

ESTRATÉGIAS DE DEFESA E NÍVEL DE HERBIVORIA EM ESTRATOS DA COPA DE *INGA EDULIS* MART. (FABACEAE) EM UM FRAGMENTO FLORESTAL URBANO

Strategies of defense and level of herbivory in strata of the crown of *Inga edulis* Mart. (Fabaceae) in a remnant urban forest

Estratégias de defesa y nivel de herbivoría en estratos de la copa de *Inga edulis* Mart. (Fabaceae) en un remanente de bosque urbano

Suelize THOMAZ HEERDT y João Carlos FERREIRA DE MELO JUNIOR*

Laboratório de Anatomia e Ecologia Vegetal, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade da Região de Joinville, Brasil.

*Autor para correspondência: jcmelo_wood@hotmail.com

RESUMO

O presente estudo objetivou comparar o grau de herbivoria entre os estratos da copa de *Inga edulis* (Fabaceae) e conhecer suas estratégias de defesa antiherbivoria. Cinco espécimes florestais tiveram folhas coletadas em dois estratos de copa. Foram avaliados atributos morfo-anatômicos, conteúdo de clorofila, histoquímica, taxa e índice de herbivoria. Médias foram comparadas pelo teste *t*. Os resultados indicam maior grau de herbivoria no estrato inferior e mais sombreado da copa, o qual teve maior investimento em fotoassimilados, maximizando o ganho de carbono. Metabólitos secundários foram observados em ambos os estratos. A copa superior, mais exposta à luz e mais produtiva fotossinteticamente, produziu folhas com menor área específica foliar como principal mecanismo de resposta antiherbivoria, reduzindo a digestibilidade foliar pelos herbívoros.

Palavras-chave: antiherbivoria, guamo, mata atlântica

ABSTRACT

This study aimed to compare the degree of herbivory between strata of the crown canopy of *Inga edulis* (Fabaceae) and to know meet its their antiherbivory defense strategies. Leaves of five tree specimens were collected in two strata of canopy. Morphological and anatomical attributes, chlorophyll content, histochemical, rate and herbivory index were evaluated. Means were compared using the *t* test. The results indicate higher degree of herbivory in the lower and more shaded strata of

the canopy, which had greater investment in photoassimilates, maximizing carbon gain. Secondary metabolites were observed in both strata. The upper crown, more exposed to light and more photosynthetically productive, produced leaves with less specific leaf area as the main mechanism of antiherbivory response, reducing the leaf digestibility by herbivores.

Key words: anti-herbivory, guamo, rain forest

RESUMEN

El presente estudio tiene como objetivo comparar el grado de herbivoría entre los estratos de la copa de *I. edulis* (Fabaceae) y determinar sus estrategias de defensa antiherbivoría. Se recolectaron hojas en cinco individuos en dos estratos de la copa. Se evaluaron atributos morfológicos y anatómicos, contenido de clorofila, inmunohistoquímica y la tasa e índice de herbivoría. Las medias se compararon mediante la prueba de *t*. Los resultados indican mayor grado de herbivoría en el estrato inferior y más sombreado, con mayor inversión en fotoasimilados, lo que maximiza la ganancia de carbono. Se observaron metabolitos secundarios en ambos estratos. El estrato superior, más expuesto a luz y más productivo fotosintéticamente, desarrolló hojas con un área específica más pequeña como el principal mecanismo de respuesta antiherbivoría, lo que reduce la digestibilidad de hojas por herbívoros.

Palabras clave: antiherbivoría, guamo, bosque atlántico

INTRODUÇÃO

A herbivoria foliar é considerada uma interação ecológica importante para o ambiente tropical, pois além de contribuir no controle do fluxo de energia e de nutrientes do ecossistema (Sankaran & McNaughton 2005) é uma das principais forças que mantém a diversidade de espécies vegetais nos trópicos devido à alta diversidade de insetos herbívoros (Coley & Barone 1996). Em contrapartida, os herbívoros causam grandes danos às plantas, com impactos significativos na sobrevivência, crescimento e repovoamento de espécimes (Del-Claro & Oliveira 2000). Como resultado desta interação, as plantas apresentam uma variedade de estratégias e modificações que diminuem a perda de tecido fotossintético pelos herbívoros (Mello & Silva-Filho 2002). Estas estratégias de defesa podem ser apresentadas por meio de modificações estruturais, produção de compostos químicos e alterações fenológicas (Coley & Barone 1996).

A herbivoria é suportada na literatura por três hipóteses. A hipótese do estresse afirma que plantas sob estresse intenso estão sujeitas a maior degradação de enzimas ricas em nitrogênio (Larcher 1986), reduzindo a síntese de

proteínas e aumentando a concentração de aminoácidos, o que as tornam mais atrativas aos herbívoros (Price 1991). De acordo com a hipótese da abundância, a intensidade da herbivoria pode estar relacionada à abundância das espécies vegetais, ou seja, aquelas encontradas mais facilmente no ambiente investem mais em defesas uma vez que muitos herbívoros são especialistas (Feeny 1976). Por outro lado, a hipótese da disponibilidade de recursos propõe que plantas em ambientes pobres em recursos investem mais em defesa, visto que o custo para repor novas folhas seria maior do que conservá-las (Coley *et al.* 1985). Em adição, menciona-se a hipótese da defesa ótima, a qual estabelece que a defesa diminui quando os herbívoros estão ausentes (Rhoades 1979).

As produtivas florestas tropicais, dentre as quais está a Floresta Atlântica, apresentam como principal característica a pujante riqueza em biodiversidade animal e vegetal (Klein 1980). Nestas florestas, Fabaceae destaca-se como uma das famílias botânicas mais importantes em riqueza de espécies (Gentry 1982) com mais de 2700 espécies herbáceas, arbustivas, lianescentes e arbóreas (Souza & Lorenzi 2012).

Pertencente à família Fabaceae, o gênero *Inga* apresenta grande destaque na flora neotropical (Lawrence *et al.* 1995; Llamas 2003). A espécie *Inga edulis* Mart. se encontra em diversos ambientes, desde o nível do mar até altitudes de 3000 m snm, ocorrendo em toda a zona tropical úmida, desde 24° N no México até 34° S no Uruguai (Pennington 1997). No Brasil, o maior centro de diversidade está na bacia amazônica, onde o gênero *Inga* é o mais numeroso da família Fabaceae (Ducke 1949).

Inga edulis é uma árvore pioneira, perenifolia, de crescimento rápido e tolerante à inundação. Pode ser encontrada no dossel e no sub-bosque das florestas. De copa umbeliforme larga, moderadamente densa e composta por dois nítidos estratos, atinge até 30 m de altura e um diâmetro de 60 cm. Possui folhas compostas paripinadas de raque alada, com 4-6 pares de folíolos de 4-8 cm de comprimento (basais) e 12-18 cm (terminais), pecíolos cilíndricos e nectário extrafloral entre cada par de folíolos (Possette & Rodrigues 2010). Exibe inflorescências em espigas axilares, com muitas flores tubulosas, formadas em outubro-janeiro. Os frutos são legumes indeiscentes de 20-80 cm de comprimento, tomentosos, coriáceos, cilíndricos, lineares ou torcidos longitudinalmente, polispérmicos, com sementes envoltas por denso arilo flocoso, de sabor doce e agradável, muito procurado por pássaros e primatas (Lorenzi *et al.* 2006).

Apesar de *I. edulis* estabelecer relações com formigas por meio dos nectários extraflorais, as quais auxiliam na defesa física da planta (Falcão &

Clement 2000), apresenta alguns herbívoros preferenciais como muitas espécies de besouros que usam suas folhas e flores como fonte de alimento, além de outros herbívoros que atacam seus frutos, inviabilizando, em alguns casos, a maior parte das sementes (Garcia & Fernandes 2015). Sendo a folha o órgão mais exposto do vegetal, a herbivoria tende a ser, em espécies que se desenvolvem sob alta intensidade luminosa, mediada pelo efeito deste recurso. Assim, folhas mais expostas à luminosidade desenvolvem características escleromórficas funcionais à economia de água (Fahn & Cutler 1992), mas que podem ser eficientes no controle da herbivoria pelo aumento da densidade e da dureza foliar.

Com base na variação de luminosidade ao qual estão submetidos os estratos da copa de formato umbeliforme desta espécie, o presente estudo pretende conhecer as estratégias de defesa antiherbivoria e comparar o grau de herbivoria entre os estratos da copa de *I. edulis*. A hipótese testada é que a parte superior da copa, mais exposta ao sol e com maior produtividade fotosintética, é menos herbivorada que a inferior apresentando maior defesa química/estrutural contra a herbivoria.

MATERIAIS E MÉTODOS

O estudo foi realizado em remanescente florestal urbano de Mata Atlântica no município de Joinville, Santa Catarina, Brasil, localizado sob as coordenadas geográficas 26° 15' 07" S, 48° 51' 43,1" W. O clima nesta região é classificado como mesotérmico, com verões quentes e sem estação seca definida (Cfa de Köppen). A temperatura média anual é de 22 °C, sendo a máxima de 32,24°C e a mínima de 11,87°C. Já a média anual das chuvas é de 1706 mm (Climate-Data 2015). A cobertura vegetal do remanescente é classificada como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e pertence ao Jardim Botânico da Universidade da Região de Joinville. O solo é do tipo Cambissolo de textura média (SIMGEO 2015) com espessa camada de biomassa morta que retroalimenta a floresta pela oferta de recursos nutricionais.

Sob as mesmas condições de solo e de fenofase vegetativa foram selecionados cinco indivíduos adultos de *Inga edulis* localizados na borda do remanescente florestal, por conseguinte mais expostos à radiação solar. Mediante caracterização da forma da copa (Felfili *et al.* 2011), a mesma foi dividida em estratos superior e inferior. Em cada estrato da copa foram coletadas 15 folhas completamente expandidas e fixadas no 3° ou 4° nós a partir do ápice dos ramos, totalizando 150 amostras. Destas, um conjunto de 50 folhas cada (25 por estrato de copa) foram destinadas à morfologia, anatomia e conteúdo de clorofila.

Para a biometria de atributos morfológicos foi usado o folíolo mediano, uma vez que, em espécies de folhas compostas, o folíolo pode ser interpretado como uma folha simples (Bongers & Popma 1990). Foram avaliados os seguintes parâmetros: massas fresca e seca (g) obtidas com auxílio de balança analítica de precisão (0,0001 g); área foliar completa (cm²), área foliar herbivorada (cm²) e área foliar restante (cm²) mensuradas por meio do software Sigma Scan Pro 5.0; área foliar específica (cm².g⁻¹), resultante da razão entre a área e a massa seca foliar (Witkowski & Lamont 1991); e índice de suculência obtido pela diferença entre a massa fresca e a massa seca dividido pela área restante.

Folíolos destinados à anatomia foram conservados em solução fixadora FAA 70% (Johansen 1940). A mensuração dos tecidos fotossintetizantes (µm) (parênquimas paliçádico e lacunoso) foi tomada de preparações histológicas semipermanentes do terço médio do limbo foliolar, com secções transversais feitas à mão livre e montadas em água glicerizada (Kraus & Arduin 1997). Todas as medidas e fotomicrografias foram feitas com auxílio do Programa Dino Capture 2.0 em fotomicroscópio Olympus CX-31.

Os testes histoquímicos foram realizados com material recém-coletado no mesmo período do dia. Para testar compostos fenólicos e alcaloides foram usadas soluções de cloreto férrico (Johansen 1940) e azul de nilo 2% (Cain 1947), respectivamente. A lignina foi testada com floroglucina (Foster 1949) e o tanino com vanilina (Burns 1971). A avaliação histoquímica considerou o teste branco para posterior comparação.

A análise do conteúdo de clorofila foi realizada como forma de verificar qual estrato da copa é mais produtivo. Para tanto, foram maceradas 10 amostras de cada estrato contendo 0,5 gramas cada, e adicionado 5 ml de acetona 80%. O conteúdo foi transferido para tubos de centrifugação revestidos com papel alumínio. As amostras foram centrifugadas por 10 minutos a 2000 RPM em centrífuga Sigma 3K12. Após a centrifugação, dilui-se 0,5 ml do extrato em 5 ml de acetona 80%, transferindo-se uma parte para cubetas. As leituras foram realizadas em Espectrofotômetro Biospectro SP 22 com comprimentos de onda de 645 e 663 nm, para estimar, respectivamente, os conteúdos de clorofilas *a* e *b* (Linder 1974). O conteúdo de clorofila total (*a* + *b*) foi calculado pela seguinte equação: clorofila *a*+*b* = (20,2 x A₆₄₅ + 8,02 x A₆₆₃), onde A = absorvância.

A taxa de herbivoria (%) foi obtida por meio da fórmula: TH = AH/AC*100, onde: TH = taxa de herbivoria, AH = área herbivorada e AC = área completa (García-Robledo 2005). Para determinar o índice de herbivoria

utilizou-se a classificação de porcentagem de herbivoria proposta por Dirzo & Dominguez (1995): 0 (0%), 1 (1-6%), 2 (7-12%), 3 (13-25%), 4 (26-50%) e 5 (>51%) a partir das áreas foliares consumidas mensuradas pelo Sigma Scan-Pro. O índice de herbivoria (IH) foi calculado pela fórmula: $IH = \sum (C * FO) / n$, onde: C corresponde às classes de herbivoria, FO representa a frequência de ocorrência da classe de herbivoria e n representa o número total de folhas amostradas.

Média e desvio-padrão foram calculados para todos os parâmetros mensurados. Seguido teste de normalidade dos resíduos, as médias foram comparadas por meio do Teste *t* de Student com $p < 0,05$ (Zar 1999) em ambiente estatístico R (Crawley 2002).

RESULTADOS

Foi observado que as folhas do estrato superior, submetidas ao sol direto, sendo chamadas de folha de sol apresentaram diferenças significativas quando comparadas às folhas do estrato inferior, as quais estavam submetidas à luz difusa, sendo chamadas de folha de sombra (Fig. 1). Dentre os atributos morfofuncionais mensurados, diferenças estatisticamente significativas entre os dois estratos da copa de *I. edulis* foram obtidas apenas para os atributos de área foliar herbivorada, área foliar restante e área foliar específica, sendo a predação do limbo foliar no estrato inferior superior à 70% do nível de predação observado no estrato superior. A similaridade observada para os demais atributos morfológicos acenam semelhança estrutural entre as folhas dos dois estratos (Tabela 1).

A área foliar herbivorada e a área foliar restante foram inversamente proporcionais, com maior consumo no estrato inferior e maior preservação do limbo no estrato superior. A área foliar específica (AFE) foi maior no estrato inferior. Para os atributos anatômicos, também foi obtida relação inversa entre os parênquimas paliádico e lacunoso, com maior desenvolvimento do tecido em paliçada nas folhas do estrato superior e do tecido esponjoso no estrato inferior (Tabela 1). A análise do teor de clorofilas *a* e *b* e total mostrou que o estrato que recebe menor radiação luminosa produz mais pigmento fotossintetizante quando comparado com o estrato superior (Tabela 1).

Para a taxa de herbivoria, o estrato inferior apresentou maior grau de consumo em relação ao estrato superior. Por conseguinte, o índice de herbivoria resultou em grande variação entre os estratos, denotando que a herbivoria foi maior nas folhas do estrato inferior, quando comparado às do estrato superior (Tabela 1).

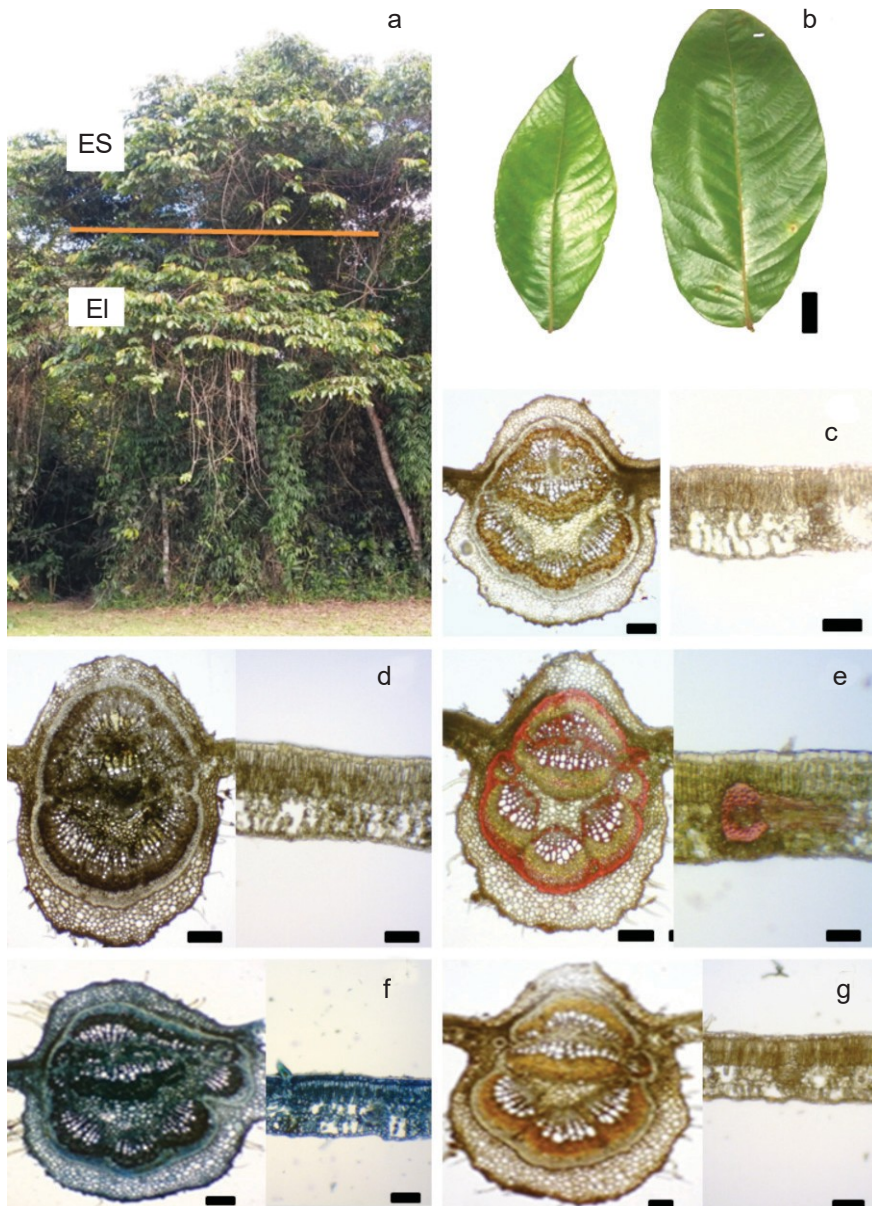


Fig. 1. Aspectos morfoanatômicos e histoquímicos de *Inga edulis* em ambiente florestal. **a.** Vista geral da árvore e respectivas folhas dos estratos superior (ES = folha de sol acima) e inferior (EI = folha de sombra abaixo) da copa. **b.** Folha de sopra (esquerda), folha de sol (direita). **c-g.** Secção transversal da nervura central e da lâmina foliar. **c.** Em teste branco, **d.** Detecção de fenóis por cloreto férrico. **e.** Detecção de lignina por floroglucina. **f.** Detecção de alcaloides por azul do Nilo. **g.** Detecção de taninos por vanilina clorídrica. Escala: **b** = 2,0 cm, **c-e** = 100 μ m, **f-g** = 200 μ m.

Tabela 1. Médias e respectivos desvios-padrão dos atributos morfo-anatômicos, teores de clorofila e taxa e índice de herbivoria entre os estratos da copa de *Inga edulis* em ambiente florestal.

Variáveis morfo-anatômicas	Estratos da copa	
	Inferior	Superior
Peso fresco (g)	0,98 (\pm 0,32) ^a	1,12 (\pm 0,43) ^a
Peso seco (g)	0,4 (\pm 0,11) ^a	0,62 (\pm 0,17) ^a
Área foliar completa (cm ²)	59,59 (\pm 17,20) ^a	62,93 (\pm 20,45) ^a
Área foliar restante (cm ²)	50,3 (\pm 15,51) ^b	57,2 (\pm 18,20) ^a
Área foliar herbivorada (cm ²)	9,27 (\pm 11,79) ^a	2,59 (\pm 1,53) ^b
Área foliar específica (cm ² /g)	156,92 (\pm 51,97) ^a	101,5 (\pm 15,40) ^b
Índice de suculência	0,97 (\pm 0,32) ^a	1,11 (\pm 0,43) ^a
Parênquima paliçádico (μ m)	75,85 (\pm 6,39) ^b	87,6 (\pm 8,83) ^a
Parênquima lacunoso (μ m)	87,67 (\pm 11,19) ^a	74,52 (\pm 6,98) ^b
Clorofila <i>a</i> (mg.cm ⁻²)	5,24 (\pm 11,14) ^a	5,14 (\pm 0,73) ^b
Clorofila <i>b</i> (mg.cm ⁻²)	4,32 (\pm 2,10) ^a	2,04 (\pm 0,85) ^b
Clorofila total (mg.cm ⁻²)	9,56 (\pm 2,16) ^a	7,18 (\pm 0,72) ^b
Taxa de herbivoria (%)	14,48 (\pm 4,90) ^a	4,99 (\pm 3,28) ^b
Índice de herbivoria	0,8 (\pm 0,18) ^a	0,51 (\pm 0,10) ^b

Letras diferentes na mesma linha indicam diferença estatisticamente significativa, com $p < 0,05$.

Para os testes histoquímicos observou-se a presença de metabólitos secundários em diferentes partes do mesofilo de *I. edulis* com a mesma distribuição em ambos os estratos (Tabela 2, Fig. 1). Compostos fenólicos foram evidenciados em todos os tecidos foliares, incluindo epiderme, tecidos clorofilianos e feixes vasculares. Compostos fenólicos em células do floema e em algumas porções dos parênquimas paliçádico e lacunoso reagiram positivamente. Resultado positivo para alcaloides foi obtido em todo o parênquima clorofiliano, na epiderme das faces adaxial e abaxial e nas fibras e floema do feixe vascular da nervura principal. A presença de lignina foi evidenciada nas áreas dos feixes vasculares ocupadas por fibras e células condutoras do xilema primário. Tanino foi detectado no floema, na epiderme e na calota de fibras da nervura principal.

Tabela 2. Testes histoquímicos realizados nas folhas de *Inga edulis* em ambiente florestal para os dois estratos de copa.

Compostos	Teste	Coloração	Tecido/Estrutura											
			Parênquima						Feixe Vascular					
			Epiderme		Paliádico		Lacunoso		Floema		Xilema		Fibras	
			ES	EI	ES	EI	ES	EI	ES	EI	ES	EI	ES	EI
Fenois	Cloreto férrico	preta	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Lignina	Floroglucina	vermelha	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Alcaloides	Azul de nilo	azul	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
Taninos	Vanilina clorídrica	laranjada	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+

ES = estrato superior, EI = estrato inferior.

DISCUSSÃO

A Hipótese de Defesa Ótima (Rhoades 1979) prevê que a alocação eficiente dos mecanismos de defesa deve ser mais intensa nas partes mais valiosas e vulneráveis da planta (Heil *et al.* 2002). Desta forma, as folhas que sofrem maior herbivoria deveriam ter maior defesa, o que não ocorreu em *Inga edulis*, pois as folhas do extrato inferior, que sofreram maior herbivoria, investiram menos em defesa estrutural. Tal fato se deve ao efeito do nível de luminosidade recebida por cada estrato da copa de *I. edulis*. As folhas mais expostas à radiação direta apresentaram-se mais escleromórficas, o que se tornou uma defesa estrutural mais efetiva ao ataque dos herbívoros quando comparadas com as folhas expostas apenas à radiação difusa. Além disso, as folhas do extrato inferior investiram mais em atributos fotossintéticos do que em defesa.

De forma geral, as espécies de borda possuem crescimento rápido e apresentam folhas menos duras e com menor concentração de substâncias tóxicas por investirem menos em defesas contra herbivoria, tornando-as mais palatáveis e digeríveis pelos herbívoros (Alves *et al.* 2009). Muitas dessas espécies distribuídas em ambientes de borda de florestas são mais abundantes, como é o caso da espécie aqui estudada. Conforme a hipótese do estresse (Rhoades 1979), plantas abundantes investem mais em manutenção e menos em defesa, ou seja, a herbivoria é diretamente proporcional à abundância das plantas, a qual pode explicar o alto nível de herbivoria em *I. edulis*, pelo menos em parte de sua copa estratificada. Ele também alega que

a defesa é maior quando os herbívoros estão presentes do que quando estão ausentes de acordo com a Hipótese de Defesa Ótima.

Como os espécimes amostrados compartilhavam o mesmo ambiente e, por conseguinte, o mesmo tipo de solo foi desconsiderada a nutrição edáfica como fator condicionante a um possível desenvolvimento diferenciado entre os mesmos. Entretanto, as folhas da copa estavam submetidas a diferentes intensidades luminosas, sendo as folhas do estrato superior mais expostas à radiação luminosa quando comparadas às folhas sombreadas do estrato inferior. Segundo Dickison (2000), o nível de luminosidade recebido pelas folhas provoca ajustes estruturais distintos entre as folhas mais expostas (folhas de sol) e as mais protegidas (folhas de sombra). Folhas de sol são menores, mais espessas, com maior número de estômatos por unidade de área, com venação mais densa e parênquima paliçádico mais desenvolvido. Já as folhas de sombra são maiores, mais delgadas e com parênquima lacunoso mais abundante.

A área foliar específica (AFE), atributo também relacionado à radiação incidente, aumentou significativamente no estrato inferior, indicando um menor investimento em tecidos mecânicos quando comparado ao estrato superior. Boeger *et al.* (2006) comentam que isso acontece devido ao aumento nos níveis de sombra, pois em condições de baixa luminosidade, as plantas investem mais em fotoassimilados, apresentando folhas com menor densidade de massa e maior AFE, maximizando o ganho de carbono por unidade de massa foliar (Evans & Poorter 2001). Van Arendonk & Poorter (1994) encontraram que a menor densidade de massa foliar está associada à menor proporção de material denso como o tecido esclerenquimático. Tal modificação associada diretamente à radiação luminosa recebida indica o maior investimento em tecidos mecânicos ocorrido nas folhas do estrato superior da copa de *I. edulis* que, provavelmente, confere maior dureza à folha (Coley & Barone 1996). Como folhas mais duras são evitadas pelos herbívoros (Baraza *et al.* 2007), a AFE pode ser entendida como o elemento de maior controle sobre a ação dos herbívoros na copa superior de *I. edulis*.

Em termos anatômicos, as folhas do estrato superior apresentaram maior desenvolvimento do parênquima paliçádico em relação ao estrato inferior, o que é reconhecidamente uma resposta a maior incidência de luz direta recebida, sendo melhor aproveitada pelas células em paliçada (Lambers *et al.* 1998). Relação inversa para o parênquima lacunoso foi observada neste estudo e corresponde aos ajustes esperados para o desenvolvimento de tecidos clorofilianos em diferentes graus de exposição à luz

(Evert 2013). A proporção relativamente maior de parênquima lacunoso nas folhas sombreadas aumenta a absorção de luz pela folha devido a sua maior dispersão interna (Vogelmann *et al.* 1996; Ivanova & P'Yankov 2002). As células de formato irregular do tecido esponjoso absorvem a luz difusa, cuja proporção é maior na sombra (Healey *et al.* 1998). Estas alterações têm por objetivo aumentar a captação da luz, aumentando a eficiência fotossintética nesta área mais sombreada da planta (Lambers *et al.* 1998), o que sugere que o estrato inferior da copa de *I. edulis* também investe em ajustes estruturais para otimizar a produção fotossintética.

Por outro lado, alterações na anatomia foliar, resultantes do efeito do nível de luminosidade recebida, como a compactação de tecidos, agem diretamente sobre os fitófagos (Peeters 2002) na forma de defesas mecânicas reduzindo a palatabilidade e dificultando a digestão foliar pelos herbívoros (Wei *et al.* 2000), uma vez que conferem maior dureza à folha (Edwards & Wratten 1981).

Os testes histoquímicos realizados mostraram qualitativamente que em ambos os estratos da copa há a presença de metabólitos secundários, porém localizados em diferentes tecidos ou estruturas do mesofilo. As defesas vegetais contra a herbivoria incluem uma série de estratégias desenvolvidas pelas plantas para aumentar sua sobrevivência e reprodução por meio da redução dos impactos provocados pelos herbívoros, sendo os metabólitos secundários os meios mais eficazes para as plantas se protegerem dos insetos herbívoros (Mello & Silva-Filho 2002).

Vegetais sintetizam compostos fenólicos em resposta à pressão ecológica, formando-se em condições de estresse como ataque de patógenos e insetos e exposição às radiações UV (Naczki & Shahidi 2004). A presença de fenois no parênquima é tida como importante defesa dos tecidos de síntese que, por serem tóxicos, têm a função de proteção contra os insetos herbívoros (Meijer *et al.* 1993). Já a produção desse composto pelo floema atua como agente de desintoxicação e transformação simples de outras substâncias nocivas à planta, desempenhando, portanto, função importante na sobrevivência da planta (Sottomayor 1998).

A lignina desempenha função importante na resistência das plantas ao ataque por patógenos por promover o fortalecimento da parede celular (Hatfield & Vermerris 2001). A evidência de lignina nas paredes do xilema e fibras do mesofilo aumenta a resistência física e durabilidade química dificultando a sua ingestão por herbívoros, assim como a digestibilidade é diminuída por estar ligada covalentemente com celulose e proteínas (Philipp & D'Almeida 1988).

A presença de alcaloides na epiderme das folhas de *I. edulis* tem função de defesa antiherbivoria, uma vez que sua toxicidade reduz a palatabilidade do recurso vegetal, repele os herbívoros e minimiza os danos causados à planta (Peeters 2002). Os alcaloides também oferecem proteção contra a radiação ultravioleta (Ellis 1998), o qual pode explicar o menor índice de herbivoria no estrato superior. Sabe-se que por estar mais exposto, o estrato superior recebe maior concentração dos raios ultravioleta induzindo a planta a produzir mais alcaloides neste estrato (Ellis 1998). Entretanto, não foram feitos testes quantitativos para afirmar tal fato.

Os taninos representam um meio de proteção do vegetal contra o ataque de herbívoros (Trugilho *et al.* 1997), sendo evidenciados no tecido epidérmico de *I. edulis*. Este composto é responsável pela adstringência de vários órgãos do corpo vegetal. Interfere nos processos fisiológicos dos herbívoros (Rhodes 1994) e atua através da complexação entre taninos e proteínas inibindo a digestão (Aerts *et al.* 1999), o que reduz o forrageamento pelos herbívoros (Silva & Silva 1999).

A produção de clorofila total foi maior no estrato inferior e a proporção entre clorofilas *a* e *b* foi maior para a clorofila *b* no estrato inferior. Com base em Vieira (1996), a concentração de clorofila e a proporção entre as clorofilas *a* e *b* são um indicador da suscetibilidade da planta à intensidade da luz. As diferenças entre os estratos de copa para os níveis de clorofila mostram os ajustes feitos pela planta para adaptar e otimizar seu aparato fotossintético. Segundo Boardman (1977), as folhas de sombra apresentam maior concentração de clorofila em relação às folhas de sol. A clorofila *b* atua como pigmento acessório (Taiz & Zeiger 2004) convertendo-se em clorofila *a* e auxiliando na absorção de luz (Xu *et al.* 2001). Tais alterações atuam para que o estrato inferior incremente a assimilação de carbono em luz difusa, uma vez que por ser mais sombreado apresenta menor taxa fotossintética, o que afeta negativamente o investimento em defesa contra herbívoros (Lambers *et al.* 1998).

As características distintivas apresentadas pelos atributos morfoanatômicos e fisiológicos entre os estratos da copa de *Inga edulis* corroboram o pressuposto de que o nível de luminosidade recebida por uma folha durante o seu desenvolvimento constitui o recurso ambiental mais influente sobre a estrutura das folhas maduras (Dickison 2000). Em adição, o efeito da luminosidade sobre a estrutura foliar e a economia de água reflete também no desempenho de outras funções, como a defesa antiherbivoria, aqui suportada, principalmente, pelo escleromorfismo foliar indicativo do *trade-off* entre crescimento e defesa.

BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, T.J., T.N. Barry & W.C. McNabb. 1999. Polyphenols and agriculture: beneficial effects of proanthocyanidins in forages. *Agric. Eco-syst. Environm.* 75:1-12.
- Alves, S., A. Carvalho, B. Gerlach, V. Menezes, T. Silva & N.M.R. Campos Velho. 2009. O efeito de borda na herbivoria foliar em um remanescente de Mata Atlântica – Jacareí/SP: um estudo preliminar. XIII Encontro Latino Americano de Iniciação Científica e IX Encontro Latinoamericano de Pós-Graduação – Universidade do Vale do Paraíba. Brasil.
- Baraza, E., R. Zamora, J.A. Hódar & J.M. Gómez. 2007. Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. In: Pugnaire, F.I. & F. Valladares (eds.). *Functional plant ecology*, 2nd Edition, pp. 481-514. CRC Press, Boca Raton. Florida, USA.
- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 28: 355-77.
- Boeger, M.R.T., M. Kahler, J.C.F. Melo Júnior, M.Z. Gomes, L.S. Oliveira, C.R.M. Chaves & E.S. Schottz. 2006. Estrutura foliar de seis espécies do sub-bosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista. *Hoehnea* 33: 521-531.
- Bongers, F. & J. Popma. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas. *Bot. Gaz.* 151: 354-365.
- Burns, E.R. 1971. Method for estimation of tannin in grain sorghum. *Agron. J.* 63: 511-512.
- Cain, A.J. 1947. The use of Nile blue in the examination of lipids. *Quart. J. Microscop. Sci.* 88: 383-392.
- Climate-Data.org. Dados climáticos para cidades mundiais. Clima: Joinville. Abr. 2015. <http://en.climate-data.org/>
- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335.
- Coley, P.D., J.P. Bryant & F.S. Chapin. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Crawley, M.J. 2002. *Statistical computing - an introduction to data analysis using S-plus*. John Wiley & Sons Ltd. London, United Kingdom.
- Del-Claro, K. & P.S. Oliveira. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124: 156-165.

- Dickison, W.C. 2000. *Integrative plant anatomy*. Academic Press, California.
- Dirzo, R. & C.A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. In: Bullock, S.H., H.A. Mooney, & E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests*, pp. 304-325. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Ducke, A. 1949. Notas sobre a Flora Neotrópica II. As Leguminosas da Amazônia Brasileira. *Bol. Técn. Inst. Agron. N.* 18: 15-71.
- Edwards, P.J. & S.D. Wratten. 1981. *Ecologia das interações entre insetos e plantas*. Fonseca VLI (Trad.) EPU. São Paulo, Brasil.
- Ellis, B.E. 1998. Metabolismo of defense and communication. In: Dennis, D.T., D.H. Turpin, D.D. Lefebvre & D.B. Layzell (eds.). *Plant metabolism*, pp.148-160. Addison Wesley Longman. Essex, United Kingdom.
- Evans, J.R. & H. Poorter. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Pl. Cell Environm.* 24: 755-767.
- Evert, R.F. 2013. *Anatomia das plantas de Esau. Meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento*. Editora Blucher. São Paulo, Brasil.
- Fahn, A. & D.F. Cutler, 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger. Berlin, Germany.
- Falcão, M.A. & C.R. Clement. 2000. Fenologia e produtividade do ingá-cipó (*Inga edulis*) na Amazônia Central. *Acta Amazon.* 30: 173-180.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances Phytochem.* 10: 1-40.
- Felfili, J.M., P.V. Eisenlohr, M.M.R.F. Melo, L.A. Andrade & J.A.A.M Neto. 2011 (eds.). *Fitossociologia no Brasil*. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, Brasil.
- Foster, A.S. 1949. *Practical plant anatomy*. D. Van Nostrand Company, Inc. Princeton, USA.
- Garcia, F.C.P. & J.M. Fernandes. 2015. *Inga*. In: Lista de espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB23000>.
- García-Robledo, C. 2005. Comparación de dos métodos para medir herbivoría. ¿Es la herbivoría en el Neotrópico mayor de lo que creemos? *Revista Biol. Trop.* 53: 111-114.

- Gentry, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 557-593.
- Hatfield, R. & W. Vermeris. 2001. Lignin formation in plants. The dilemma of linkage specificity. *Pl. Physiol.* 126: 1351-1357. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.126.4.1351>.
- Healey, K.D., K.G. Rickert, G.L. Hammer & M.P. Bange. 1998. Radiation use efficiency increases when the diffuse component of incident radiation is enhanced under shade. *Austral. J. Agric. Res.* 49: 665-672.
- Heil, M., A. Hilpert, B. Fiala, W.R. Bin Hashim, E. Strohm, G. Zotz & K.E. Linsenmair. 2002. Nutrient allocation of *Macaranga triloba* ant plants to growth, photosynthesis, and indirect defense. *Funct. Ecol.* 16: 475-483.
- Ivanova, L.A. & V.I. P'yankov. 2002. Structural adaptations of the leaf mesophyll to shading. *Russ. J. Pl. Physiol.* 49: 419-431.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill. New York, USA.
- Klein, R.M. 1980. Ecologia da flora e vegetação do Vale do Itajaí (continuação). *Sellowia* 32: 165-389.
- Kraus, J.E. & M. Arduin. 1997. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica. Rio de Janeiro, Brasil.
- Lambers, H., F.S. Chapim & T.L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag. New York, USA.
- Larcher, W. 1986. *Ecofisiologia vegetal*. Editora Pedagógica e Universitária Ltda. São Paulo, Brasil.
- Lawrence, A., T.D. Pennington, M.R. Hands & R.A. Zúñiga. 1995. *Inga*: High diversity in the neotropics nitrogen fixing trees for acid soils. *Nitrogen Fixing Tree Res. Rep.* Special Issue 130-141.
- Linder, S. 1974. A proposal for the use of standardized methods for chlorophyll determinations in ecological and ecophysiological investigations. *Physiol. Pl. (Copenhagen)*. 32: 154-156.
- Llamas, K.A. 2003. *Tropical flowering plants. A guide to identification and cultivation*. Timber Press. Portland, USA.
- Lorenzi, H., L. Bacher, M. Lacerda & S. Sartori. 2006. *Frutas brasileiras e exóticas cultivadas (de consumo in natura)*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA. São Paulo, Brasil.

- Meijer, A.H., R. Verpoorte, J.H.C. Hoge. 1993. Regulation of enzymes and genes involved in terpenoid indole alkaloid biosynthesis in *Catharanthus roseus*. *J. Pl. Res.* Special Issue 3: 154-164.
- Mello, M.O. & M.C. Silva-Filho. 2002. Plant-insect interactions: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. *Brazil. J. Pl. Physiol.* 14: 71-81.
- Naczki, M. & F. Shahidi. 2004. Extraction and analysis of phenolics in food. *J. Chromatogr. A.* 1054: 95-111.
- Peeters, P.J. 2002. Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insects guilds. *Biol. J. Linn. Soc.* 77: 43-65.
- Pennington, T.D. 1997. The genus *Inga* – Botany. Royal Botanic Gardens, Kew, London, England.
- Philipp, P. & M.L.O. D’Almeida. 1988. *Celulose e papel: tecnologia de fabricação da pasta celulósica*. IPT. São Paulo, Brasil.
- Possette, R.F.S. & W.A. Rodrigues. 2010. O gênero *Inga* Mill. (Leguminosae - Mimosoideae) no estado do Paraná, Brasil. *Acta Bot. Brasil.* 24: 354-368.
- Price, P.W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivores attack. *Oikos* 62: 244-251.
- Rhoades, D.F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.). *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*, pp. 1-55. Academic Press. New York, USA.
- Rhodes, M.J.C. 1994. Physiological roles for secondary metabolites in plants: some process, many outstanding problems. *Pl. Molec. Biol.* 24: 1-20.
- Sankaran, M. & S.J. McNaughton. 2005. Vegetation Ecology. In: van der Maarel, E. (ed.). *Terrestrial plant-herbivore interactions: integrating across multiple determinants and trophic levels*, pp. 265-285. Brazilian Journal of Botany. United Kingdom.
- Silva, M.R. & M.A.A.P. Silva. 1999. Aspectos nutricionais de fitatos e taninos. *Rev. Nutr.* 12: 5-19.
- SIMGEO-Prefeitura de Joinville. 2015. http://sistemaspmj.joinville.sc.gov.br/documentos_vivacidade/Mapa%20de%20Fragilidade%20Ambiental%20de%20Joinville/Mapas/Pedologico/JOINVILLE.pdf.
- Sottomayor, M. 1998. Synthesis of 3', 4'-anidro vinblastine in? *Catharanthus roseus* (L.) G. Don. Tese de Doutorado. Faculdade de Ciências da Universidade do Porto. Porto, Portugal.

- Souza, V.C. & H. Lorenzi. 2012. *Botânica Sistemática. Guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA. São Paulo, Brasil.
- Taiz, L. & E. Zeiger. 2004. *Fisiologia vegetal*. Artmed. Porto Alegre, Brasil.
- Trugilho, P.F., R.P. Caixeira, J.T. Lima & L.M. Mendes. 1997. Avaliação do conteúdo em taninos condensado em algumas espécies típicas do cerrado mineiro. *Cerne* 3: 1-13.
- Van Arendonk, J.J.C.M. & H. Poorter. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Pl. Cell Environm.* 17: 963-970.
- Vieira, G. 1996. Gap dynamics in managed Amazonian forest: structural and ecophysiological aspects. Tese de Doutorado. Universidade de Oxford. United Kingdom.
- Vogelmann, T.C., J.N. Nishio & W.K. Smith. 1996. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends Pl. Sci.* 1: 65-70.
- Wei, J., L. Zou, R. Kuang & L. He. 2000. Influence of leaf tissue structure on host feeding selection by pea leafminer *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Zoological Studies* 39: 295-300.
- Witkowski, E.T.F. & B.B. Lamont. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486-490.
- Xu, H., D. Vavilin & W. Vermaas. 2001. Chlorophyll *b* can serve as the major pigment in functional photosystem II complexes of cyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 14168-14173.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc. New Jersey, USA.