcio no mesófilo, em mais de 215 famílias de angiospermas (29;30;31), são importantes contra a herbivoria, por sua propriedade irritante (30). Folhas de espécies expostas à herbivoria têm maior densidade de cristais, comparadas com as não atacadas (32).

Drusas (pequenos cristais, livremente agregados em grupos mais ou menos esféricos) em tecidos sub-epidérmicos foliares são uma estratégia de adaptação estrutural relacionada ao ambiente em espécies de Melastomataceae (33); elas ampliam o aproveitamento da luz em plantas de locais sombreados (31;32).

DEFESA QUÍMICA Plantas ricas em metabólitos secundários garantem vantagens para a sobrevivência (34). Estes metabólitos são classificados quanto à estrutura química: nitrogenados (alcalóides, aminoácidos não-protéicos e glicosídeos cianogênicos), terpenóides (óleos essenciais, triterpenos, saponinas e glicosídeos cardioativos) e fenólicos (ligninas, flavonóides e taninos) (7;34;35).

Durante muito tempo, os metabólitos secundários foram considerados produtos de excreção do vegetal, sem função definida; alguns auxiliam no ajuste das plantas ao meio (7;16;34). A co-evolução das plantas, insetos, microrganismos e mamíferos conduz à síntese desses metabólitos como defesa ou atração (36). Estima-se que o número desses compostos ultrapasse 400 mil, majoritariamente nitrogenados, terpenóides e fenólicos; podem ser encontrados em várias partes da planta e as concentrações variam com a idade (5;7;36). A produção deve estar relacionada, ao menos parcialmente, com a imobilidade das plantas, visto que

não podem escapar das pressões ambientais pelo movimento; suas únicas defesas são estruturais e a produção e/ou acumulação de substâncias (2;7;16). Alcalóides, terpenóides e glicosídeos facilitam ou dificultam a preferência alimentar por formigas (36;37).

Em muitas plantas, os compostos químicos reduzem a disponibilidade de proteínas para herbívoros; carvalhos e outras plantas armazenam tanino em vacúolos nas folhas. Este composto se liga às proteínas e inibe a digestão, retardando o crescimento de lagartas e outros herbívoros. Insetos que se alimentam de plantas ricas em tanino podem reduzir os efeitos inibitórios deste, pela produção de surfactantes semelhantes a detergentes, em seus fluidos intestinais. Muitos desses compostos interferem em vias metabólicas específicas ou em processos fisiológicos dos herbívoros (7;36).

É evidente a influência dos caracteres estruturais e químicos na associação planta-inseto herbívoro. Apesar das variações intrínsecas às espécies vegetais, esses caracteres são eficientes no comportamento e distribuição de fitófagos nas folhas.

Priscila Gomes Corrêa é bióloga e mestre em botânica pela Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE).

Jarcilene Silva de Almeida Cortez é professora doutora e pesquisadora do Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE).

Haroudo Satiro Xavier é professor doutor e pesquisador do Centro de Ciências da Saúde, Departamento de Ciências Farmacêuticas da UFPE.

Rejane Magalhães de Mendonça Pimentel é professora doutora em botânica e pesquisadora do Departamento de Biologia-Área de Botânica da UFRPE.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Thomazini, M.J.; Thomazini, A.P.B.W. "A fragmentação florestal e a diversidade de insetos nas florestas tropicais úmidas". Embrapa Acre, (*Embrapa Acre. Documentos*, 57), Rio Branco. 21pp. 2000.
2. Edwards, P.J.; Wratten, S.D. *Ecologia das interações entre insetos e plantas*. Fonseca VLI (Trad.) EPU, São Paulo. 71 pp. 1981.
3. Ehrlich, P.R.; Murphy, D.D.; Singer, M.C.; Sherwood, C.B.; White, R.R.; Brown, I.L. "Extinction, reduction, stability and increase: the response of checkerspot butterflies to the California drought". *Oecologia* 46: 101-105. 1980.
4. Pinheiro, M.M.; Sandroni, M.; Lummerzheim, M.; Oliveira D.E. "A defesa das plantas contra as doenças". *Ciência Hoje* 147: 111. 1999.
5. Lara, F.M. *Princípios de resistência de plantas a insetos*. 2 ed. Ícone, São Paulo. 331 pp. 1991.
6. Melo, M.O.; Silva-Filho, M.C. "Plant-insect interaction: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms". *Brazilian Journal of Plant Physiology* 14: 7181. 2002.

7. Harbone, J.B. *Introduction to ecological biochemistry*. 4^a ed. Academic Press, London. 318 pp. 1988.
8. Peeters, P.J. "Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insects guilds". *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 4365. 2002.
9. Pais, M.P. "Artrópodos e suas relações de herbivoria como bioindicadores nos primeiros estágios de uma recomposição florestal estacional semidecidual em Ribeirão Preto, SP". Tese de doutorado em ciências da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, São Paulo. 115pp. 2003.
10. Lowman, M.D. "Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species". *Australian Journal of Ecology* 10: 724. 1985.
11. Sargers, C.L.; Coley, P.D. "Benefits and costs of plant defense in a neotropical shrub". *Ecology* 76: 1835-1843. 1995.
12. Coley, P.D.; Barone, J.A. "Herbivory and plant defenses in tropical forests". *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335. 1996.
13. Lucas, P.W.; Turner, I.M.; Dominy, N.J.; Yamashita, N. "Mechanical defences to herbivory". *Annals of Botany* 86: 913-920. 2000
14. Wylie, R.B. "Principles of foliar organization shown by sun-shade leaves, from ten species of deciduous dicotyledonous trees". *American Journal of Botany* 38: 355-361. 1951.
15. Fernandes, G.W. "Plant mechanical defenses against insect herbivory". *Revista Brasileira de Entomologia* 38: 421-433. 1994.
16. Almeida Cortez, J. "Herbivoria e mecanismos de defesa vegetal". In: Nogueira, R.J.M.C.; Araújo, E.L.; Willadino L.G., Cavalcante UMT (Org.). *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. Recife. p. 389-396. 2005.
17. Almeida Cortez, J.; Shipley, W. "No significant relationship exists between seedling relative growth rate under nutrient limitation and potential tissue toxicity". *Functional Ecology* 16: 122-127. 2002.
18. Almeida Cortez, J.S.; Shipley, B.; Arnason, J.T. "Growth and chemical defense in relation to resource availability: tradeoffs or common responses to environmental stress?" *Brazilian Journal of Botany* 64: 187-194. 2004.
19. Souza, J.P.; Coimbra, F.G. "Estrutura populacional e distribuição espacial de *Qualea parviflora* Mart. Em um cerrado *sensu strictu*". *Bioscience Journal* 21: 6570. 2005.
20. Talora, D.C.; Morellato, P.C. "Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do Sudeste do Brasil". *Revista Brasileira de Botânica* 23: 1326. 2000.
21. Karban, R.; Meyer, J. "Induced plant responses to herbivory". *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 331-348. 1989.
22. Fadini, M.A.M.; Lemos, W.P.; Pallini, A.; Venzon, M.; Mourão, S.A. "Herbivoria de *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) induz defesa direta em morangueiro?" *Neotropical Entomology* 33: 293-297. 2004.
23. Basset, Y. "Palatability of tree foliage to chewing insects: a comparison between a temperate and tropical site". *Acta Oecologica* 15: 181-191. 1994.
24. Kerstiens, G. "Signaling across the divide: a wider perspective of cuticular structure-function relationships". *Trends in plant science* 1: 124-128. 1996.
25. Karabourniotis, G.; Bornman, J.F.; Liakoura, V. "Different leaf surface characteristics of three grape cultivars affect leaf optical properties as measured white fibre optics: possible implication in stress tolerance". *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 475-3. 1999
26. Levin, D.A. "The role of trichomes in plants defense". *The Quarterly Review of Biology* 48: 315. 1973.
27. Medeiros, J.D.; Morretes, B.L. "Dimensões da folha e herbivoria em *Miconia cabucu* Hoehne (Melastomataceae)". *Biotemas* 8: 971-12. 1995.
28. Wei, J.; Zou, L.; Rongping, K.; Liping, H. "Influence of leaf tissue structure on host feeding selection by pea leafminer *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae)". *Zoological Studies* 39: 295-300. 2000.
29. Ward *et al.*, 1997 *apud* Molano-Flores, B. "Herbivory and concentrations affect calcium oxalate crystal formation in leaves of *Sida* (Malvaceae)". *Annals of Botany* 88: 387-391. 2001.
30. Sunell, L.A.; Healey, P.L. "Distribution of calcium oxalate crystal idioblasts in corms of taro (*Colocasia esculenta*)". *American Journal of Botany* 66: 1029-1032. 1979.
31. Franceschi & Horner Jr., 1980 *apud* Nakata, P.A. "Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants". *Plant Science* 164: 901-909. 2003.
32. Molano-Flores, B. "Herbivory and concentrations affect calcium oxalate crystal formation in leaves of *Sida* (Malvaceae)". *Annals of Botany* 88: 387-391. 2001.
33. Souza, R.C.O.S.; Marquete, O. "*Miconia tristis* Spring e *Miconia doriana* Cogn. (Melastomataceae): anatomia do eixo vegetativo e folha". *Rodriguésia* 51: 133-142. 2000.
34. Santos, R.I. dos. "Metabolismo básico e origem dos metabólitos secundários". In: Simões, C.M.O.; Schenkel, E.P.; Gosmann, G.; Mello, J.C.P. de; Mentz, L.A.; Petrovick, P.R. *Farmacognosia: da planta ao medicamento*. 5^a ed. Editora da UFSC/UFSC, Porto Alegre, Florianópolis. p. 403-434. 2004.
35. Carvalho, J.C.T.; Gosmann, G.; Schenkel, E.P. "Compostos fenólicos simples e heterosídicos". In: Simões, C.M.O.; Schenkel, E.P.; Gosmann, G.; Mello, J.C.P. de; Mentz, L.A.; Petrovick, P.R. (Ed.) *Farmacognosia: da planta ao medicamento*. Editora da UFRGS/UFSC, Porto Alegre, Florianópolis. p. 519-535. 2004.
36. Rhodes, M.J.C. "Physiological roles for secondary metabolites in plants: some process, many outstanding problems". *Plant Molecular Biology* 24: 120. 1994.
37. Simas, V.R.; Costa, E.C.; Simas, C.A. "Principais espécies vegetais herbáceas em locais forrageados e não forrageados por *Atta vollenweideri* Forel, 1983 (Hymenoptera: Formicidae)". *Revista da Faculdade de Zootecnia, Veterinária e Agronomia* 10: 202-213. 2004.