

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MAIARA MATILDE DA SILVA

**PADRÕES DE HERBIVORIA E MECANISMOS DE DEFESAS EM ESPÉCIES
DE RESTINGA**

CURITIBA

2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MAIARA MATILDE DA SILVA

**PADRÕES DE HERBIVORIA E MECANISMOS DE DEFESAS EM ESPÉCIES
DE RESTINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial de avaliação para obtenção do título de mestre.

Orientadora: Profa. Dra. Maria Regina Torres Boeger.

Co-orientador: Prof. Dr. João Carlos Ferreira de Melo Júnior (Univille).

CURITIBA

2017

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Silva, Maiara Matilde da
Padrões de herbivoria e mecanismos de defesas em espécies de
restinga. / Maiara Matilde da Silva. – Curitiba, 2017.
95 f.: il. ; 30cm.

Orientador: Maria Regina Torres Boeger
Coorientador: João Carlos Ferreira de Melo Júnior

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação.

1. Ecologia das restingas 2. Herbivoro I. Título II. Boeger, Maria
Regina Torres III. Melo Júnior, João Carlos Ferreira de IV. Universidade
Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (20. ed.) 574.5



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
Setor CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
Programa de Pós-Graduação ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da dissertação de Mestrado de **MAIARA MATILDE DA SILVA** intitulada: **PADRÕES DE HERBIVORIA E MECANISMOS DE DEFESAS EM ESPÉCIES DE RESTINGA**, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua

aprovação

Curitiba, 24 de Fevereiro de 2017.


JOAO CARLOS FERREIRA DE MELO JUNIOR
Presidente da Banca Examinadora (UNIVILLE)


ROSY MARY DOS SANTOS ISAIAS
Avaliador Externo (UFMG)


BRUNO FRANCISCO SANT'ANNA DOS SANTOS
Avaliador Externo (UFPR)



À memória de minha mãe, Mirian, de quem tenho as melhores lembranças. Ao meu pai, Marino, que dedicou sua vida a cuidar-me. Ao meu amor, Rodrigo, dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à natureza por nos presentear com tanta beleza. Por oferecer uma vegetação tão diversa e peculiar e nos instigar a compreender e proteger a vida.

Agradeço à vida pelas pessoas e oportunidades que surgiram no meu caminho e que tornaram possível este projeto.

À minha orientadora, professora Dra. Maria Regina Torres Boeger pela oportunidade. Sou grata pela paciência, confiança, pelos ensinamentos, pelos sermões, por ser direta quando necessário e por sorrir também! Sou grata por me permitir conhecer a mulher e pesquisadora que és! Obrigada!

Agradeço ao professor Dr. João Carlos de Melo Júnior por investir em minha formação. Por compartilhar seu conhecimento, por ser tão acessível, pela sua paciência e pelos momentos de descontração e amizade. Agradeço por se dedicar aos estudantes de biologia com tanto amor. Hoje estou onde estou por seu incentivo. Serei grata para sempre!

Ao meu amor Rodrigo, sem palavras. Sabes que foi essencial para a conclusão deste trabalho. Sem você, eu não teria conseguido. Obrigada, obrigada! Amo você!

Família, a vocês toda a gratidão. Aos meus pais Marino e Mirian por dedicar suas vidas a mim e por me incentivar sempre a estudar. À tia Lili, grande incentivadora. Aos meus sogros Maria e José, meus cunhados Fábio e Carol pelas inúmeras caronas e pelos momentos de carinho, apoio e amizade. Amo vocês!!

À tia Verônica e tio Jair, por me acolher em sua casa e em sua família! Por me acompanhar até a Universidade nos dias que saí cedo! Por me “adotar”. Sou muito grata.

Aos queridos amigos, que dividiram momentos de angústia, mas também dividiram momentos de diversão para esquecer um pouco os problemas. Obrigada queridos, vocês tornam a vida mais fácil.

Ao professor Dr. Walter Boeger que me recebeu no Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva (Lempe); à toda equipe do Lempe que sempre foi muito acolhedora, gentil e solícita.

Agradeço ao Xilopovo por todos os momentos e conhecimentos compartilhados. Pelas conversas, risadas, apoio no campo, ajudas nos artigos. Ao professor João novamente, por permitir a utilização do Laboratório de Anatomia e Ecologia Vegetal, Xiloteca - Univille, para a realização das atividades de pesquisa.

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, aos funcionários do Departamento de Biologia, aos técnicos dos laboratórios da UFPR, a todos os colegas de curso obrigada pelas experiências trocadas.

À Capes pela concessão da Bolsa.

RESUMO

A herbivoria é uma interação antagonista, onde o herbívoro utiliza a planta como fonte de alimento e abrigo e a planta hospedeira sofre redução nas taxas de desenvolvimento como resultado da perda de tecido fotossintético. As taxas de herbivoria variam entre as espécies, mas podem variar dentro de uma mesma espécie devido às diferenças em defesas antiherbivoria. Neste sentido, o primeiro capítulo desta dissertação avaliou as características morfo-anatômicas e histoquímicas foliares de *Dodonaea viscosa*, *Symphopappus casarettoi* e *Varronia curassavica* em quatro formações de restinga do Parque Estadual Acaraí (PEA) São Francisco do Sul, SC, afim de compreender como o ambiente influencia na produção de tais características que, por consequência, moldam as taxas de herbivoria sobre estes indivíduos. Este estudo baseou-se na Hipótese da Disponibilidade de Recursos (HDR), a qual prediz que indivíduos vegetais que estão sob condições ambientais mais restritas tendem a investir maior quantidade de recursos em defesas. Os resultados refutam a HDR para estas espécies no PEA pois não existe um único padrão de herbivoria entre as espécies ao longo do gradiente ambiental. Este estudo sugere ainda que *S. casarettoi* apresentou a síndrome da baixa qualidade nutricional, enquanto *D. viscosa* e *V. curassavica* apresentaram a síndrome da qualidade nutricional e defesa. O segundo capítulo buscou compreender quais fatores influenciam na densidade de galhas sobre as espécies vegetais utilizando como modelo de estudo a interação de um ácaro galhador com *Baccharis longiattenuata* co-ocorrente em duas formações vegetais do PEA, apoiando-se na Hipótese do Vigor da Planta (HVP). Essa hipótese sugere que plantas mais vigorosas suportam uma maior densidade de galhas. Os resultados corroboram a HVP. Os maiores valores de AEF na restinga arbustivo-arbórea provavelmente facilitou a indução de galhas. Por outro lado, as condições abióticas e os menores valores de AEF podem ter influenciado na maior densidade de ácaros em restinga arbustiva. Os resultados demonstraram que a qualidade edáfica e intensidade luminosa influenciaram nas características morfo-anatômicas e histoquímicas das espécies em estudo e que atributos foliares tipicamente relacionados à economia de recursos secundariamente atuam como defesas antiherbivoria. Os fatores abióticos podem ter relação direta com a taxa de herbivoria/densidade de galhas visto que este ambiente é hostil para pequenos organismos.

Palavras-chave: densidade de galhas; fertilidade do solo; herbivoria; intensidade luminosa; restinga; taxa de herbivoria.

ABSTRACT

Herbivory is an antagonistic interaction where the herbivores uses the plant as a source of food and shelter and the host plant undergoes reduced rates of development as a result of the loss of photosynthetic tissue. Herbivory rates vary among species, but may vary within the same species due to differences in antiherbivory defenses. In this sense, the first chapter of this dissertation evaluated the morphological and histochemical foliar characteristics of *Dodonaea viscosa*, *Symphyopappus casarettoi* e *Varronia curassavica* formations at the Acaraí State Park (ASP), São Francisco do Sul, SC, in order to understand how the environment influences the production of such characteristics and, consequently, shape the herbivory rates on these individuals. This study was based on the Resource Availability Hypothesis (HDR), which predicts that plant individuals who are under more restricted environmental conditions tend to invest more resources in defenses. The results refute the HDR for these species in the ASP, because there is no single pattern of herbivory among the species along the environmental gradient. This study also suggests that *S. casarettoi* presented the syndrome of low nutritional quality, while *D. viscosa* and *V. curassavica* presented the syndrome of nutritional quality and defense. The second chapter evaluated how abiotic factors influence the density of galls on *Baccharis longiattenuata*, which occurs in two plant formations of the PEA. The Plant Vigor Hypothesis (PVH), which suggests that more vigorous plants support a higher density of galls, was tested. The results corroborate PVH. The higher SLA in shrub-tree *restinga* probably facilitated the induction of galls. On the other hand, abiotic conditions and smaller SLA may have influenced the greater population density of mites in shrub *restinga*. The results of this dissertation demonstrated that the edaphic quality and light intensity influence the morpho-anatomical and histochemical characteristics of the studied species. Also, foliar attributes typically related to resource economy secondarily act as antiherbivoria defenses. Abiotic factors may be are directly related to the rate of herbivory/gall density, once this environment is hostile to small organisms.

Keywords: density of galls; herbivory; light intensity; rate of herbivory; restinga; soil quality.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- FIGURA 1 – SEÇÃO TRANSVERSAL FEIXE VASCULAR CENTRAL DE *DODONAEA VISCOSA*, *SYMPHYOPAPPUS CASARETTOI* E *VARONIA CURASSAVICA*, DE QUATRO FORMAÇÕES DE RESTINGA NO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. LEGENDA: ED – EPIDERMES ADAXIAL, EB - EPIDERMES ABAXIAL, FV– FEIXE VASCULAR, TT – TRICOMA TECTOR. ESCALA = 120 μM54
- FIGURA 2 – SEÇÃO TRANSVERSAL DA LÂMINA FOLIAR DE *DODONAEA VISCOSA*, *SYMPHYOPAPPUS CASARETTOI* E *VARONIA CURASSAVICA* DE QUATRO FORMAÇÕES DE RESTINGA NO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. LEGENDA: ED – EPIDERMES ADAXIAL, EB EPIDERMES ABAXIAL, PP – PARÊNQUIMA PALIÇÁDICO, PE – PARÊNQUIMA ESPONJOSO, FV– FEIXE VASCULAR, TT – TRICOMA TECTOR. ESCALA = 120 μM55
- FIGURE 3 – COBERTURA DE TRICOMAS GLANDULARES (SETA PRETA) E TRICOMAS TECTORES (SETA BRANCA) DA FACE ADAXIAL DAS FOLHAS DE *DODONAEA VISCOSA*, *SYMPHYOPAPPUS CASARETTOI* E *VARRONIA CURASSAVICA* NAS QUATRO FORMAÇÕES DE RESTINGA DO PARQUES ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. ESCALA = 200 μM56
- FIGURA 4 – COBERTURA DE TRICOMAS GLANDULARES (SETA PRETA) E TRICOMAS TECTORES (SETA BRANCA) DA FACE ABAXIAL DAS FOLHAS DE *DODONAEA VISCOSA*, *SYMPHYOPAPPUS CASARETTOI* E *VARRONIA CURASSAVICA* NAS QUATRO FORMAÇÕES DE RESTINGA DO PARQUES ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. ESCALA = 200 μM57

CAPÍTULO 2

FIGURA 1. CARATERÍSTICAS MORFOLÓGICAS EXTERNA E INTERNA DA GALHA SOBRE A FOLHA DE *B. LONGIATTENUATA* EVIDENCIANDO A E B)COLORAÇÃO VERMELHA EM GALHAS DE ESTÁGIO INICIAL DE DESENVOLVIMENTO, C) DETALHE DA GALHA GALHAS MADURAS EM AGLOMERADO E LESÃO DEIXADA APÓS A SENESCÊNCIA DA GALHA, E D) LESÕES NA FOLHA APÓS A SENESCÊNCIA DA GALHAS E) VISTA FRONTAL DA GALHA PARA VISUALIZAR FORMATO GLOBÓIDE, F) CORTE PARADÉRMICO SOBRE A GALHA PARA VISUALIZAÇÃO DA POPULAÇÃO DE ÁCAROS, G) ÁCAROS E OVOS DENTRO DA GALHA E H) DETALHE DO ÁCARO GALHADOR. BARRA DE A A D= 5000 μ M.....79

LISTA DE TABELAS

CAPITULO 1

- TABELA 1 - VALORES MÉDIOS DOS ATRIBUTOS NUTRICIONAIS DO SOLO, SALINIDADE (N=10) E INTENSIDADE LUMINOSA (N=100) NAS QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA DO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. LEGENDA: RESTINGA HERBÁCEA (RH), RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA), FLORESTA DE TRANSIÇÃO (FT), SB= SOMA DE BASES, CTC= CAPACIDADE DE TROCA CATIÔNICA, V= SATURAÇÃO POR BASES, MO = MATÉRIA ORGÂNICA.....45
- TABELA 2 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DOS ATRIBUTOS MORFO-ANATÔMICOS FOLIARES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NAS QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA DO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. LEGENDA: RESTINGA HERBÁCEA (RH), RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA), FLORESTA DE TRANSIÇÃO (FT), AEF= ÁREA ESPECÍFICA FOLIAR RESTANTE (ÁREA FOLIAR/MASSA SECA). * REPRESENTA DIFERENÇA ESTATISTICAMENTE SIGNIFICATIVA PELO TESTE DE TUKEY ($P \leq 0.05$).....46
- TABELA 3 - TESTES HISTOQUÍMICOS REALIZADOS NAS FOLHAS DAS TRÊS ESPÉCIES EM ESTUDO EM QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA. LEGENDA: RESULTADOS DOS TESTES: POSITIVO (+), NEGATIVO (-).FORMAÇÃO: RESTINGA HERBÁCEAE (RH), RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVA ARBÓREA (RAA), FLORESTA DE TRANSIÇÃO (FT).48
- TABELA 4 - TEORES DE NITROGÊNIO FOLIAR (G.KG⁻¹) E RELAÇÃO C:N (G.KG⁻¹) DAS ESPÉCIES ESTUDADAS EM QUATROS FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA, NO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. (N=25). LEGENDA: RESTINGA HERBÁCEA

(RH), RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA), FLORESTA DE TRANSIÇÃO (FT). *REPRESENTA DIFERENÇA ESTATISTICAMENTE SIGNIFICATIVA, POR TESTE DE TUKEY ($P \leq 0.05$).51

TABELA 5 - TAXA DE HERBIVORIA (%) NAS ESPÉCIES ESTUDADAS EM QUATROS FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA, NO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. LEGENDA: RESTINGA HERBÁCEA (RH), RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA), FLORESTA DE TRANSIÇÃO (FT). * REPRESENTA DIFERENÇA ESTATISTICAMENTE SIGNIFICATIVA, POR TESTE DE TUKEY ($P \leq 0.05$).
.....52

TABELA 6 - CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS E HISTOQUÍMICAS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NA RESTINGA DO PARQUE ESTADUAL ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC.53

CAPÍTULO 2

TABELA 1 - MÉDIAS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO (\pm) DAS CARACTERÍSTICAS FOLIARES E DE CRESCIMENTO DE *BACCHARIS LONGIATTENUATA* E ATRIBUTOS DE DENSIDADE DE GALHAS E ORGANISMOS GALHADORES NAS RESTINGAS ARBUSTIVA (RA) E ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA) DO PARQUE ESTADUAL ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. OS NÚMEROS EM NEGRITO REPRESENTAM DIFERENÇAS ESTATISTICAMENTE SIGNIFICANTE PELO TESTE T DE *STUDENT* (A = 0.5).....77

TABELA 2 - VALORES MÉDIOS DOS ATRIBUTOS NUTRICIONAIS DO SOLO, SALINIDADE (N=10) E RADIAÇÃO FOTOSSINTETICAMENTE ATIVA (N=10) NAS DUAS FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA DO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. LEGENDA: RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA),

SB= SOMA DE BASES, CTC= CAPACIDADE DE TROCA CATIONICA, V=
SATURACAO POR BASES, MO= MATERIA ORGANICA, PAR =
RADIAÇÃO FOTOSINTETICAMENTE
ATIVA.....78

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	15
CAPÍTULO 1 - MECANISMOS DE DEFESA ANTIHERBIVORIA AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL DE RESTINGA	21
Resumo.....	22
Abstract.....	23
Introdução.....	24
Material e métodos.....	26
Resultados.....	30
Discussão.....	34
Agradecimentos.....	39
Referências.....	40
Tabelas e figuras.....	45
CAPÍTULO 2 - A DENSIDADE DE GALHAS EM <i>BACCHARIS LONGIATTENUATA</i> (ASTERACEAE) A.S. OLIVEIRA É INFLUENCIADA PELO VIGOR DA PLANTA?	58
Resumo.....	59
Abstract.....	60
Introdução.....	61
Material e métodos.....	63
Resultados.....	66
Discussão.....	67
Conclusão.....	70

Agradecimentos.....	71
Referências.....	72
Tabelas e Figuras.....	77
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	80
REFERÊNCIAS GERAIS.....	82

INTRODUÇÃO

A herbivoria é uma relação predador-presa que leva à redução do crescimento e de outras taxas de desenvolvimento das plantas (FINE *et al.* 2006). Estima-se que os herbívoros consumam aproximadamente 20% da produção vegetal anual, gerando um impacto na organização das comunidades vegetais (AGRAWAL 2011). Entretanto, a ação dos herbívoros não é igualmente distribuída entre as espécies vegetais (COLEY *et al.*, 1985), devido à ampla gama de características de defesas apresentadas pelas espécies ou outras características populacionais dos hospedeiros (AGRAWAL; FISHBEIN, 2006).

As defesas contra a herbivoria podem ser expressas constitutivamente ou ser induzidas em resposta a algum estresse (MELLO; SILVA-FILHO, 2002; MARQUIS, 2012; PINTO-ZEVALLOS, *et al.*, 2013). As defesas constitutivas independem da ação do herbívoro, são contínuas (ZAKIR, 2011), podem ser adaptações estruturais que dificultam o acesso do herbívoro ao recurso (Corrêa 2007) ou, ainda, podem ser representadas por compostos químicos presentes em concentrações variadas nos tecidos vegetais (CATES; ORIAN, 1975; MELLO; SILVA-FILHO, 2002; HOWE; SCHALLER, 2008). As defesas induzidas são todas as alterações resultantes de um evento de predação que diminua o interesse do herbívoro pelo recurso (MARQUIS, 2012; PINTO-ZEVALLOS *et al.*, 2013). Dentre as defesas induzidas, o aumento na densidade de tricomas é a característica mais bem relatada na literatura (RAUTIO *et al.*, 2002; TRAW; DAWSON, 2002; ABDALA-ROBERTS; PARRA-TABLA, 2005).

As defesas também podem ser classificadas como químicas ou físicas (COLEY *et al.*, 1985; PINTO-ZEVALLOS *et al.*, 2013). As defesas químicas constituem os metabólitos secundários tóxicos ou repelentes aos herbívoros (HARTMAN, 2004; MELONI, 2009), os quais não são essenciais ao desenvolvimento do vegetal, mas garantem uma vantagem para a sua sobrevivência. Nas espécies vegetais de florestas tropicais, ocorre uma grande diversidade de metabólitos secundários, podendo chegar até a 400.000 compostos diferentes (COLEY; BARONE, 1996). Os compostos secundários são classificados em três categorias de acordo com a sua composição química: (i) compostos fenólicos; (ii) terpenóides; e (iii) compostos nitrogenados (KABERA *et al.*, 2014).

Entre os compostos fenólicos indicados como defesas contra herbívoros, encontram-se ligninas e taninos, os quais podem ocorrer em diferentes órgãos das plantas (CAMPBELL; SEDEROFF, 1996; SALMINEN; KORONEN, 2011). A lignina é um polímero complexo e hidrofóbico associado à parede celular, que além de conferir resistência mecânica à parede celular, diminui a digestibilidade do tecido vegetal pelos herbívoros (CAMPBELL; SEDEROFF, 1996; BHUIYAN *et al.*, 2009). Os taninos atuam como compostos de defesa contra herbívoros, uma vez que precipitam proteínas ocasionando adstringência e inibindo a produção de enzimas digestivas pelos predadores (SALMINEN; KORONEN, 2011).

Os compostos nitrogenados são representados por alcalóides, glicosídeos cianogênicos aminoácidos não-protéicos (CORRÊA, 2007). Tais substâncias possuem alta toxicidade ao metabolismo celular, podendo afetar o funcionamento do sistema nervoso do herbívoro (IRWIN; ADLER, 2006; ÂNGELO; DALMOLIN, 2007) e prejudicar a digestibilidade do material vegetal em virtude da sua ação antimicrobiana que afeta a atividade dos microorganismos que colonizam o trato digestivo dos animais (SILVA *et al.*, 2012).

Os terpenóides são compostos voláteis ou não, produzidos por indução do ataque do herbívoro e em geral tem custos metabólicos de produção maior do que produção de outros metabólitos (PARÉ; TUMLINSON, 1999; PINTO-ZEVALLOS *et al.*, 2013).

As defesas físicas são atributos morfológicos ou anatômicos tais como: tricomas tectores e glandulares, espinhos, acúleos, cutícula espessa, laticíferos, epiderme espessa, hipoderme, desenvolvimento de tecidos mecânicos, e inclusões minerais (PEETERS, 2002; BOEGE; MARQUIS, 2005; CORRÊA, 2007; HANLEY *et al.*, 2007).

Os tricomas são apêndices epidérmicos uni ou multicelulares, que podem crescer sobre as partes vegetativas ou reprodutivas das plantas (WERKER, 2000). Estes podem ser glandulares ou tectores com diferentes formas (CORRÊA, 2007; WERKER, 2000; HANLEY *et al.*, 2007) e podem variar em densidade por indução de diferentes fatores abióticos e bióticos, como o estresse hídrico, a alta intensidade luminosa e mesmo a ação de herbívoros (WERKER, 2000; PEETERS, 2002; ABDALA-ROBERTS; PARRA-TABLA, 2005). Acúleos podem agir também como defesa contra os herbívoros (MILEWISKI *et al.*, 1991), porém mais eficientes contra os herbívoros de maior porte, como os vertebrados (HANLEY *et al.*, 2007).

Algumas características morfo-anatômicas conferem dureza foliar, que aumenta a resistência mecânica da folha (CORRÊA, 2007). A cutícula é uma estrutura química complexa composta por macromoléculas de cutina ligadas à lipídios que conferem sua característica hidrofóbica. Esta recobre as paredes celulares externas e reduzem a transpiração e, secundariamente, atuam como proteção contra raios UV e contra herbívoros e patógenos (YEATS; ROSE, 2013). A estrutura interna das folhas também pode influenciar na dureza foliar por meio de paredes celulares mais espessas, bem como pela presença de epiderme múltipla, hipoderme, parênquima paliçádico estratificado e/ou esclerênquima (EDWARDS *et al.*, 2000; PEETERS, 2002; CORRÊA, 2007).

Além das defesas físicas e químicas, o valor nutricional da planta, associado aos conteúdos de nitrogênio e de água, pode influenciar na preferência alimentar do herbívoro (PAIS, 1998). Os baixos conteúdos de nitrogênio e água são defesas químicas e fisiológicas, respectivamente, que influenciam na preferência alimentar pelos herbívoros (CRAWLEY, 1989; PRICE, 1991; STRAUSS; ZANGERL, 2002), pois consumir folhas com baixo teor de nitrogênio pode limitar o tamanho, fecundidade e taxas de mortalidade dos insetos (HOWE; SCHALLER, 2008).

Esta variedade de tipos de defesa levou à evolução de uma diversidade de formas de herbivoria nos sistemas terrestres e aquáticos naturais. Os tipos de herbivoria podem ser classificados como: (i) herbivoria externa realizadas por insetos mastigadores que retiram pedaços do tecido vegetal ou raspadores que utilizam a epiderme foliar como fonte de alimento; e (ii) herbivoria especializada realizada por insetos minadores, brocadores, galhadores e sugadores (GULLAN; CRANSTON, 1994). Os minadores são insetos que residem sob a epiderme da folha e se alimentam de parênquima (STRAUSS; ZANGERL, 2002) os brocadores são semelhantes aos minadores, mas utilizam tecidos mais profundos como o xilema e o floema (SILVA, 2012; OLIVEIRA DA SILVA, 2012); os sugadores perfuram a folha para utilizar os fotoassimilados transportados pelo floema (ZAKIR, 2011) e os galhadores, induzem a hipertrofia ou hiperplasia celular por meio de estímulos químicos, formando as galhas, dentro das quais os organismos passam um estágio ou mesmo toda vida (MANI, 1964) Os galhadores podem ser bactérias, fungos, ácaros, insetos ou nematódeos que induzem galhas em diferentes

órgãos das plantas, mas ocorrem mais frequentemente em folhas (MAIA; MAGENTA, 2008; MANI, 1964).

Compreender qual o papel dos fatores abióticos na produção de defesas pelas plantas tem sido uma questão importante para os ecólogos nas últimas décadas por que tais características abióticas podem influenciar os padrões interações herbívoro-planta (HANLEY *et al.*, 2007). Deste modo, diversas hipóteses relacionadas à produção de defesas antiherbivoria e fatores abióticos foram desenvolvidas ao longo de décadas. A hipótese do balanço carbono-nutriente (CNB) sugere que a concentração de metabólitos secundários à base de carbono nas plantas é proporcional à disponibilidade de nitrogênio e carbono presentes no ambiente (BRYANT *et al.*, 1983). A hipótese do estresse vegetal (HEV) prevê que indivíduos sob estresse ambiental são mais suscetíveis à herbivoria por serem mais ricos em nitrogênio e investirem menos em defesas químicas (WHITE, 1984). A hipótese da disponibilidade de recursos (HDR) prediz que plantas que ocorrem em ambientes ricos em nutrientes investem maior quantidade de recursos alocados em defesas antiherbivoria, uma vez que a falta de recursos reduz a taxa de produção foliar (COLEY *et al.*, 1985). Por outro lado, as plantas que ocorrem em locais com maior disponibilidade de recursos apresentam um menor investimento em defesas, uma vez que há redução nos custos para produzir estruturas predadas. A hipótese da aparência (HA), relacionada com a densidade populacional das plantas, postula que plantas mais abundantes e, por conseguinte, mais “aparentes” e mais facilmente encontradas pelos herbívoros, tendem a investir mais em defesas (FEENY, 1976).

De modo geral, dentre essas hipóteses, a HDR tem sido amplamente testada e discutida em diversos ecossistemas e diferentes resultados são encontrados na literatura (BOEGE; DIRZO, 2004). Entretanto, uma meta-análise demonstrou que a maior parte das pesquisas desenvolvidas até o momento suportam as previsões da HDR e que tal hipótese tem sido mais corroborada que a hipótese da aparência (ENDARA; COLEY, 2010).

Sobre a distribuição de galhas as hipóteses sugerem que a densidade de recursos (hospedeiro vegetal) pode ser mediado pelo sexo da planta, sendo que plantas masculinas apresentam maior densidade de galhas (BOECKLEN; HOFFMAN, 1993) ou pela densidade de sítios meristemáticos (WARING; PRICE, 1990). No entanto,

maior relevância tem sido dada à Hipótese do Vigor da Planta (HVP), a qual prevê que plantas ou ramos mais vigorosos suportam uma maior densidade de galhas (PRICE, 1991), sendo o vigor da planta afetado por fatores abióticos.

Determinados ambientes naturais podem apresentar variações na disponibilidade de recursos em uma pequena escala espacial, sendo uma importante fonte de variação nos atributos morfo-anatômicos dos vegetais (MELO JR.; BOEGER, 2016). Tais variações morfo-anatômicas resultam do potencial plástico de cada espécie (GRATANI, 2014) e favorecem o desenvolvimento e a sobrevivência plantas, mesmo em ambientes com condições mais restritas (SULTAN, 2000), como é o caso da vegetação que ocorre sobre os solos arenosos da planície litorânea da costa brasileira (MELO JR.; BOEGER, 2015).

Tal vegetação, denominada de restinga, traduz-se como um conjunto de comunidades vegetais, que se desenvolvem sobre solo arenoso num gradiente edáfico e luminoso (Bigarella 2001, Melo Jr. e Boeger 2015). Esta vegetação pode ser caracterizada ainda como um complexo mosaico vegetacional de primeira ocupação, com influência fluvio-marinha, e condicionada pelas características nutricionais do solo (Veloso *et al.* 1991, IBGE 2012). A vegetação de restinga caracteriza-se pela ocorrência de plantas herbáceas próximos ao mar, até formações vegetais arbóreas fechadas e florestas de transição mais interna ao continente em contato com a formação de terras baixas da floresta ombrófila densa *stricto sensu* (IBGE 2012, Melo Jr. e Boeger 2015).

A proximidade com a costa torna este ambiente seletivo à sobrevivência e crescimento dos vegetais devido à altas ou baixas temperaturas, alta exposição ao vento, alto teor de sódio nos solos, alta intensidade luminosa e alagamentos esporádicos (SCARANO *et al.*, 2001), além de estresse hídrico e restrição de nutrientes devido ao solo arenoso (MELO JR.; BOEGER, 2015), gerando assim um filtro ambiental para o estabelecimento e desenvolvimento das plantas (MELO JR.; BOEGER, *no prelo*)

Devido à escassez hídrica no ambiente de restinga ocorre frequentemente a indução de galhas por organismos herbívoros (FERNANDES E PRICE 1988). Os insetos indutores de galhas mais comuns são da ordem Diptera, representados principalmente pela família Cecidomyiidae, ordens Hemiptera e Lepdoptera (MAIA; MAGENTA, 2008; MAIA; SOUZA, 2013; MAIA; CARVALHO-FERNANDES, 2016). Os padrões de herbivoria generalizada e especializada (galha) variam entre

comunidades e entre indivíduos da mesma espécie (COLEY *et al.*, 1985) devido à diversos fatores que influenciam tal interação.

Em síntese, os principais fatores que influenciam nas interações herbívoro-planta são características de defesas dos vegetais, taxas de desenvolvimento ou populacionais da espécie hospedeira, ou mesmo, características ambientais nos quais os organismos estão inseridos. Na restinga, as variações na disponibilidade nutrientes e água no solo induzem variações na alocação de recursos intraespecificamente, gerando assim um bom modelo para testar as Hipóteses da Disponibilidade de Recursos (HDR) e do Vigor da planta (HVP) na interação herbívoro-planta.

Para testar as Hipóteses da Disponibilidade de Recursos (HDR) e a do Vigor da planta (HVP) em restingas, esse estudo foi organizado em dois capítulos:

- Capítulo 1, intitulado “Antiherbivory defense mechanisms along an environmental gradient in *restinga*”, teve como objetivo avaliar o padrão de defesas antiherbivoria em espécies que ocorrem ao longo do gradiente edáfico de restinga baseado na Hipótese de Disponibilidade de Recursos (HDR) afim de identificar se o ambiente gera um filtro na produção de defesas e se a disponibilidade de recursos gera uma variação igual na produção de defesas entre as espécies ao longo do gradiente ambiental. Tal estudo foi submetido ao periódico científico *Acta Botanica Brasilica*.
- Capítulo 2. Intitulado “A densidade de galhas em populações de *Baccharis longiattenuata* DC. (Asteraceae) sob condições distintas de solo é influenciada pelo vigor da planta?” avaliou se o vigor da planta influencia na densidade de galhas de ácaros sobre populações de *Baccharis longiattenuata*; procurou identificar quais atributos foliares podem estar envolvidos na preferência dos galhadores e como o ambiente contribui na produção de tais características. Este artigo será submetido ao periódico *Ecología Austral*.

CAPÍTULO 1

MECANISMOS DE DEFESA ANTIHERBIVORIA AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL DE RESTINGA

Resumo

A relação herbívoro-planta tem direcionado a evolução de uma diversidade de mecanismos de defesas nas plantas, que podem variar intraespecificamente de acordo com a qualidade ambiental. O presente estudo avaliou a variação qualitativa e quantitativa das defesas antiherbivoria em três espécies distribuídas em quatro formações de restinga (herbácea, arbustiva, arbustivo-arbórea e floresta) em gradiente edáfico e lumínico. O estudo foi realizado no Parque Estadual Acaraí (PEA), São Francisco do Sul, SC, em módulos extras do PPBio. Quarenta folhas de dez indivíduos em cada formação de restinga foram coletadas, das quais, características morfo-anatômicas (30 folhas), histoquímicas (cinco folhas) e nutricionais (cinco folhas) foram avaliadas. Os resultados indicaram que *Symphypappus casarettoi* (Asteraceae) apresentou a Síndrome da Baixa Qualidade Nutricional, caracterizadas por: menor área específica foliar, presença de metabólitos secundários, menor teor de nitrogênio e alta relação C:N; enquanto que *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae) e *Varronia curassavica* (Boraginaceae) apresentaram a Síndrome da Nutrição e Defesa, caracterizada pelo balanço entre qualidade nutricional (alto teor de N e baixa relação C:N) e proteção (maior espessura foliar e alta densidade de tricomas). Os resultados mostraram que as variações nas defesas antiherbivoria não variaram de acordo com a maior disponibilidade de nutrientes e menor intensidade luminosa, não corroborando a Hipótese da Disponibilidade de Recursos. A ausência de um padrão de resposta antiherbivoria em função do gradiente ambiental pode indicar que o investimento em defesas pelas plantas não é unidirecional e que certos atributos morfoanatômicos, tipicamente relacionados à alocação de carbono e à economia de água, exercem funções secundárias de controle ao ataque de herbívoros.

Palavras-chave: defesa física, histoquímica, interações herbívoro-planta, metabólitos secundários, planície costeira

Abstract

Plant-herbivore interactions have directed the evolution of a diversity of defense mechanisms in plants, which can vary intraspecifically according to environmental quality. This study evaluated quantitative and qualitative variation of antiherbivory defenses in three plant species distributed in four *restinga* communities (herbaceous, shrub, shrub-tree and forest) along an edaphic and light gradient. The study was performed in Acaraí State Park, São Francisco do Sul, SC, in extra modules of PPBio. Forty leaves of ten individuals in each *restinga* community were collected, of which morpho-anatomical (twenty-five leaves), histochemical (five leaves) and nutritional (five leaves) characteristics were evaluated. The results indicated that *Symphypappus casarettoi* possesses Low Nutritional Quality Syndrome, characterized by low specific leaf area, presence of secondary metabolites, low nitrogen content and high ratio C:N. *Dodonaea viscosa* and *Varronia curassavica* possess the Nutrition and Defense Syndrome, characterized by a balance between nutritional quality (higher N content and lower C:N ratio) and protection (greater thickness of leaf and higher density of trichomes). The results did not confirm the Resource Availability Hypothesis. The absence of a pattern in antiherbivory response due to the environmental gradient may indicate that the investment in defenses by plants is not unidirectional and that certain morpho-anatomical attributes, typically related to the allocation of carbon and water conservation, have secondary functions to control attack by herbivores.

Keywords: Acaraí State Park; coastal plain; herbivore-plant interaction; histochemistry; physical defense; secondary metabolites.

INTRODUÇÃO

As interações planta-herbívoro têm direcionado a evolução de uma diversidade de estratégias antiherbívoria, incluindo defesas morfológicas, fenológicas e químicas que protegem as plantas de seus inimigos naturais (AGRAWAL, 2006). Frequentemente as defesas químicas e estruturais co-ocorrem em uma mesma planta, pois apresentam funções complementares (KORICHEVA *et al.*, 2004; TURLEY, 2013) que controlam a grande diversidade de herbívoros e formas de herbivoria que ocorrem na natureza (CARMONA; FORNONI, 2013).

As espécies vegetais diferem nas defesas contra os herbívoros, e mesmo intraespecificamente, as plantas variam no tipo de defesas, quantidade de estratégias antiherbívoria e no grau da eficácia de cada defesa (COLEY, 1987; ENDARA *et al.*, 2015). Esta variação intraespecífica nas defesas antiherbívoria é atribuída ao conjunto de fatores bióticos e abióticos que regem a estrutura e o funcionamento da comunidade na qual as plantas estão inseridas (CIPOLLINI; BERGELSON, 2001; BOEGE; DIRZO, 2004). Portanto, a evolução das defesas antiherbívoria em plantas não resultou apenas da co-evolução herbívoro-planta, mas também da interação destas com o ambiente (COLEY *et al.*, 1985; FINE *et al.*, 2006).

As defesas antiherbívoria, além de impedirem o consumo dos tecidos vegetais pelos herbívoros, podem desempenhar outras funções nas plantas, como o controle da transpiração por meio da cutícula e cobertura de tricomas (TRAW; DAWSON 2002; PEETERS, 2002); proteção de órgãos em desenvolvimento da radiação solar incidente por meio dos compostos fenólicos (TATTINI *et al.*, 2000; CLOSE; MCARTHUR, 2002; TREUTTER, 2005); e a regulação de cálcio na folha pela produção de cristais de oxalato de cálcio (NAKATA, 2003; FRANCESCHI; NAKATA, 2005).

Apesar do ambiente favorecer o desenvolvimento de defesas antiherbívoria, locais com condições limitantes podem também influenciar no acúmulo de nitrogênio livre e na redução da produção de metabólitos secundários, o que torna as folhas mais nutritivas, aumentando o interesse do herbívoro por estas folhas (WHITE, 1984; FURLAN *et al.*, 1999).

A produção de defesas antiherbivoria representa um custo para as plantas e limita as respostas destas aos fatores abióticos locais (QUEZADA; GIANOLI, 2006; GIANOLI *et al.*, 2007). O efeito oposto também pode ocorrer, no qual a resposta à herbivoria pode ser limitada pela qualidade do ambiente (MCGUIRE; AGRAWAL, 2005). A alocação dos recursos em plantas depende diretamente da disponibilidade de luz e nutrientes e água no solo e de acordo com Boege e Dirzo (2004), a heterogeneidade edáfica é um fator precursor de defesas antiherbivoria em diferentes intensidades entre indivíduos de uma mesma espécie.

Os recursos alocados são destinados ao crescimento e à produção de defesas, portanto pode-se esperar que plantas ocorrentes em locais com baixa disponibilidade de nutrientes tenham uma menor capacidade de compensar a perda de tecido fotossintetizante pela herbivoria, investindo mais recursos em defesas antiherbivoria. Indivíduos que crescem em solos mais férteis, podem ter maior capacidade de repor folhas perdidas pela herbivoria, devido à maior disponibilidade de nutrientes no solo (Hipótese da Disponibilidade de Recursos, COLEY *et al.*, 1985). Assim, espera-se que ocorra uma relação negativa entre a disponibilidade de recursos nutricionais do solo e a produção de defesas antiherbivoria que altera as relações herbívoro-plantas.

Solos tipicamente caracterizados pela baixa fertilidade ocorrem nas planícies arenosas do litoral brasileiro, sobre os quais se desenvolve a vegetação denominada restinga. Além da baixa fertilidade do solo, as espécies vegetais da restinga estão sujeitas à alta incidência de luz e baixa disponibilidade hídrica, condições que podem afetar alocação de recursos (CRAINE *et al.*, 2003; FINE *et al.*, 2006).

A variação intraespecífica em defesas antiherbivoria foi demonstrada sob condições experimentais (MUTIKAINEN *et al.*, 2000), mas estudos em ambientes naturais ainda são escassos (BOEGE; DIRZO, 2004). Os estudos realizados com espécies de restinga investigaram quais os atributos estruturais e compostos químicos podem ser defesas antiherbivoria (CORRÊA, 2007). A presença de compostos fenólicos em plantas de restinga tem sido negativamente relacionada com a herbivoria (SILVA; MEDEIROS, 2005) e o alto teor de nitrogênio foliar influenciou na preferência alimentar dos herbívoros. Estes altos teores de nitrogênio foliar podem ocorrer devido às condições abióticas estressantes da restinga, corroborando a Hipótese do Estresse Vegetal (HEV; WHITE, 1984) (OLIVEIRA; CORTEZ, 2005).

Na restinga do Parque Estadual do Acaraí (PEA), em São Francisco do Sul, ocorrem 319 espécies distribuídas ao longo de toda a restinga, sendo 244 espécies exclusivas de uma das quatro formações vegetais (MELO JR.; BOEGER, 2015). A alta diversidade de espécies evidencia que ocorrem variações abióticas que atuam como filtros ambientais, os quais restringem o conjunto de espécies que podem habitar cada formação vegetal, resultando em um *turnover* entre as comunidades vegetais (MELO JR.; BOEGER, 2015). Por outro lado, três espécies são mais plásticas e podem ajustar suas características morfo-anatômicas de acordo com suas necessidades para a sobrevivência ao longo de todo o gradiente edáfico da restinga deste parque, são elas: *Dodonaea viscosa* Jacq. (Sapindaceae), *Symphopappus casarettoi* B. L. Rob. (Asteraceae) e *Varronia curassavica* Jacq. (Boraginaceae) (MELO JR.; BOEGER, 2016).

Diante do exposto, estas espécies são um bom modelo para testar a influência da condição hídrica, edáfica e lumínica na produção de defesas antiherbivoria. Este estudo pretende responder se: 1) as três espécies ocorrentes em todas as formações vegetais apresentam as mesmas estratégias de defesa antiherbivoria? 2) ocorre variação intraespecífica na produção de defesas antiherbivoria ao longo do gradiente edáfico de restinga? As hipóteses para este estudo são: 1) o ambiente de restinga gera um filtro na produção de defesas, tornando as espécies semelhantes quanto às defesas antiherbivoria; 2) os indivíduos de restinga herbácea são mais protegidos contra a herbivoria quando comparados aos indivíduos de floresta; e 3) as taxas de herbivoria são maiores em floresta, ambiente com maior disponibilidade de nutrientes no solo.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de Estudo: O estudo foi realizado na restinga do Parque Estadual Acaraí (PEA), uma Unidade de Conservação de Proteção Integral localizado no município de São Francisco do Sul, litoral nordeste de Santa Catarina (26 ° 30' S e 40° 37' W) (Fig. 1). O clima é influenciado pela umidade marítima, com temperatura média anual de 21,3°C (EPAGRI, 2014), caracterizado como clima mesotérmico úmido com verão quente (Cfa), segundo Köppen, e precipitação média de 2.372 mm/ano (EPAGRI, 2014). Estima-se que a restinga do parque seja contínua por 6,7 ha, distribuídas ao longo de 17

km do litoral e ocupando 13% da área do município (FATMA, 2008), caracterizada pela presença de formações arenosas, vegetação de restinga, florestas de terras baixas e submontana, várzeas e manguezais, além de todo o complexo hidrológico do rio Acaraí, rio Perequê e lagoa do Capivaru (FATMA, 2008). Por sua alta diversidade (MELO JR.; BOEGER, 2015) e importância ecológica, é classificada como de prioridade alta no Projeto de Conservação e Utilização Sustentável da Diversidade Biológica Brasileira (PROBIO, 2003).

A cobertura vegetal do PEA é caracterizada, predominantemente, por vegetação de restinga estruturada em quatro comunidades distintas e distribuídas ao longo de um gradiente edáfico. A restinga herbácea (Rh), composta por plantas psamófilas e halófitas, ocorre sobre Neossolo Quartzarênico com baixa capacidade de retenção de água e nutrientes no solo e baixa fertilidade. A restinga arbustiva (Ra) é formada por um denso mosaico de arbustos entre 0,5 e 1,5 m sobre Espodossolo Ferrihumilúvico de natureza não hidromórfica e com baixa fertilidade. A restinga arbustivo-arbórea (Raa) é composta por arbustos e árvores entre 2 e 5 m de altura, com condições edáficas semelhantes a Ra. A floresta de transição (Ft) é caracterizada por um estrato arbóreo contínuo entre 15 e 20 metros de altura sobre Espodossolo Ferrihumilúvico + Organossolo Hálico de natureza hidromórfica (MELO JR.; BOEGER, 2015). O gradiente edáfico apresenta baixo teor de matéria orgânica e baixa retenção de água nas formações mais próximas ao mar com níveis crescentes desses fatores em direção à floresta. A disponibilidade de luz diminui no sentido mar-continente devido ao adensamento do dossel da floresta aumentando os níveis de sombreamento sobre as plantas (MELO JR.; BOEGER, 2015).

Metodologia - Variáveis ambientais: Para a análise das condições nutricionais do solo, dez medidas de espessura da serapilheira utilizando régua milimetrada e dez amostras de solo à uma profundidade de 15 cm foram tomadas em cada formação da restinga. Em laboratório, uma fração do solo foi pesada em balança analítica de precisão e, após 72 horas de secagem em estufa a 105°C, foi novamente pesada para estimar a quantidade de água no solo pelo método da umidade gravimétrica (diferença entre massa fresca e seca do solo) (EMBRAPA, 2013).

A partir da homogeneização das dez amostras foi produzida uma amostra composta por formação de restinga destinada a avaliação química do solo por meio das

variáveis de pH, fósforo (P), potássio (K), sódio (Na), magnésio (Mg), acidez potencial (H + Al, íons H⁺ e Al³⁺), soma de bases (SB), capacidade de troca catiônica (CTC), saturação por bases (V) e matéria orgânica (MO) no Laboratório de Análise Química de Solo da EPAGRI/SC de acordo com os métodos descritos em Tedesco *et al.* (1995). A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foi estimada próximo aos indivíduos vegetais estudados (n=100), com auxílio de um “light meter” (LI-250A, LI-COR, Nebraska, USA).

Atributos morfológicos: Para cada espécie, 10 indivíduos foram selecionados em cada formação vegetal. De cada indivíduo, foram coletadas 40 folhas completamente expandidas situadas entre os 3º e 6º nós, no sentido ápice-base. Destas, 20 folhas foram desidratadas em estufa a 60°C até atingir peso constante para análise morfológica. Os atributos morfológicos avaliados foram: massas fresca e seca (g) obtidas por meio pesagem em balança analítica de precisão. As áreas foliares completa, restante e herbivorada (cm²) foram estimadas com a imagem digitalizada em *scanner* de mesa e tratada pelo Software Sigma Pro 5.0 (versão 5.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA). Para estimar a área foliar completa, as folhas herbivoradas coletadas foram coladas em folha sulfite e a lesão deixada pelo herbívoro foi preenchido com pincel atômico preto, refazendo a totalidade da folha. Com os valores da área foliar completa e restante, calculou-se a área foliar herbivorada [área foliar completa - área foliar restante = área foliar herbivorada (cm²)] (GARCÍA-ROBLEDO, 2005). A Área Específica Foliar (AEF) também foi calculada (área foliar restante/massa seca foliar cm².g⁻¹) A espessura foliar (mm) foi medida com paquímetro digital. O conteúdo de água foliar (%) foi obtido pela diferença entre massa fresca e massa seca dividida pela massa fresca x100 (PAIS, 1998).

Atributos anatômicos: Para a preparação de lâminas histológicas, dez folhas de dez indivíduos por formação vegetal, por espécie, foram fixadas em solução FAA 70 (formol, ácido acético e etanol 70%) e posteriormente conservadas em etanol 70% (KRAUS; ARDUIN, 1997). Secções transversais, a partir do terço médio do limbo foliar, foram obtidas com lâmina de barbear, clarificadas em hipoclorito de sódio 10%, coradas com azul toluidina 1% e montadas em água glicerinada 30% (O'BRIEN; MCCULLY, 1981). A espessura do parênquima paliçádico e esponjoso (µm) foram

estimadas pelo software DinoCapture 2.0 utilizando câmera acoplada (DinoEye, AM423X) ao microscópio Olympus. A descrição anatômica das folhas baseou-se em lâminas permanentes obtidas por métodos convencionais de emblocamento em Historesina (Leica®), seccionamento em micrótomo rotativo (Leica® RM2145), corados com Azul de toluidina 1% (FEDER; O'BRIEN, 1968) e montadas com verniz vitral incolor (Acrilex®) (PAIVA *et al.* 2006) a partir de indivíduos de floresta de transição. A densidade de tricomas foi estimada a partir da modelagem com esmalte de unha incolor em ambas as faces epidérmicas das folhas previamente desidratadas (SEGATTO *et al.* 2004). Utilizando-se microscópio de luz e câmera clara acoplada, foi realizada a contagem dos tricomas em vinte campos com área de 1,0 mm², em cinco folhas, de cada indivíduo, para cada espécie. A análise em microscopia eletrônica de varredura (MEV) foi realizada a partir do material conservado em etanol 70%. O material foi desidratado em série etanólica ascendente e seco via ponto crítico com CO₂ em equipamento de Ponto Crítico Bal-Tec, CPD030, Critical Point Dryer. As amostras foram montadas em “stubs” e metalizadas à vácuo com uma película de ouro em equipamento Metalizador Bal-Tec, SCD050, SputterCoater. As observações e as microfotografias foram realizadas em Microscópio Eletrônico de Varredura Tescan Vega3, LMU no Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR.

Atributos histoquímicos: Utilizando cinco folhas frescas de cinco indivíduos, para cada espécie, num total de 25 folhas por formação vegetal, secções transversais do terço médio do limbo foliar foram obtidas à mão livre, com o auxílio de lâmina de barbear. Sobre os cortes foram aplicadas as soluções de Reagente de Dragendorf para compostos alcalóides (JOHANSEN, 1940) e soluções aquosas de Cloreto Férrico 10% para testar a presença de compostos fenólicos (JOHANSEN, 1940) e Vanilina clorídrica 1% para testar a presença de tanino (BURNS, 1971). Floroglucina ácida 2% para testar ligninas e Sudam III 2% (SASS, 1951) para lipídeos.

Qualidade nutricional das folhas: O teor de nitrogênio e carbono foliar foram utilizados como parâmetros de qualidade nutricional do tecido vegetal. Para estimar os teores de nitrogênio e carbono foliar, foram utilizadas cinco folhas de cinco indivíduos, totalizando 25 folhas em cada formação vegetal, para cada espécie. As folhas foram desidratadas a 30°C, moídas em moinho tipo Bola (Oberstein, Fritsch Germany) e peneiradas em granulometria de 0,25mm. Utilizando 20mg deste material foram

montadas cápsulas, as quais foram colocadas em um Analisador de Tecido Vegetal (Vario El III, Elementar). A análise foi realizada por método de combustão (NELSON; SOMMERS, 1996) no Laboratório de Ciências do Solo da UFPR, Curitiba, PR. A relação C:N foi estimada utilizando o teor de carbono dividido pelo teor de nitrogênio.

Taxa de herbivoria: A Taxa de Herbivoria (TH, %) foi obtida pela seguinte fórmula: $TH = AH/AC*100$ (GARCIA-ROBLEDO, 2005; PAIS, 1998). Onde: AH = área herbivorada e AC = área foliar completa.

Análise estatística: As médias e respectivos desvios-padrão para todos os atributos qualitativos estudados das três espécies nas quatro formações de restinga foram calculadas. Após o teste de normalidade dos resíduos, os valores médios foram submetidos à Análise de Variância (ANOVA one-way) e *post hoc* ao teste de Tukey ($p=0,05$) (BORCARD *et al.*, 2011), para a comparação dos atributos avaliados entre as formações vegetais da restinga. Os testes foram realizados com pacote Rcmdr (2, 1-7) e pacotes complementares, em ambiente R (versão 3.1.2) (CRAWLEY, 2007).

RESULTADOS

Fertilidade e disponibilidade hídrica do solo e intensidade luminosa

O solo de Ft apresentou uma composição química marcadamente diferente das demais formações vegetais de restinga (Tab. 1). O pH é neutro, diferindo das outras formações vegetais que são ácidos. A concentração de cálcio e fósforo foi maior em floresta do que nas demais formações vegetais, enquanto que os teores de magnésio e alumínio variaram pouco entre os locais estudados. Os valores de soma de bases, capacidade de troca catiônica e saturação por bases foram semelhantes entre restingas herbácea, arbustiva e arbustivo-arbórea e foram maiores em floresta. A oferta de potássio, sódio, matéria orgânica e a disponibilidade hídrica crescem gradativamente ao longo do gradiente edáfico (Tab. 1).

A intensidade luminosa foi maior em restinga herbácea e floresta, seguido de restinga arbustiva. Na restinga arbustivo-arbórea, ocorreu a menor intensidade luminosa, devido ao adensamento do dossel que recobre as bordas da trilha (Tab. 1).

Descrição anatômica foliar

Dodonaea viscosa - Em vista frontal, epiderme de ambas as faces é formada por células de paredes sinuosas (Fig. 3 e 4). Em secção transversal, as células epidérmicas da face adaxial apresentaram tamanhos variados, com formato que variam de tabular à arredondado. Na face abaxial, a epiderme é formada por células quadradas (Fig. 2). A cutícula recobre ambas as faces da folha, incluindo os tricomas, e apresenta maior espessura sobre as nervuras central e de segunda ordem. Esparsos tricomas tectores unicelulares ocorreram sobre a nervura central, na face adaxial (Fig. 3 e 4). Tricomas glandulares estão distribuídos por todo o limbo foliar. Estômatos anomocíticos ocorrem apenas na face abaxial, sendo a folha hipoestomática (Fig. 4). Os estômatos são protuberantes em relação às células epidérmicas (Fig. 3 e 4). O mesofilo apresenta organização dorsiventral. O parênquima paliçádico é composto por duas camadas celulares, sendo a primeira mais alongada do que a segunda. O parênquima esponjoso é constituído por quatro a seis camadas de células (Fig. 2). Ocorrem drusas no mesofilo. Os feixes vasculares são do tipo colateral. Os feixes de segunda e terceira ordem são circundados por uma bainha parenquimática. Na nervura central, ocorrem quatro ou cinco feixes vasculares, envoltos parcialmente por bainha esclerenquimática. O colênquima é subepidérmico e mais desenvolvido na face abaxial (Fig. 1) (Tab. 6)

Symphyopappus casarettoi - Em vista frontal, ambas as faces da epiderme são formadas por células com paredes sinuosas (Fig. 3 e 4). Em secção transversal, em ambas as faces epidérmicas, a epiderme é unisseriada com células de formato tabular (Fig. 2). As faces adaxial e abaxial são recobertas por cutícula, que é igualmente espessa por toda a lâmina foliar. Estrias epicuticulares estão presentes (Fig. 3 e 4). Ocorrem numerosos estômatos em ambas as faces foliares, caracterizando a folha como anfiestomática (Fig. 3 e 4). Os estômatos estão localizados no mesmo nível das células epidérmicas (Fig. 2). Tricomas glandulares estão distribuídas por toda a folha (Fig. 3 e 4). O mesofilo é do tipo isobilateral, com parênquima paliçádico em ambas as faces formados por duas camadas de células, sendo que no parênquima paliçádico abaxial as células são mais curtas. O parênquima esponjoso é constituído por 3-4 camadas celulares (Fig. 2). Os feixes vasculares são colaterais, sendo que os de segunda ordem são envoltos por esclerenquima e os de terceira ordem são envolvidos por bainha parenquimática. Na maioria dos feixes, ocorrem ductos próximo ao xilema (Fig. 2). O feixe vascular da

nervura central é em forma de arco e apresenta calotas de esclerênquima. Uma extensão da calota de esclerênquima ocorre até a epiderme adaxial. Dois ductos estão presentes próximos ao xilema. O colênquima é subepidérmico em ambas as faces (Fig. 1) (Tab. 6)

Varronia curassavica - Em vista frontal, ambas as faces da epiderme são formadas por células epidérmicas com paredes sinuosas. Os estômatos anomocíticos são protuberantes em relação às células epidérmicas e estão presentes apenas na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Fig. 4). Na face adaxial ocorrem tricomas unicelulares distribuídos igualmente pela lâmina foliar (Fig. 3). Os tricomas glandulares são multicelulares e ocorrem em abundância em ambas as faces da epiderme (Fig. 3 e 4). Os tricomas tectores da face abaxial são longos e unicelulares (Fig. 4). A cutícula é igualmente espessa por toda a lâmina foliar. O mesofilo é dorsiventral, com um parênquima paliçádico formado por uma camada de células bem alongadas, que ocupam mais da metade da espessura do mesofilo. O parênquima esponjoso é constituído por três a cinco camadas celulares. Os feixes vasculares de segunda ordem são colaterais apresentando bainha parenquimática (Fig. 2). Na nervura central, ocorrem sete a dez feixes do tipo colateral, dispostos em forma de arco. O colênquima é subepidérmico em ambas as faces (Fig. 1) (Tab. 6).

Atributos morfo-anatômicos foliares

A maior variação de atributos morfo-anatômicos ocorreu na restinga arbustivo-arbórea para massa seca (*D. viscosa* e *V. curassavica*), área foliar e área específica foliar para *D. viscosa* e *S. casarettoi*. A área herbivorada foi maior em restinga arbustiva para *D. viscosa*, em restinga arbustivo-arbórea para *V. curassavica* e em floresta para *S. casarettoi*. O conteúdo de água foliar foi maior em restinga arbustiva para *D. viscosa* e em restingas herbácea e arbustiva para *S. cassarettoi* e *V. curassavica*. A densidade de tricomas foi maior em restinga herbácea para *D. viscosa*, em ambas as faces da folha e para *V. curassavica* na face adaxial. Em *S. casarettoi*, a maior densidade de tricomas ocorreu em floresta para a face adaxial e restinga arbustiva para a face abaxial. A espessura total foi maior em floresta para *D. viscosa*, em restinga arbustiva para *S. casarettoi* e em restinga arbustivo-arbórea para *V. curassavica*. O parênquima paliçádico foi mais espesso em restinga herbácea e restinga arbustiva para *S. casarettoi* e em restinga arbustiva e floresta para *V. curassavica*. A espessura do parênquima esponjoso apresentou maiores valores médios na floresta para *D. viscosa* e na restinga

herbácea em *V. curassavica*. Os demais atributos não apresentaram variação significativa entre os indivíduos das quatro formações de restinga (Tab. 2).

Análise histoquímica e qualidade nutricional

A análise histoquímica demonstrou que as populações de restinga arbustivo-arbórea e floresta possuem metabólitos secundários distribuídos em mais tecidos foliares. Em *D. viscosa* os compostos fenólicos estavam presentes na epiderme de indivíduos da restinga arbustivo-arbórea e os taninos ocorreram no xilema de indivíduos de restinga arbustivo-arbórea e floresta. Em *S. casarettoi*, os indivíduos de restinga arbustivo-arbórea apresentaram alcalóides e taninos em ambas as faces da epiderme e no parênquima paliçádico. Os fenóis também foram detectados no parênquima paliçádico. Em *V. curassavica*, a presença de compostos secundários no tecido foliar foi similar entre as formações vegetais. A presença de fenóis e taninos foi comum nos feixes vasculares das três espécies, enquanto que alcalóides foram detectados apenas no floema de *D. viscosa* e *S. casarettoi* nas quatro formações vegetais (Tab. 3).

Os teores de nitrogênio foliar não diferiram entre as formações vegetais para *S. casarettoi*. Em *V. curassavica* os teores de nitrogênio foram maiores em floresta e menores em restinga arbustivo-arbórea, enquanto em *D. viscosa* foram maiores em restinga arbustivo-arbórea e menores em floresta. De modo geral as espécies apresentaram altos teores de nitrogênio foliar. A relação C:N não diferiu entre as populações de *S. casarettoi* e *V. curassavica*. Em *D. viscosa* a menor relação C:N foi em restinga arbustivo-arbórea. *Symphyopappus casarettoi* apresentou alta relação C:N quando comparadas as demais espécies (Tab. 4).

Herbivoria

A área foliar herbivorada (Tab. 2) e, conseqüentemente, a Taxa de herbivoria (Tab. 5) não foram proporcionais ao gradiente de fertilidade e disponibilidade hídrica do solo (sentido mar-continente). Em *D. viscosa*, a maior taxa de herbivoria ocorreu na população de Ra. Em *S. casarettoi*, as maiores taxas de herbivoria ocorreram em indivíduos de floresta e restinga herbácea. Padrão inverso foi encontrado em *V. curassavica*, na qual as maiores taxas de herbivoria ocorreram em restingas arbustivo-

arbórea e arbustiva e com menores taxas de herbivoria nos dois ambientes de transição (Restingas herbácea e floresta).

Entretanto, a área herbivorada (Tab. 2) e a taxa de herbivoria (Tab. 5) apresentaram altos valores de desvio-padrão sobre as médias de herbivoria.

DISCUSSÃO

As taxas de herbivoria observadas nas espécies da restinga do PEA, de modo geral, são baixas quando comparadas à taxa de herbivoria em espécies vegetais de Itapojuca, Pernambuco, na qual foram registradas taxas de 20.86% e 18.23%, para *Myrcia bergiana* O. Berg. (Myrtaceae) e *Tetracera breyniana* Schtdl. (Dilleniaceae) respectivamente (CORRÊA 2007), o que representam valores de duas a três vezes superiores ao valor da maior taxa de herbivoria deste estudo. As baixas taxas de herbivoria podem ser reflexo da elevada diversidade vegetal encontrada no PEA (FATMA 2008; MELO JR. E BOEGER 2015) uma vez que a oferta de recursos alimentares disponíveis aos herbívoros folívoros é maior. Outro fator a considerar é a baixa densidade das espécies ao longo do gradiente ambiental (exceto *V. curassavica* em restinga arbustiva e *S. casarettoi* em restinga herbácea) (MELO JR. E BOEGER 2015), o que, segundo a hipótese da aparência, diminui a possibilidade de a espécie ser encontrada pelos herbívoros (FEENY 1976).

As variações nas taxas de herbivoria entre as quatro formações vegetais, para as três espécies parecem estar relacionadas à variação quantitativa dos atributos foliares. Ao contrário do esperado, a produção de defesas não aumentou qualitativamente ou quantitativamente no sentido mar-continente e a taxa de herbivoria não foi maior em floresta, não corroborando a Hipótese da Disponibilidade de Recursos. Para *D. viscosa*, apenas na restinga arbustiva ocorreu uma maior taxa de herbivoria, enquanto que em *S. casarettoi*, a menor taxa de herbivoria foi nas restingas arbustiva e arbustivo-arbórea evidenciando que nestas populações ocorre menor quantidade de defesas ou maior valor nutricional.

De modo geral, as populações de *D. viscosa* e *S. casarettoi* que sofreram menor dano foliar apresentaram atributos semelhantes, como folhas mais espessas, menor AEF, maior distribuição de metabólitos secundários nos tecidos que compõem o mesofilo e menor conteúdo de água e nitrogênio nas folhas. Todos estes atributos foliares já foram descritos na literatura como defesas antiherbivoria que afetam diretamente insetos herbívoros (Pais 1998; Awamack e Leather 2002, Hanley *et al.* 2007, Guerra *et al.* 2010).

Folhas mais espessas podem dificultar a ação de insetos herbívoros (CORRÊA, 2007; HANLEY *et al.*, 2007; GUERRA *et al.*, 2010), como observado em *D. viscosa* e *S. casarettoi* (em floresta e restinga arbustiva respectivamente). O *trade-off* entre espessura e área foliar ocorre em resposta à alta intensidade luminosa ocorrente nestas formações, afim de reduzir a área de transpiração (MELO JR.; BOEGER, 2016).

As condições de baixa fertilidade do solo e alta incidência luminosa influenciam na produção de folhas pequenas com alto valor de massa seca, resultando em valor de AEF reduzido (VENDRAMINI *et al.*, 2002; MELO JR.; BOEGER 2015), sendo esta uma estratégia de economia de recursos, que, secundariamente atua como uma barreira contra herbívoros (AGRAWAL; FISHBEIN, 2006; HANLEY *et al.*, 2007). A AEF reduzida significa um aumento na produção de tecido mecânico em detrimento do tecido fotossintético (VENDRAMINI *et al.*, 2002). As três espécies deste estudo sofreram, de modo geral, menor herbivoria em populações com menor AEF. Entretanto, o efeito da AEF sobre os herbívoros provavelmente é reforçado por outros atributos que são complementares contra a herbivoria. Situação similar foi observada em *Inga edulis* Mart. (Fabaceae) de ambiente florestal (HEERDT; MELO JR., *no prelo*).

Em *D. viscosa* e *S. casarettoi* de restinga arbustiva a AEF reduzida não impediu a ação de herbívoros, provavelmente devido ao maior conteúdo de água e nitrogênio nestes indivíduos. Estudo com quinze espécies tropicais mostrou que os indivíduos com maior conteúdo de água sofreram maior taxa de herbivoria mesmo apresentando uma baixa AEF, evidenciando que a qualidade nutricional do tecido vegetal pode ter maior importância que a dureza da folha para determinadas espécies de herbívoros (POORTER *et al.*, 2004).

Inversamente, os indivíduos de *S. casarettoi* da restinga arbustivo-arbórea, mesmo apresentando maior AEF sofreram menor dano por herbivoria devido ao menor

conteúdo de água, reforçando a hipótese de que teor de água foliar é um atributo importante na escolha do hospedeiro pelo herbívoro. A redução da qualidade nutricional foliar (nitrogênio e água), associada à presença de metabólitos secundários, pode reduzir a ação dos herbívoros (PAIS, 1998; INBAR *et al.*, 2001). Os resultados observados em *S. casarettoi* estudo podem corroborar tal hipótese.

Symphypappus casarettoi apresentou as maiores taxas de herbivoria nos dois extremos do gradiente edáfico da restinga. Tal padrão de herbivoria pode estar relacionado à alta densidade populacional desta espécie em restinga herbácea (MELO JR.; BOEGER, 2015) o que facilita o acesso do herbívoro à planta (FEENY, 1976) enquanto que em floresta a maior taxa de herbivoria pode estar relacionada à maior abundância de herbívoros devido a melhor condição ambiental para a ocorrência de insetos.

Symphypappus casarettoi apresentou baixo teor de N e alta relação C:N quando comparadas às demais espécies. Alta concentração de carbono (>25) em relação ao nitrogênio indica que o mesófilo é composto por uma grande quantidade de tecido mecânico (Boeger *et al.* 2005) e neste sentido compõe uma defesa direta sobre os herbívoros (AWMACK; LEATHER, 2002)

A variação gradativa da taxa de herbivoria em *V. curassavica* entre as formações vegetais parece resultar da AEF reduzida, associada à alta densidade de tricomas glandulares, evidenciado pela menor taxa de herbivoria em restinga herbácea apesar do alto conteúdo de nitrogênio e água nas folhas desta população. A importância de tricomas na defesa antiherbivoria foi demonstrada em experimentos com *Aristolochia californica* Torrey (Aristolochiaceae) e *Liabum mandonii* Sch. Bip. (Asteraceae), nos quais a predação e a oviposição foram negativamente correlacionadas à densidade de tricomas (FORDYCE; AGRAWAL, 2001; MOLINA-MONTENEGRO *et al.*, 2006). Outros estudos demonstraram que a herbivoria é um agente indutor de aumento na densidade de tricomas após a desfolhação artificial ou natural (TRAW; DAWSON, 2002; ABDALA-ROBERTS; PARRA-TABLA, 2005).

Na restinga arbustiva, *V. curassavica* é uma espécie abundante, resultando num provável menor custo de locomoção para os herbívoros (SCHULDT *et al.*, 2010) e, conseqüentemente, favorecendo a herbivoria. Além disso, o menor teor de nitrogênio nesta população pode ter influenciado a alta taxa de herbivoria, pois, embora o alto teor

de nitrogênio aumente a preferência dos herbívoros, plantas com menor teor de nitrogênio podem sofrer altas taxas de herbivoria, no sentido de o herbívoro consumir maior quantidade de tecidos afim de adquirir a quantidade de N suficiente para seu desenvolvimento (GONÇALVES-ALVIM *et al.*, 2011).

Observando as características anatômicas em *V. curassavica*, é importante ressaltar que as menores taxas de herbivoria ocorreram nas populações que apresentaram parênquima paliçádico mais espesso. Devido à disposição em paliçada, e conseqüentemente a compactação deste tecido em relação ao parênquima lacunoso, a folha torna-se mais resistente ao rompimento. A menor aderência entre as células devido à maior quantidade de espaços intercelulares pode facilitar a penetração de patógenos, herbívoros e quebra da lâmina foliar (SILVA *et al.*, 2005). Portanto, a organização isobilateral do mesofilo de *S. casarettoi* pode ter influenciado nas menores taxas de herbivoria nesta espécie. O espessamento do parênquima paliçádico ocorre em função da alta incidência luminosa, conforme observado em *V. curassavica* e *S. casarettoi* no presente estudo.

O espessamento da cutícula pode também ter impedido a ação dos herbívoros (PEETERS, 2002; READ; SANSON, 2003) devido à sua composição química que torna a palatabilidade reduzida deste composto. Este é um atributo comum em plantas sob estresse hídrico, bem como a menor AEF (QUEZADA; GIANOLI, 2006) e possivelmente influenciou nas baixas taxas de herbivoria observadas nestas espécies, quando comparadas com outras (CORRÊA, 2007).

A presença de metabólitos secundários nos tecidos que compõem o mesofilo foi importante na defesa antiherbivoria, como observado nas folhas de *D. viscosa* em restinga arbustiva, onde ocorreu a maior taxa de herbivoria e as folhas possuíam uma menor distribuição de fenóis e taninos. Os taninos apresentam um alto potencial antinutricional e reduzem a palatabilidade após se ligarem com proteínas salivares e de mucosa (CAMPBELL; SEDEROFF, 1996; BHUIYAN *et al.*, 2009).

Em *S. casarettoi*, os fenóis e os alcalóides foram detectados em mais tecidos do mesofilo em restinga arbustivo-arbórea e floresta, podendo ter atuado como defesa em restinga arbustivo-arbórea, onde ocorreu uma menor taxa de herbivoria. No entanto, a ausência de taninos no mesofilo foliar dos indivíduos de restinga herbácea e floresta provavelmente influenciou na maior taxa de herbivoria nestes locais. Os alcalóides

apresentam uma ação secundária nos herbívoros ao interferir no seu sistema nervoso e a ação, enquanto os taninos apresentam ação imediata pelo sabor adstringente (SILVA *et al.*, 2012). Diferente do esperado, nestas espécies, os metabólitos secundários foram detectados em mais tecidos do mesofilo nas populações que estão sob melhores condições nutricionais e hídricas, provavelmente devido ao alto custo de manutenção destes compostos (POORTER *et al.*, 2004).

Em *V. curassavica* os fenóis e alcalóides estavam presentes em mais tecidos do mesofilo nos indivíduos de restinga herbácea, o que associado à alta densidade de tricomas glandulares confere alta proteção contra herbívoros. Nas demais populações de *V. curassavica* os metabolitos estão igualmente distribuídos no mesofilo, assim as altas taxas de herbivoria nestas populações evidenciam a importância dos taninos e alcalóides na defesa contra herbívoros (CORNELL; HAWKINS, 2003).

O conjunto de resultados obtidos sugere que *S. casarettoi* pode ser classificada como “Síndrome da Baixa Qualidade Nutricional” que é caracterizada pela AEF reduzida, alta relação C:N, associada espessura dos parênquimas paliádico, enquanto que *D. viscosa* e *V. curassavica* podem ser denominadas como da “Síndrome da Nutrição e Proteção” caracterizadas por uma alta qualidade nutricional (água e nitrogênio) com investimento em defesas antiherbivoria (folhas espessas e alta densidade de tricomas respectivamente). Embora as espécies apresentem diferentes estratégias de defesa antiherbivoria, os atributos de defesa, de modo geral, convergem em estratégias de economia de recursos, tais como água e carbono. Tais estratégias são influenciada principalmente pelo filtro ambiental fortemente influenciado pela disponibilidade hídrica deste local.

Os altos valores de desvios-padrão na média da área herbivorada nas três espécies estudadas evidenciou que os insetos herbívoros possuem hábito alimentar generalista e apresentam certa tolerância às diferentes estratégias de defesas apresentados por cada espécie vegetal. Pode-se concluir ainda que o valor nutricional do hospedeiro influencia na escolha do hospedeiro pelo herbívoro. A ausência de um padrão de produção de defesas antiherbivoria nas espécies estudadas pode indicar que os mecanismos de defesas estão associados à atributos que são relacionados à carbono e água e ao aumento da proteção química.

AGRADECIMENTOS

À CAPES, pelo bolsa de estudo ao primeiro autor. Aos colegas do Laboratório de Anatomia e Ecologia Vegetal e ao Rodrigo Oszika pela ajuda na obtenção de amostras de campo. Ao professor Dr. Bruno Francisco Sant'Anna-Santos pelo auxílio na produção das lâminas histológicas. Os autores agradecem ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade - Bioma Mata Atlântica - Centro Sul / SC (PPBioMA) pelo apoio. Este trabalho foi apoiado pela FAP / Univille através do processo 6055 ao terceiro co-autor. Ao CNPq pela bolsa produtividade ao segundo autor (processo no. 301971/2013-7).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALA-ROBERTS, L.; PARRA-TABLA, V. Artificial defoliation induces trichome production in the tropical shrub *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica* 37(2): 251-257, 2005.
- AGRAWAL, A. A.; FISHBEIN, M. Plant defense syndromes. *Ecology* 87(7): 132-149, 2006.
- AGRAWAL A. A. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecol. Evol.* 22(2): 103-109, 2006.
- AWMACK, C.S.; LEATHER S. R. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 47:817-844, 2002.
- BOEGE, C.; DIRZO, R. Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpiniaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology* 175: 59–69, 2004.
- BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C.; REISSMANN, C. B. Nutrientes foliares de espécies arbóreas de três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa no sul do Brasil. *Acta Bot. Bras.* 19(1): 167-181, 2005.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. *Numerical ecology with R*. New York: Springer. 319 pp. 2001.
- BHUYIAN, N. H.; SELVARAJ, G.; WEI, Y.; KING, J. Role of lignification in plant defense. *Plant Signaling e Behavior* 4:2, 158-159, 2009.
- BUNRS E. R. Method for estimation of tannin in grain sorghum. *Agronomy Journal*, 63: 511-512, 1971.
- CARMONA, D.; FORNONI, J. Herbivores can select for mixed defensive strategies in plants. *New Phytologist* 197: 574–583, 2013.
- CAMPBELL, M.M.; SEDEROFF, R.R. Variation in Lignin Content and Composition Mechanisms. *Plant Physiol.* 11 (O): 3-13, 1996.
- CIPOLLINI, D.F.; BERGELSON, J. Plant density and nutrient availability constrain constitutive and wound-induced expression of trypsin inhibitors in *Brassica napus*. *Journal of Chemical Ecology* 27(3): 593-610, 2001.
- CLOSE, D.C.; MCARTHUR, C. Rethinking the role of many plant phenolics – protection from photodamage not herbivores? – *Oikos* 99:166–172, 2002.
- COLEY, P. D.; BRYANT, J. P.; CHAPIN, F. S. Resource Availability and Plant Antiherbivore defense. *Science* 230: 895–899, 1985.
- COLEY, P. D. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytol.* 106: 251-263, 1987.

- CORNELL, H. V.; HAWKINS, B. A. Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory. *The American Naturalist* 161: 507–522, 2003.
- CORRÊA, P. Defesas foliares em resposta à herbivoria em espécies lenhosas de restinga, Ipojuca-PE. 54 f. Dissertação (Mestrado em Botânica), Universidade Federal de Pernambuco. 2007.
- CRAINE, J.; BOND, W.; LEE, W.G.; REICH, P.B.; OLLINGER, S. The resource economics of chemical and structural defenses across nitrogen supply gradients. *Oecologia* 137: 547–556, 2003.
- CRAWLEY, M. J. *The R book*. John Wiley e Sons Ltd., Chichester. 2007.
- EMBRAPA. Sistema brasileiro de classificação de solos. 3. ed. EMBRAPA, Brasília. 2013.
- ENDARA, M. J.; WEINHOLD, A.; COX, J.; WIGGINS, N. L.; COLEY, P. D.; KURSAR, T. A. Divergent evolution in anti-herbivore defenses within species complexes at a single Amazonian site. *J. Ecol.* 103:1107–1118, 2015.
- EPAGRI. Dados meteorológicos. Disponível em: <http://www.epagri.sc.gov.br>. 2014.
- FATMA – FUNDAÇÃO DO MEIO AMBIENTE (2008) Plano de manejo do Parque Estadual do Acaraí. Curitiba: FATMA.
- FEDER, N.; O'BRIEN, T. P. Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55(1): 123-142, 1968.
- FEENY, P. P. Plant aparency and chemical defense. *In: Wallace, J.; Mansell, R. L.; Biochemical interacions between plants and insects. Recent Advances in Phytochemistry*, New York: Plenum. 10: 1-40, 1976.
- FINE, P. V. A.; MILLER, Z. J.; MESONES, I.; IRAZUZTA, S.; APPEL, H. M.; STEVENS, M. H. H.; SÄÄKSJÄRVI, I.; SCHULTZ, J. C.; COLEY, P. D. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in amazonian forests. *Ecology* 8(7): 150-162, 2006.
- FORDYCE, J. A.; AGRAWAL; A. A. The role of plant trichomes and cartepillar group size on growth and defence of the pipevine swallowtail *Battus philenor*. *Journal of animal Ecology* 70: 997-1005, 2001.
- FRANCESCHI, V. R.; NAKATA, P. A. Calcium oxalate in plants: Formation and function. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56: 41–71, 2005.
- FURLAN, C.M.; SALATINO, A.; DOMINGOS, M. Leaf contents of nitrogen and phenolic compounds and their bearing with the herbivore damage to *Tibouchina pulchra* Cogn. (Melastomataceae), under the influence of air pollutants from industries of Cubatão, São Paulo. *Revta. Brasil. Bot.* 22(2):317-323, 1999.

GARCIA-ROBLEDO, C. Comparación de dos métodos para medir herbivoría. ¿ Es la herbivoría en el Geotrópico mayor de lo que creemos? *Biologia Tropical* 53: 111-114, 2005.

GIANOLI, E.; MOLINA-MONTENEGRO, M. A.; BECERRA, J. Interactive Effects of Leaf Damage, Light Intensity and Support Availability on Chemical Defenses and Morphology of a Twining Vine. *J Chemical Ecology* 33: 95-103, 2007.

GONÇALVES-ALVIN, S. J.; LANA, T. C.; RANIERI, B. D.; FERNANDES, G. W. Test of hypotheses about herbivory and chemical defences of *Qualea parviflora* (Vochyaceae) in Brazilian cerrado. *Revista Brasil. Bot.* 34: 223-230, 2011.

GUERRA, P. C.; BECERRA, J.; GIANOLI, E. Explaining differential herbivory in sun and shade: the case of *Aristotelia chilensis* saplings. *Arthropod-plant Interactions* 4: 229-235, 2010.

HANLEY, M. E.; LAMONT, B. B.; FAIRBANK, M. M.; RAFFERTY, C. M. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defense. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 157–178, 2007.

HEERDT, S. T.; MELO JR., J.C. F. Estratégias de defesa e nível de herbivoria entre estratos da copa de *Inga edulis* Mart. (Fabaceae) em ambiente florestal. *Acta Biologica Venezuelana*. No prelo.

INBAR, M.; DOOSTDAR, H.; MAYER, R. T. Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *OIKOS* 94: 228–235, 2001.

JOHANSEN, D. A. *Plant microtechnique*. New York: McGraw- Hill. 523 pp. 1940.

KORICHEVA, J.; NYKÄNEN, H.; GIANOLI, E. Meta-analysis of Trade-offs among Plant Antiherbivore Defenses: Are Plants Jacks-of-All-Trades, Masters of All? *The American Naturalist* v. 163(4):E64 – E65, 2004.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Edur, Seropédica. 465pp. 1997.

MCGUIRE, R.; AGRAWAL, A. A. Trade-offs between the shade-avoidance response and plant resistance to herbivores? Test With mutante *Cucumis sativus*. *Functional ecology* 19: 1025-1031, 2005. Doi:

MELO JR., J. C. F.; BOEGER, M. R. T. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaraí, Estado de Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea* 42:207–232, 2015.

MELO JR., J. C. F.; BOGER, M. R. T. Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from *restinga* in southern Brazil. *Acta biol. Colomb.* 21(1): 51-62, 2016.

MOLINA-MONTENEGRO, M. A.; ÁVILA, P.; HURTADO, R.; VALVIDIA, A. I.; GIANOLI, E. Leaf trichome density may explain herbivory patterns of *Actinote* sp.

(Lepidoptera: Acraeidae) on *Liabum mandonii* (Asteraceae) in a montane humid forest (Nor Yungas, Bolivia). *Acta Oecologica* 30: 147-150, 2006.

MUTIKAINEN P, WALLS M, OVASKA J, KEINÄNEN M, JULKUNEN-TIITO R, VAPAAVUORI E. Herbivore resistance in *Betula pendula*: effect of fertilization, defoliation, and plant genotype. *Ecology* 81: 49-65, 2000.

NAKATA PA. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Science* 164: 901- 909, 2003.

NELSON DW, SOMMERS LE. Total carbon, organic carbon and organic matter. *In: Methods of Soil Analysis Part 3. Chemical Methods-SSSA Book Series n° 5.* Madison: Soil Science Society of America and American Society of Agronomy, p. 963-1010, 1996.

O'BRIEN TP, MCCULLY ME. The study of plant structure principles and selected methods. Termarcarphi Pty, Melbourne, 1981.

OLIVEIRA JAB, CORTEZ JSA. Herbivoria em *Dalbergia ecastophyllum* na restinga de Pernambuco. *Natureza on line* 13(4): 151-154, 2015.

PAIS MP. Valor nutritivo e investimento em defesas em folhas de *Didymopanax viscosum* E. March. e sua relação com a herbivoria em três fisionomias do cerrado. 106 f. Dissertação. Faculdade de Filosofia, ciências e letras de Ribeirão Preto, 1998.

PAIVA JGA *et al.* Verniz vitral incolor 500: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica* 20(2):257-264, 2006.

PEETERS PJ. Correlations between leaf constituent levels and the densities of herbivorous insect guilds in an Australian forest. *Austral Ecology* 27:658 – 671, 2002.

POORTER L, PLASSCHE MV, WILLEMS S, BOOT RGA. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biol.* 6: 1-9, 2004.

PROBIO. Áreas prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira. Brasília: MMA, 2003.

QUEZADA IM, GIANOLI E. Simulated herbivory limits phenotypic responses to drought in convolvulus *Demissus choisy* (convolvulaceae). *Polish Journal of Ecology* 3: 499-503, 2006.

READ J E SANSON GD. Characterizing sclerophylly: The mechanical properties of a diverse range of leaf types. *New Phytologist* 160: 81 – 99, 2003.

SASS JE (1951) Botanical microtechnique. 3. Ed, Iowa: State Press.

SCHULDT A, BARUFFOL M, BÖHNKE M, BRUELHEIDE H, HÄRDITTE W, LANG AC, NADROWSKI K, VON OHEIMB G, VOIGT W, ZHOU H, ASSUMANN T. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology* 98, 917–926, 2010.

SEGATTO FB, BISOGNIN DA, BENEDETTI M, COSTA LC, RAMPELOTTO MV, NICOLOSO FT. Técnica para o estudo da anatomia da epiderme foliar de batata. *Ciência Rural*, v. 34, n. 5, p. 1597-1601, 2004.

SILVA NDS, SILVA HDS, MARCKS E, ANDRADE G, SOUSA JR. Fatores anti-nutricionais em plantas forrageiras. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável* 7(4): 01-07, 2012.

SILVA LM, ALQUINI Y, CAVALLET VJ. Inter-relações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. *Acta bot. bras.* 19(1): 183-194, 2005.

SILVA LDSAB, MEDEIROS JD. Herbivoria em *Psidium cattleianum* Sab. (Myrtaceae). *Insula*, n. 34, p. 83-94, 2005.

TATTINI M, GRAVANO E, PINELLI P, MULINACCI N, ROMANI A. Flavonoids accumulate in leaves and glandular trichomes of *Phillyria latifolia* exposed to excess solar radiation. *New Phytologist* 148: 69-77, 2000.

TEDESCO MJ, GIANELLO C, BISSANI CA, BOHNEN H, VOLKWEISS SJ. Análise de solo, plantas e outros materiais. 2.ed. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 147p. (Boletim Técnico, 5), 1995.

TRAW MB, DAWSON TE. Differential Induction of Trichomes by Three Herbivores of Black Mustard. *Oecologia* 131(4): 526-532, 2002.

TREUTTER D. Significance of Flavonoids in Plant Resistance and Enhancement of Their Biosynthesis. *Plant Biol.* 7: 581-591, 2005.

TURLEY N. Evolution of mixed strategies of plant defense against herbivores. *New Phytologist* 197: 359-361, 2013.

VENDRAMINI F, DÍAZ S, GURVICH DE, WILSON PJ, THOMPSON, HODGSON JG. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* 154: 147-157, 2002.

WAR AR, PAULRAJ MG, AHMAD T, BUHROO AA, HUSSAIN B, IGNACIMUTHU S, SHARMA HC. Mechanisms of Plant Defense against Insect Herbivores. *Plant Signaling and Behavior* 7:10, 1306-1320, 2012.

WHITE TC. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 93-105, 1984.

TABELAS E FIGURAS

TABELA 1. VALORES MÉDIOS DOS ATRIBUTOS NUTRICIONAIS DO SOLO, SALINIDADE (N=10) E INTENSIDADE LUMINOSA (N=100) NAS QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA DO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. LEGENDA: RESTINGA HERBÁCEA (RH), RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA), FLORESTA DE TRANSIÇÃO (FT), SB= SOMA DE BASES, CTC= CAPACIDADE DE TROCA CATIÔNICA, V= SATURAÇÃO POR BASES, MO= MATÉRIA ORGÂNICA.

Atributos do solo	Formações vegetais			
	Rh	Ra	Raa	Ft
Ph	5.5	5.3	5.3	7.6
P (mg/dm ³)	15.8	11.2	1.1	195.6
K (cmolc/dm ³)	12.0	26.00	28.00	44.00
Ca (cmolc/dm ³)	0.3	0.3	0.2	6.7
Mg (cmolc/dm ³)	0.1	0.4	0.2	0.2
H + Al (cmolc/dm ³)	1.1	1.5	1.1	0.8
SB (cmolc/dm ³)	0.43	0.95	0.46	6.99
CTC (cmolc/dm ³)	1.53	2.45	1.56	7.79
V (%)	28.09	38.61	29.81	89.74
MO (g/dm ³)	0.1	0.6	0.5	3.6
Na (mg/dm ³)	12	20	18	100
Umidade gravimétrica (%)	1	7	12	21
Espessura da serapilheira (cm)	0.1	2.4	3.7	7.9
Intensidade luminosa ($\mu\text{mol.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$)	1506.94 \pm 15.89	1068.28 \pm 55.30	841.7 \pm 26.66	1451.86 \pm 21.75

TABELA 2. VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DOS ATRIBUTOS MORFO-ANATÔMICOS FOLIARES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NAS QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA DO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. LEGENDA: RESTINGA HERBÁCEA (RH), RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA), FLORESTA DE TRANSIÇÃO (FT), AEF= ÁREA ESPECÍFICA FOLIAR (ÁREA FOLIAR/MASSA SECA). * REPRESENTA DIFERENÇA ESTATISTICAMENTE SIGNIFICATIVA PELO TESTE DE TUKEY ($P \leq 0.05$).

Espécies/ atributos morfológicos	Formações vegetais				F
	Rh	Ra	Raa	Ft	
<i>D. viscosa</i>					
Massa seca (g)	0.09 ± 0.03b	0.10 ± 0.03b	0.11 ± 0.05a	0.09 ± 0.03b	* 12.53
Área foliar (cm ²)	10.26 ± 2.65c	11.27 ± 4.43b	14.20 ± 3.22a	9.71 ± 2.80c	* 71.03
AEF (cm ² /g)	109.90 ± 71.84b	104 ± 20.94b	133.17 ± 65.76a	106.47 ± 16.62b	* 13.99
Área herbivorada (cm ²)	0.31 ± 0.52b	0.95 ± 1.58a	0.25 ± 0.62b	0.13 ± 0.33b	* 30.91
Espessura foliar total (mm)	0.12 ± 0.02ab	0.12 ± 0.02b	0.10 ± 0.05c	0.13 ± 0.02 ^a	* 22.87
Espessura do Parênquima paliçádico (µm)	106.36 ± 13.59a	103.13 ± 23.71a	105.14 ± 22.63a	134.88 ± 16.98a	58.6
Espessura do Parênquima esponjoso (µm)	118.58 ± 15.42b	98.28 ± 26.11c	96.90 ± 18.60c	126.04 ± 13.48a	* 58.91
Densidade de tricomas na face adaxial (n/cm ²)	154.4 ± 46.73a	129.6 ± 27.93b	107.2 ± 39.94bc	90.04 ± 28.93c	* 77.69
Densidade de tricomas na face abaxial (n/cm ²)	179.2 ± 62.04a	140.8 ± 18.69b	120.00 ± 22.36bc	96.00 ± 46.18c	* 12.81
Conteúdo de água (%)	66.92 ± 6.28c	80.12 ± 4.35a	67.65 ± 7.02c	72.55 ± 6.31b	* 33.89
<i>S. casarettoi</i>					
Massa seca (g)	0.05 ± 0.011 ab	0.05 ± 0.01b	0.05 ± 0.02a	0.05 ± 0.02ab	* 3.437
Área foliar (cm ²)	4.90 ± 1.21b	4.30 ± 1.29c	5.70 ± 1.34a	5.41 ± 1.51 ^a	* 75.18
AEF (cm ² /g)	85.41 ± 19.06bc	79.47 ± 13.08c	106.29 ± 66.46a	90.05 ± 18.83b	* 19.95
Área herbivorada (cm ²)	0.32 ± 0.52 ^a	0.19 ± 0.14b	0.18 ± 0.30b	0.36 ± 0.57 ^a	* 9.75
Espessura foliar total (mm)	0.08 ± 0.03b	0.11 ± 0.02a	0.08 ± 0.02b	0.09 ± 0.03b	* 42.73
Espessura do Parênquima paliçádico superior (µm)	200.10 ± 38.44a	198.8 ± 31.54a	180.32 ± 18.64b	183.15 ± 31.15b	* 10.64
<i>Continua</i>					

“Continuação tabela 2”

Espécies/ atributos morfológicos	Formações vegetais				F
	Rh	Ra	Raa	Ft	
<i>S. casarettoi</i>					
Espessura do Parênquima paliçádico inferior (μm)	116.83 \pm 19.16a	110.15 \pm 18.52a	100.49 \pm 18.24b	114.39 \pm 25.51a	* 12.23
Espessura do Parênquima esponjoso (μm)	81.17 \pm 30.68c	92.78 \pm 30.68b	101.21 \pm 15.77ab	106.30 \pm 19.90a	* 19.08
Densidade de tricomas na face adaxial (n/cm ²)	120.8 \pm 46.36c	172.8 \pm 43.54b	196.0 \pm 58.87ab	227.2 \pm 60.51a	*18.01
Densidade de tricomas na face abaxial (n/cm ²)	176.00 \pm 61.91b	235.2 \pm 109.12a	170.4 \pm 63.01b	205.80 \pm 59.52ab	* 3.824
Conteúdo de água (%)	78.76 \pm 4.17 ^a	80.12 \pm 4.15a	73.69 \pm 10.13b	75.53 \pm 9.34b	* 30.74
<i>V. curassavica</i>					
Massa seca (g)	0.12 \pm 0.07c	0.16 \pm 0.04b	0.21 \pm 0.06 a	0.15 \pm 0.06b	* 67.17
Área foliar (cm ²)	7.57 \pm 2.66c	13.48 \pm 3.05b	14.95 \pm 4.53a	13.27 \pm 4.56b	* 146.1
AEF (cm ² /g)	67.19 \pm 44.35b	78.53 \pm 13.63a	66.98 \pm 16.34b	84.05 \pm 25.85a	* 19.05
Área herbivorada (cm ²)	0.16 \pm 0.33c	0.71 \pm 1.10ab	0.95 \pm 1.17a	0.54 \pm 1.24b	* 22.85
Espessura foliar total (mm)	0.13 \pm 0.07bc	0.12 \pm 0.06c	0.17 \pm 0.04a	0.14 \pm 0.04b	* 30.58
Espessura do Parênquima paliçádico (μm)	121.26 \pm 24.78a	103.08 \pm 32.66b	104.21 \pm 18.26b	115.14 \pm 23.89a	* 11.98
Espessura do Parênquima esponjoso (μm)	88.63 \pm 24.54a	80.78 \pm 23.36b	60.31 \pm 17.23d	68.69 \pm 21.29c	* 33.38
Densidade de tricomas glandulares na face adaxial (n/cm ²)	1096.00 \pm 105.25a	629.6 \pm 325.88b	485.6 \pm 219.81b	578.4 \pm 373.62b	* 16.18
Densidade de tricomas tectores na face adaxial (n/cm ²)	296.00 \pm 85.44a	356.8 \pm 154.77a	376.80 \pm 156.59a	196.80 \pm 104.51b	* 9.803
Densidade de tricomas na face abaxial (n/cm ²)	**	**	**	**	**
Conteúdo de água (%)	76.07 \pm 11.00a	78.97 \pm 3.84a	69.96 \pm 6.28b	69.95 \pm 9.07b	* 63.58

** Face abaxial totalmente coberta por tricomas glandulares e tectores, sem possibilidade de contagem (fig.4, c, f, i, l).

“Continuação tabela 3”

Compostos	Teste	Coloração	Formação	Espécie	Tecido/Estrutura								
					Epiderme			Parênquima			Feixe Vascular		
					Adaxial	Abaxial	Colênquima	Paliçádico	Lacunoso	Floema	Xilema	Fibras	Tricoma glandular
			Ra	<i>D. viscosa</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	*
				<i>S. casarettoi</i>	-	-	-	+	-	+	-	-	*
				<i>V. curassavica</i>	+	-	+	-	-	+	+	*	-
			Raa	<i>D. viscosa</i>	-	-	+	-	-	+	+	-	*
				<i>S. casarettoi</i>	+	-	-	+	-	+	-	-	*
				<i>V. curassavica</i>	+	-	+	-	-	+	+	*	-
			Ft	<i>D. viscosa</i>	-	-	+	-	-	+	+	-	*
				<i>S. casarettoi</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	*
				<i>V. curassavica</i>	+	-	+	-	-	+	+	*	-

TABELA 4. TEORES DE NITROGÊNIO FOLIAR (G.KG⁻¹) E RELAÇÃO C/N (G.KG⁻¹) DAS ESPÉCIES ESTUDADAS EM QUATROS FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA, NO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. (N=25). LEGENDA: RESTINGA HERBÁCEA (RH), RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA), FLORESTA DE TRANSIÇÃO (FT). *REPRESENTA DIFERENÇA ESTATISTICAMENTE SIGNIFICATIVA, POR TESTE DE TUKEY ($P \leq 0.05$).

Espécies	Atributo	Formações vegetais				Estatística <i>F</i>
		Rh	Ra	Raa	Ft	
<i>D. viscosa</i>	N	22.94 ± 2.47b	23.42 ± 2.43ab	29.03 ± 4.92a	21.63 ± 2.61b	4.967 *
	Relação C/N	21.34 ± 1.36a	20.30 ± 2.40ab	16.66 ± 2.95b	21.99 ± 3.07a	4.387*
<i>S. casarettoi</i>	N	17.14 ± 0.78a	16.61 ± 1.92a	19.36 ± 1.58a	16.82 ± 2.72a	2.264
	Relação C/N	26.08 ± 0.95a	26.99 ± 2.95a	24.42 ± 1.58a	28.58 ± 4.40a	1.923
<i>V. curassavica</i>	N	19.95 ± 1.85ab	18.47 ± 1.53b	22.00 ± 2.52ab	22.44 ± 2.02a	4.19 *
	Relação C/N	22.72 ± 2.40a	23.03 ± 1.16a	20.46 ± 2.57a	19.75 ± 2.19a	2.866

TABELA 5. TAXA DE HERBIVORIA (%) NAS ESPÉCIES ESTUDADAS EM QUATROS FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA, NO PARQUE ESTADUAL ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. LEGENDA: RESTINGA HERBÁCEA (RH), RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA), FLORESTA DE TRANSIÇÃO (FT).

* REPRESENTA DIFERENÇA ESTATISTICAMENTE SIGNIFICATIVA, POR TESTE DE TUKEY ($P \leq 0.05$).

Espécies	Formações vegetais				Estatística <i>F</i>
	Rh	Ra	Raa	Ft	
<i>D. viscosa</i>	2.90 ± 4.69b	7.22 ± 10.77a	1.69 ± 3.84bc	1.34 ± 3.21c	56.816*
<i>S. casarettoi</i>	6.09 ± 7.73ab	4.56 ± 2.91bc	3.25 ± 5.14c	6.68 ± 9.38a	157.6991*
<i>V. curassavica</i>	2.35 ± 4.31b	5.88 ± 9.85a	6.18 ± 6.42a	3.34 ± 6.35b	173.4159*

Taxa de herbivoria= área herbivorada/área foliar * 100

TABELA 6. CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS E HISTOQUÍMICAS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NA RESTINGA DO PARQUE ESTADUAL ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC.

Espécies	Estômatos	Tricomas	Tipos de mesofilo	Tecidos de sustentação	Compostos secundários
<i>Dodonaea viscosa</i>	Hipoestomática, Estômatos anomocíticos protuberantes em relação à epiderme	Esparsos tricomas tectores sobre a nervura central e glandulares por toda a lâmina	Dorsiventral com duas camadas de parênquima paliçádico e seis de parênquima esponjoso	Envolvendo parcialmente o feixe central e de terceira ordem	Fenóis nas duas faces da epiderme em Raa. Floema: Fenóis, alcaloides e taninos. Xilema: Fenóis, alcaloides (Raa) e taninos (Raa/Ft)
<i>Symphopappus casarettoi</i>	Anfiestomática, Estômatos no mesmo nível das células epidérmicas	Tricomas glandulares em ambas as faces da folha	Isobilateral com duas camadas de parênquima paliçádico em cada face e parênquima esponjoso composto por 3-4 camadas.	Envolve os feixes de segunda ordem, e calotas de fibras estão presentes na feixe central	Epiderme: Fenóis, alcaloides (Raa/Ft), taninos (abaxial em Raa). Parênquima Paliçádico: fenóis (Raa/Ft), alcaloides e tanino (Ra/Raa). Parênquima Esponjoso: Fenóis (Ra). Floema: Fenóis, alcaloides e taninos. Xilema: Fenóis
<i>Varronia curassavica</i>	Hipoestomático, Estômatos anomocíticos protuberantes em relação à epiderme	Alta densidade de tricomas glandulares e tectores em ambas as faces. (na face abaxial não foi realizada a contagem).**	Dorsiventral com uma camada de parênquima paliçádico e três de parênquima esponjoso.	Envolve os feixes de segunda ordem.	Epiderme: Fenóis (Rh). Fenóis em Raa adaxial. Lignina (abaxial, exceto em Raa). Alcalóides (rh adaxial. Exceto em Rh abaxial). Taninos na face adaxial. Floema: Fenóis, alcaloides (Ft) e taninos. Xilema: Fenóis, lignina, alcaloides e tanino. Tricoma glandular: Fenóis.

** Face abaxial totalmente coberta por tricomas glandulares e tectores, sem possibilidade de contagem (fig.3, c, f, i, l).

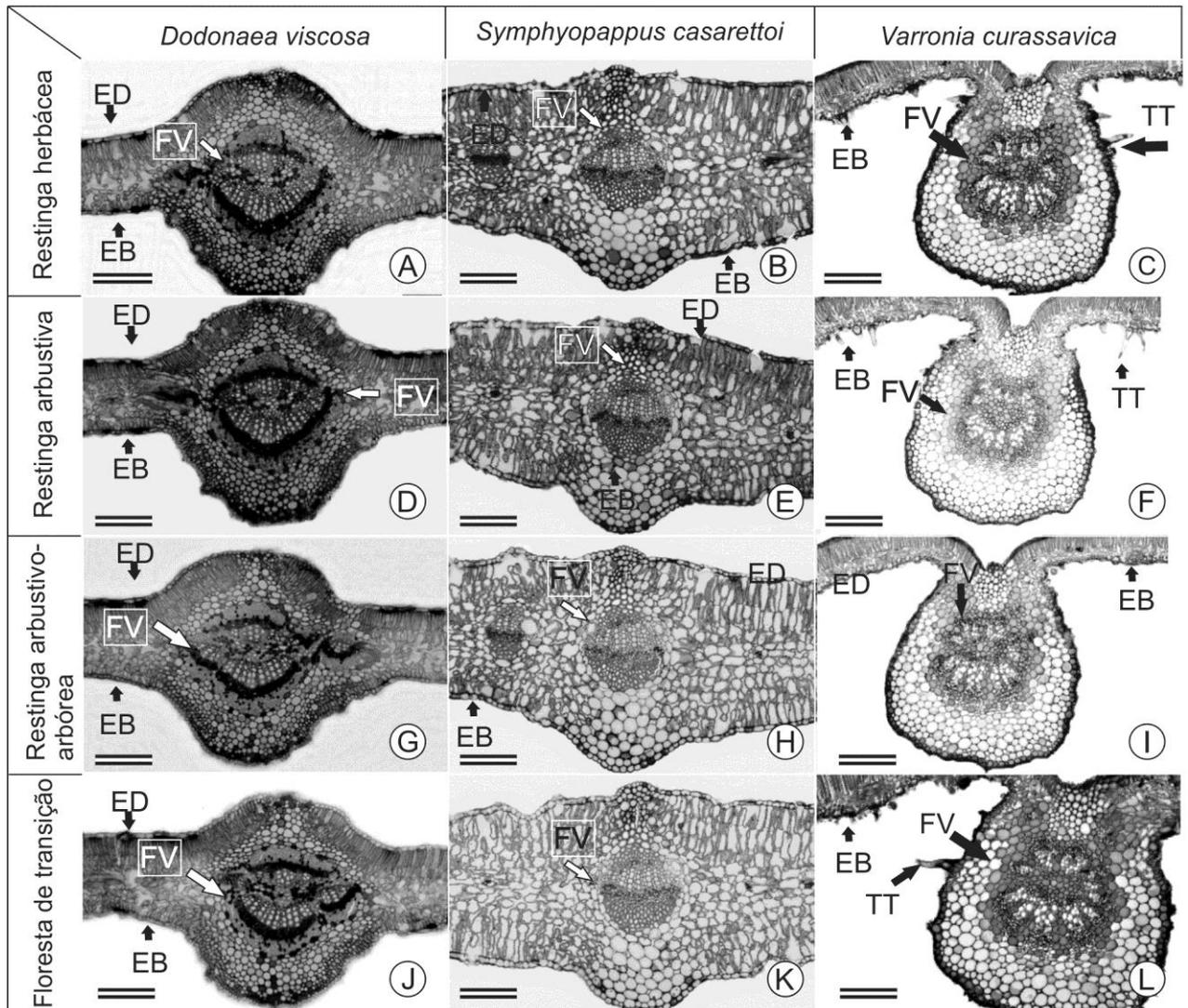


FIGURA 1 – Seção transversal do feixe vascular central de *Dodonaea viscosa*, *Symphyopappus casarettoi* e *Varronia curassavica*, de quatro formações de restinga no Parque Estadual do Acaará, São Francisco do Sul, SC. Legenda: ED – epiderme adaxial, EB - epiderme abaxial, FV– feixe vascular, TT – Tricoma tector. Escala = 120 μ m.

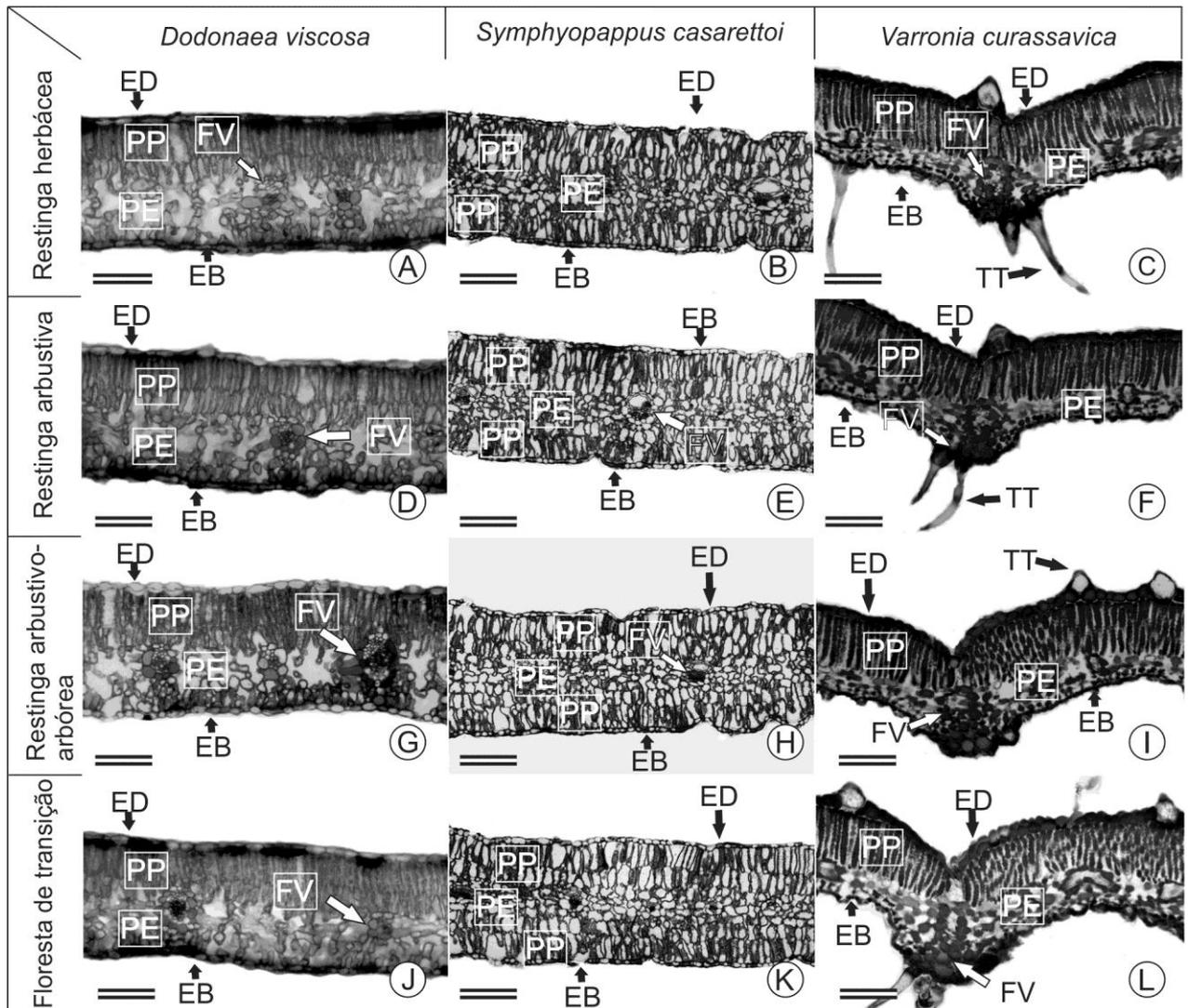


FIGURA 2 – Seção transversal da lâmina foliar de *Dodonaea viscosa*, *Symphyopappus casarettoi* e *Varronia curassavica* de quatro formações de restinga no Parque Estadual do Acaraí, São Francisco do Sul, SC. Legenda: ED – epiderme adaxial, EB epiderme abaxial, PP – parênquima paliçádico, PE – parênquima esponjoso, FV – feixe vascular, TT – Tricoma tector. Escala = 120 µm.

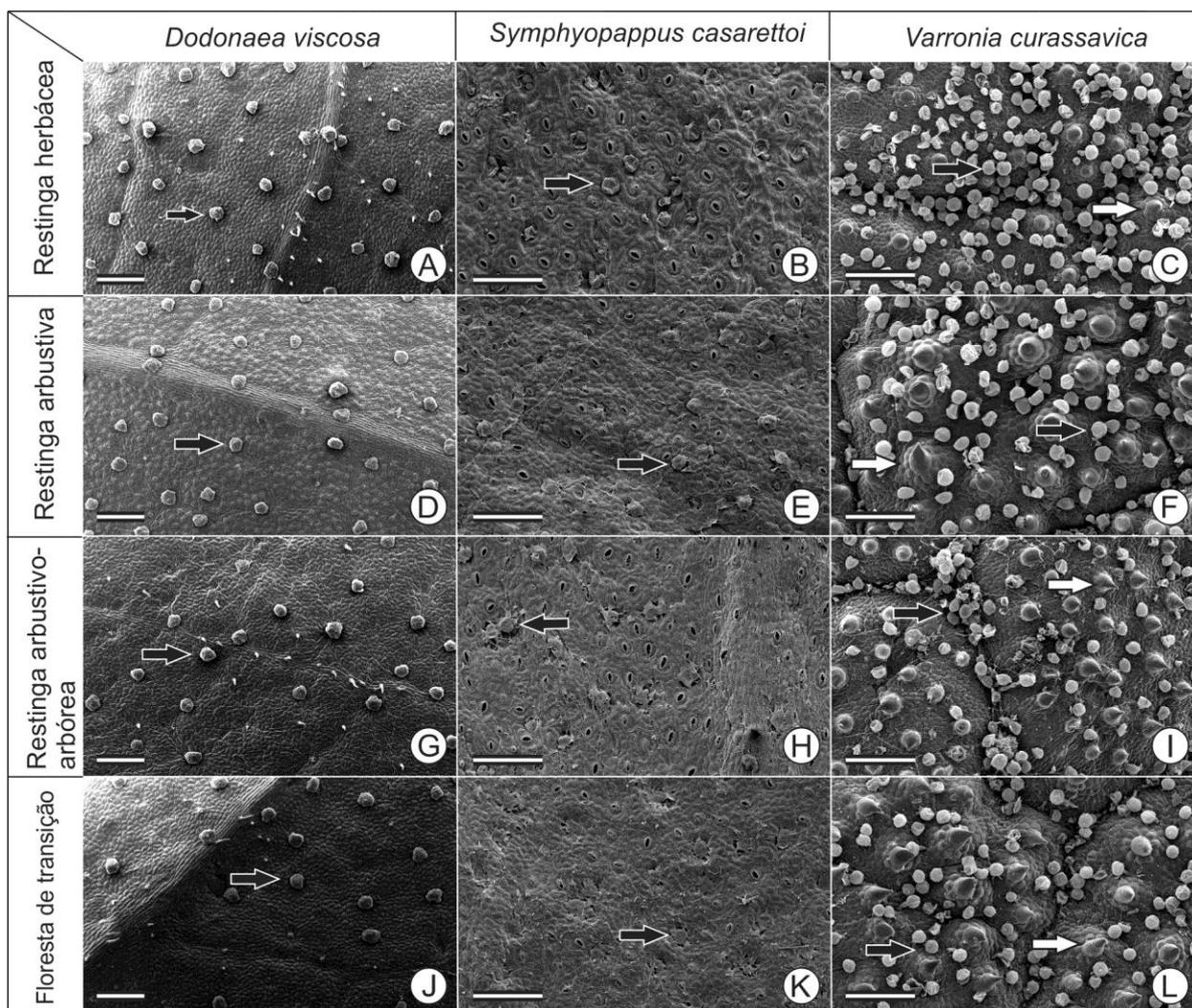


FIGURA 3 – Cobertura de tricomas glandulares (seta preta) e tricomas tectores (seta branca) da face adaxial das folhas de *Dodonaea viscosa*, *Symphyopappus casarettoi* e *Varronia curassavica* nas quatro formações de restinga do Parques Estadual do Acaraí, São Francisco do Sul, SC. Escala = 200 μ m.

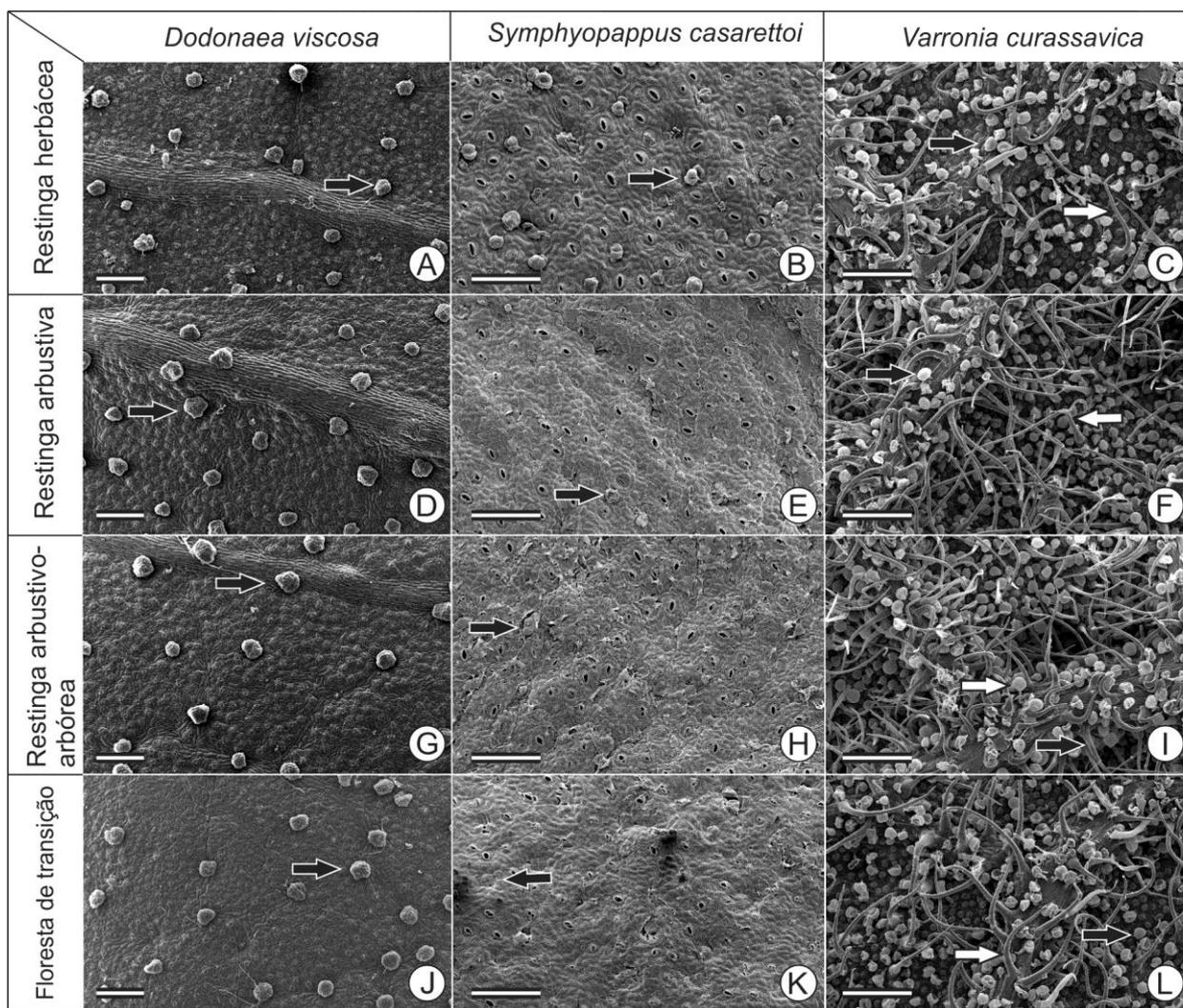


FIGURA 4 – Cobertura de tricomas glandulares (seta preta) e tricomas tectores (seta branca) da face abaxial das folhas de *Dodonaea viscosa*, *Symphyopappus casaretoi* e *Varronia curassavica* nas quatro formações de restinga do Parque Estadual do Acaará, São Francisco do Sul, SC. Escala = 200 μ m.

CAPÍTULO 2

**A DENSIDADE DE GALHAS EM POPULAÇÕES DE *BACCHARIS
LONGIATTENUATA* A.S. OLIVEIRA (ASTERACEAE) SOB DISTINTAS
CONDIÇÕES DE SOLOS É INFLUENCIADA PELO VIGOR DA PLANTA?**

Resumo

As galhas resultam da hiperplasia/hipertrofia celular induzida, de modo geral, por artrópodes, onde o organismo utiliza a planta como alimento e abrigo. Evolutivamente, a ocorrência de galhas deve ter resultado da dificuldade de pequenos organismos sobreviverem em locais com baixa umidade, altas temperaturas e incidência de ventos. A distribuição de galhas sobre as espécies vegetais tem sido investigada em vários aspectos. A Hipótese do Vigor da Planta sugere que plantas mais vigorosas suportam maior densidade de galhas. Este estudo objetivou avaliar qual é o fator que influencia na densidade de galhas em *Baccharis longiattenuata* de restinga. O estudo foi realizado na restinga do Parque Estadual Acaraí – PEA, São Francisco do Sul, SC. Os locais de estudo representam duas formações vegetais distintas regidas pela qualidade edáfica e luminosa. Utilizando 25 folhas de dez indivíduos de cada local, avaliamos peso seco e fresco da folha, área e área específica foliar. Foram contabilizados o número de galhas por folhas e de ácaros por galha. O vigor de cada indivíduo vegetal foi avaliado utilizando altura, DAP, volume da copa, comprimento dos ramos, número de folhas apicais e totais por ramo e teor de N foliar. Os resultados indicaram que a Hipótese do Vigor da Planta pode ser considerada verdadeira para esta espécie no PEA, mas existem outros fatores que influenciam na densidade de acáro em *B. longiattenuata*. O teor de nitrogênio foliar foi igual entre as populações, mas a densidade populacional dos ácaros foi maior em restinga arbustiva. Sugerimos que a AEF pode ser um fator importante na indução de galhas e densidade dos ácaros. Em restinga arbustivo-arbórea o maior valor de AEF favorece a indução de galhas pois as folhas são mais macias e reativas à indução de galhas. Em restinga arbustiva a maior dureza foliar (AEF reduzida) pode influenciar no aumento populacional dentro de cada galha. Os fatores abióticos podem ter influenciado diretamente no padrão encontrado.

Palavras-chave: densidade de galhas; galhas em restinga; herbivoria em restinga; qualidade edáfica; vigor da planta.

Abstract

Galls result by hyperplasia or cell hypertrophy induced generally by arthropod, where the organism uses the plant as food and shelter. Evolutionarily, the occurrence of galls must have occurred because of the difficulty of small organisms surviving in places with low humidity, high temperatures and the incidence of winds. The distribution of galls on plant species has been investigated in several aspects. The Plant Vigor Hypothesis suggests that more vigorous plants support higher density of galls. This study aimed to evaluate what is the factor that influences the density of gall in *Baccharis longiattenuata* of *restinga*. The study was carried out in the *restinga* of the Acaraí State Park - ASP, São Francisco do Sul, SC. The study sites represent two plant formations governed by the edaphic and luminous quality of each site. Using 25 leaves of ten individuals from each site, we evaluated the number of galls per leaf, as well as dry and fresh weight of leaf, area and specific leaf area. Foliar N content was used as the nutritive value of the host. The number of mites was counted in each gall. The vigor of each individual plant was evaluated using height, DAP and crown volume. The results indicated that the Plant Vigor Hypothesis can be considered true for this species in the PEA. The leaf nitrogen content was the same among the populations, but the population density of the mites was higher in shrub *restinga*. We suggest that SLA may be an important factor in gut induction and mite development. In shrub-tree *restinga*, the highest SLA value favors the induction of galls because the leaves are softer. In shrub *restinga* the higher leaf hardness (reduced SLA) may influence the population increase within each leaf. Abiotic factors may have directly influenced the pattern found.

Keywords: Edaphic quality; gall density; gall in *restinga*; herbivory in *restinga*; plant vigor.

INTRODUÇÃO

A evolução da relação herbívoro-planta tem por milhões de anos moldado diferentes interações desde relações generalistas, como os herbívoros de vida livre que utilizam uma ampla gama de plantas como fonte de alimento, até interações específicas como as galhas (FOX 1981). Galhas são células, tecidos ou órgãos patologicamente desenvolvidos por hiperplasia ou hipertrofia celular sob a influência de insetos, fungos, bactérias, nematódeos ou ácaros (MANI 1964, ISAIAS *et al.* 2013).

Esta interação provavelmente surgiu devido à impossibilidade de pequenos organismos ocorrerem em ambientes quentes e com baixa umidade (PRICE *et al.*, 1987). Assim, penetrando no tecido vegetal, o organismo galhador obtém abrigo e alimento para o desenvolvimento de um estágio de vida, ou mesmo de toda vida e futuras gerações, como é o caso dos ácaros (MANI, 1964; PRICE *et al.*, 1987).

As galhas podem ocorrer em caules, raízes, botões florais, ovários, inflorescências, gavinhas e mais comumente nas folhas, principalmente no limbo foliar mas também no pecíolo e nervuras (ARAÚJO *et al.*, 2003; MAIA, 2013). De modo geral, os galhadores mais comuns na natureza são os insetos das ordens Diptera (Cecidomyiidae) e Lepidoptera e, conseqüentemente, são os mais amplamente estudados (MAIA, 2013). Espécies de ácaros fitófagos são considerados pragas agrícolas devido à alta taxa de reprodução destes organismos e, por conseguinte, tem sido amplamente estudados. Os ácaros fitófagos mais conhecidos são das famílias Tenuipalpidae, Tetranychidae e Eriophyidae (MORAES; FLECHTMANN, 1981; GUEDES *et al.*, 2007; DAMASCENO, 2008). Esta última, abriga mais de mil espécies exclusivamente fitófagas e com ciclo de vida relativamente simples (BOCZEK; GRIFFITHS, 1994; FENTON *et al.*, 2000).

Os fatores que afetam a abundância e a distribuição das galhas sobre as comunidades vegetais são estudados a partir de hipóteses que enfatizam aspectos da comunidade onde ocorrem os organismos galhadores e aspectos físicos e populacionais da planta hospedeira, dentre eles o vigor (WHITE, 1974; PRICE, 1991; ESPÍRITO-SANTO *et al.*, 2007). O vigor da planta refere-se ao seu crescimento total ou dos módulos que compõem o seu corpo (PRICE, 1991). De acordo com a Hipótese do Vigor da Planta (HVP) (PRICE, 1991), os indivíduos mais vigorosos suportam um maior número de galhadores, uma vez que apresentam características importantes como maior

aparência, maior oferta de recurso alimentar e de sítios de oviposição, além de apresentarem maior número de folhas novas com tecido ainda reativo para a indução de galhas.

Muitos estudos sobre os padrões de distribuição, abundância e diversidade de galhas têm sido realizados em restingas (MAIA; SOUZA, 2013; RODRIGUES *et al.*, 2014, ARRIOLA *et al.*, 2015, MAIA, 2015; ARRIOLA; MELO, 2016), pois a alta temperatura, frequência de ventos, estresse hídrico e nutricional favorecem essa interação (FERNANDES; PRICE, 1988; PRICE, 1987). A vegetação do Parque Estadual Acaraí (PEA), localizado no município de São Francisco do Sul, é o maior remanescente de restinga do estado de Santa Catarina. Além dos fatores climáticos (temperatura alta e ventos), esta restinga é caracterizada por solos heterogêneos que variam sua fertilidade ao longo de um gradiente e que definem quatro formações vegetais distintas (restinga herbácea, restinga arbustiva, restinga arbustivo-arbórea e floresta de transição). As concentrações de nutrientes e água aumentam gradualmente à medida que se distancia do mar em direção ao interior do continente. Esta variação na disponibilidade de recursos no solo influencia diretamente nas taxas de crescimento das espécies que ali se desenvolvem (MELO JR.; BOEGER 2015).

A espécie selecionada neste estudo foi *Baccharis longiattenuata* A.S. Oliveira (Asteraceae) por possuir interação com um ácaro galhador, ainda não registrada na literatura, e por ser uma espécie distribuída em duas formações vegetais distintas (restingas arbustiva e arbustivo-arbórea). Devido à variação na qualidade edáfica, a população vegetal de restinga arbustivo-arbórea deve apresentar maior vigor que a população de restinga arbustiva, neste sentido, o sistema *Baccharis longiattenuata*-ácaro oferece um bom modelo para testar a HVP.

O presente trabalho objetivou testar a Hipótese do Vigor da Planta (HVP) utilizando o sistema *Baccharis longiattenuata*-ácaro como modelo de estudo. As hipóteses deste estudo são: (i) o vigor de *B. longiattenuata* difere entre as populações de restinga arbustiva e restinga arbustivo-arbórea influenciado pela variação na disponibilidade de nutrientes no solo e luz; (ii) indivíduos mais vigorosos apresentam maior densidade de galhas sobre as folhas; e (iii) o número de ácaros por galha é maior em plantas mais vigorosas.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo

O estudo foi realizado na restinga do Parque Estadual Acaraí (PEA), uma Unidade de Conservação de Preservação Integral localizada na Praia Grande, São Francisco do Sul, litoral norte de Santa Catarina, Brasil (coordenadas de 26°17'S e 48°33'W). Trata-se da maior restinga em extensão no estado, com cobertura vegetal de aproximadamente 6.7 ha. (FATMA, 2008). A restinga do PEA é caracterizada por quatro principais formações: restinga herbácea (Rh) em Neossolo Quartzarênico, restingas arbustiva (Ra) e arbustivo-arbórea (Raa) em Espodossolo Ferrihumilúvico de natureza não hidromórfica e floresta de transição (Ft) em Espodossolo Ferrihumilúvico + Organossolo Háplico de natureza hidromórfica. Essas comunidades são regidas principalmente pela variação na disponibilidade de água e de nutrientes no solo que aumentam gradualmente no sentido mar-interior do continente (MELO JR.; BOEGER, 2015). O estudo foi realizado nas restingas arbustiva e arbustivo-arbórea, ambientes nos quais ocorrem populações naturais de *B. longiattenuata*.

Coleta do material vegetal

Dez indivíduos de cada formação de restinga foram selecionados pelo diâmetro a altura do peito (DAP) > 3,5 cm, e com uma distância mínima de 4 m entre eles. As observações, marcações dos indivíduos e coletas do material vegetal ocorreram no período de um mês, durante a primavera. Em campo, a altura e o diâmetro do caule de cada indivíduo amostral foram mensurados com auxílio de fita métrica. Foram calculados: o volume da planta, utilizando a fórmula do volume do cone ($V=[(\pi.r^2.h)/3]$); e a área da copa, calculada a partir da fórmula: $A=(\pi.a.b)$, sendo “a” a maior largura da copa da planta e “b” a menor largura (Costa *et al.* 2010).

Foram coletados dez ramos de sol de cada indivíduo amostral. Cada ramo foi medido com régua milimetrada para posteriormente contagem do: número de folhas apicais (nos primeiros 3 cm do ramo no sentido ápice-base) (GONÇALVES-ALVIM *et al.*, 1999); número total de folhas; e o número de folhas com galhas para avaliar a proporção de folhas parasitadas. O número de galhas por folha foi contabilizado para estimar a densidade de galhas por população de *B. longiattenuata*. O número de galhas

por ramo foi dividido pelo número de folhas apicais para retirar o efeito da maior disponibilidade de recursos, conforme sugerido por Faria e Fernandes (2001).

Vigor da planta

Os atributos de crescimento geral da planta (altura, DAP, volume da planta e área da copa) (WILLIAMS; CRONIN, 2004) e o crescimento modular, representado pelo comprimento médio dos ramos, produção de folhas apicais (GONÇALVES-ALVIM *et al.*, 1999) e teor de nitrogênio foliar foram definidos como parâmetros de caracterização do vigor da planta (PRICE, 1991) neste estudo.

Análise do material vegetal

Dez folhas sadias de cada ramo foram desidratadas em estufa a 60° C até obter massa constante. A massa seca foliar (g) foi estimada em balança analítica de precisão e a área foliar (cm²) foi calculada a partir de imagem digitalizada em *scanner* de mesa e tratada pelo Software Sigma Pro 5.0 (versão 5.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA). A Área Específica Foliar (AEF) foi calculada (área foliar/massa seca foliar, cm².g⁻¹) para estimar o investimento da planta em biomassa. A área foliar ocupada por galhas foi estimada pela subtração da área foliar total pela área foliar restante. Para tanto, 20 folhas galhadas por indivíduo, secas em estufa a 60° C até obter massa constante, tiveram sua área medida utilizando imagem digitalizada em *scanner* de mesa, conforme procedimento citado acima, e posteriormente suas galhas retiradas utilizando lâmina de bisturi para a mensuração da área foliar restante por meio do mesmo procedimento.

A qualidade nutricional do tecido vegetal considerou o teor de nitrogênio como parâmetro. Folhas sadias de cinco indivíduos por formação de restinga foram desidratadas a 30°C, moídas em moinho tipo Bola (Oberstein, Fritsch Germany) e peneiradas em peneira com malha de 0,25mm. Cápsulas de 20mg deste material foram montadas para análise nutricional em Analisador de Tecido Vegetal (Vario El III, Elementar) pelo método de combustão (NELSON; SOMMERS, 1996) no Laboratório de Solos e Engenharia Agrícola da UFPR, Curitiba, Paraná.

A dimensão das galhas foi obtida com auxílio de paquímetro digital a partir de 50 galhas (cinco galhas por indivíduo amostral) previamente fixadas em FAA e preservadas, após 48h, em álcool 70% (KRAUS; ARDUIN, 1997). A contagem do número de ácaros por galha, obtido em microscopia estereoscópica, foi precedida da sua

remoção do interior das galhas com auxílio de agulha de 0,3x5mm após corte paradérmico de 50 galhas coladas em lâmina de vidro com fita dupla face.

A descrição morfológica das galhas foi baseada na proposta de padronização de morfotipos de galhas para o Brasil (Isaias *et al.* 2013). Fotomicrofotografias dos ácaros foram obtidas a partir de galhas recém coletadas em microscopia eletrônica de varredura (MEV; Microscópio Eletrônico de Varredura Tescan Vega3, LMU).

Coleta de dados ambientais

Vinte e cinco amostras de solo foram coletadas nas restingas arbustiva e arbustivo-arbórea à uma profundidade de 15 cm e próximas aos indivíduos amostrais. Em laboratório, metade do solo de cada amostra foi pesada em balança analítica de precisão e, após 72 horas de secagem em estufa a 105°C, foi novamente pesada para obter o conteúdo de água no solo pelo método da umidade gravimétrica (EMBRAPA, 2013). As metades restantes das amostras foram homogeneizadas, formando cinco amostras compostas, as quais foram destinadas à avaliação química, no Laboratório de Análise Química de Solo da EPAGRI/SC, por meio das variáveis de pH, fósforo (P), potássio (K), sódio (Na), magnésio (Mg), acidez potencial (H + Al, íons H⁺ e Al³⁺), soma de bases (SB), capacidade de troca catiônica (CTC), saturação por bases (V) e matéria orgânica (MO) de acordo com o método descrito por Tedesco *et al.* (1995). Dez medidas de espessura da serapilheira foram tomadas com régua milimetrada na proximidade de cada indivíduo amostral, totalizando n=10.

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foi estimada sobre os indivíduos estudados (n=100), com auxílio de um “light meter” (LI-250A, LI-COR, Nebraska, USA).

Análise estatística

Para todos os atributos quantitativos, as médias e os desvios-padrão foram calculados, seguidos do teste de normalidade. As médias dos atributos foram comparadas por Test t de Student (BORCARD *et al.*, 2011) em ambiente R (versão 3.1.2) utilizando o pacote Rcmdr (2, 1-7) e pacotes complementares (CRAWLEY, 2007).

RESULTADOS

Maior vigor foi observado em plantas da restinga arbustivo-arbórea, representado pelos atributos de altura, DAP e volume da planta. A área da copa, o comprimento médio dos ramos e o número de folhas apicais não apresentaram diferenças estatísticas entre as populações de *B. longiattenuata* (Tab. 1).

Os indivíduos de restinga arbustiva apresentaram menor valor de área foliar, maior valor de peso seco e, conseqüentemente, menor AEF (Tab. 1). O teor de Nitrogênio foi alto em ambas as populações de *B. longiattenuata*, no entanto, não houve diferenças estatística entre elas (Tab. 1).

O número total médio de folhas por ramo não diferiu entre as populações, mas a densidade de galhas foi maior em restinga arbustivo-arbórea (Tab. 1). O tamanho das galhas manteve-se similar em ambas as populações de *B. longiattenuata*, mas a densidade de ácaros dentro das galhas foi maior em restinga arbustiva (Tab. 1).

As galhas induzidas por ácaros (Acari: Eriophyidae) em *B. longiattenuata* são caracterizadas pelo morfotipo globóide, glabro, de coloração vermelha em estágios iniciais do desenvolvimento e verde no estágio maduro. As galhas são uniloculares e abrigam em seu interior, em média, 85 ácaros em diferentes estágios de desenvolvimento, incluindo ovos, juvenis e adultos. Ocorrem de forma isolada ou agrupada por toda a superfície adaxial foliar. A galha se abre na superfície por meio de orifício para a migração dos ácaros. As galhas desocupadas senescem resultando em uma lesão na folha (Fig. 1).

Os solos das formações de restinga estudadas são caracterizados como distróficos em função dos baixos valores da capacidade de troca catiônica (CTC) apresentados. As maiores diferenças observadas foram a saturação por bases (V), que foi maior em restinga arbustiva, e a umidade gravimétrica, maior em restinga arbustivo-arbórea. O fósforo (P), cálcio (Ca), magnésio (Mg), sódio (Na), soma de bases (SB) e CTC apresentaram menor variação entre os locais estudados, porém levemente superior em restinga arbustiva. A espessura de serapilheira e teor de potássio (K) foram maiores em restinga arbustivo-arbórea. Ambos os locais apresentaram solos ácidos, mas em Raa a acidez foi mais acentuada, representado pelo maior teor de H+Al e menor valor do

pH. O teor de matéria orgânica (MO) no solo não diferiu entre as formações estudadas (Tab. 2).

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foi maior em restinga arbustiva, conforme o esperado (Tab. 2).

DISCUSSÃO

A variação na oferta de nutrientes e de água no solo, assim como da intensidade luminosa nas formações de restinga influenciaram a alocação de recursos pelas plantas de *B. longiattenuata*, as quais, conseqüentemente, exibiram distintos padrões foliares e de vigor, resultando em diferentes estratégias de interação no sistema hospedeiro-galhador representadas pela densidade de galhas e pelo número de ácaros.

A maior alocação de biomassa nos indivíduos de restinga arbustivo-arbórea foi provavelmente influenciada pela maior disponibilidade hídrica e quantidade de serapilheira acumulada sobre o solo, o que implica em constante disponibilidade de água e ciclagem de nutrientes (MELO JR.; BOEGER, 2016) e favorece o investimento da planta em crescimento. Aliado a isso, o incremento em altura pode ser uma estratégia para alcançar a luz (ALMEIDA *et al.*, 2005), tendo em vista que na formação arbustivo-arbórea há maior sobreposição de copas entre as árvores vizinhas e aumento do nível de sombreamento (MELO JR.; BOEGER, 2015).

Plantas mais vigorosas e com maior densidade de galhas na restinga arbustivo-arbórea corroboram a Hipótese do Vigor da Planta, a qual prediz que módulos ou plantas mais vigorosas abrigam uma maior densidade de galhas (PRICE, 1991). A distribuição diferencial de galhas sobre distintas populações vegetais tem sido entendida como uma tendência à luz da Hipótese do Vigor da Planta, pois plantas mais vigorosas apresentam uma maior oferta de recursos, menor taxa de abscisão foliar e menor teor de metabólitos secundários defensivos (CORNELISSEN *et al.*, 2008).

A maior quantidade de recursos disponíveis para os herbívoros galhadores pode influenciar diretamente na escolha do hospedeiro pelo herbívoro (ARAÚJO *et al.* 2003; ALMEIDA *et al.*, 2008), uma vez que hospedeiros maiores (com mais recurso) são mais facilmente encontrados e possuem maior quantidade de matéria verde disponível para os

herbívoros (FARIA; FERNANDES, 2001). No entanto, as populações estudadas apresentaram a mesma produção média de folhas sugerindo que a maior oferta de tecido vegetal não é o único fator que influencia a densidade de galhas.

Plantas que estão submetidas ao estresse hídrico, nutricional e/ou alta intensidade luminosa, como as plantas de restinga, tendem a investir mais recursos em produção de tecido mecânico em relação ao tecido fotossintético, o que reflete em baixos valores de AEF (VENDRAMINI *et al.*, 2002; READ; SANSON, 2003) e resulta em folhas mais densas/duras quando comparadas às folhas com maiores valores de AEF. De acordo com Fenandes e Price (1988, 1992), folhas com menor AEF (esclerófilas) são preferidas por galhadores, visto que são evitadas por herbívoros de vida livre e por inimigos naturais do próprio galhador, resultando em menor taxa de mortalidade do galhador por predação.

Em oposição, as folhas mais esclerófilas da população de *B. longiattenuata* de restinga arbustiva, resultantes da escassez de água no solo e da alta incidência luminosa, apresentaram menor densidade de galhas, refutando o postulado por Fenandes e Price (1988). Uma possível explicação para isso é que sendo os ácaros organismos diminutos (0.3 a 0.15mm) (LIDNQUIST; OLDFIELD, 1996) devem preferir folhas com tecidos mais macios, facilitando a perfuração do tecido vegetal e indução da galha.

As menores áreas foliares em *B. longiattenuata* de restinga arbustiva parece ser uma estratégia de economia de água e controle da transpiração (BOEGER; GLUZEZAK, 2006; MELO JR.; BOEGER, 2016). Inversamente, o aumento das áreas foliares na restinga arbustivo-arbórea ocorreu em resposta ao sombreamento, afim de aumentar a área de captação de luz e maximizar a produção fotossintética, já que o aporte hídrico é favorável neste local (MELO JR.; BOEGER, 2016). Ambas as estratégias de economia/ maximização do aproveitamento de recursos atuam secundariamente como fatores subjacentes à maior ou menor densidade de galhas.

A indução diferencial de galhas pode variar ainda de acordo com a qualidade nutricional do hospedeiro (KORICHEVA *et al.*, 1998; STILING; MOON, 2005), visto que os galhadores utilizam a planta hospedeira como fonte de alimento por longos períodos, podendo estabelecer várias gerações dentro da mesma galha (NASAREEN; RAMANI, 2014, 2015). No entanto, nas populações de *B. longiattenuata*, o teor de N foliar não variou e pode ser considerado alto para os padrões de florestas tropicais que

se desenvolvem sobre espodossolos (VITOUSEK; SANFORD, 1986; BRITZ *et al.*, 1997; BOEGER *et al.*, 2005; SCHLINDWEIN *et al.*, 2005). De modo geral, foram observadas várias gerações de ácaros dentro das galhas, o que sugere que o teor de nitrogênio no hospedeiro é suficiente para suprir o desenvolvimento deste galhador.

Devido à alta qualidade nutricional dos hospedeiros, associada a maior exposição destes à intensidade luminosa, a elevada densidade de ácaros por galha em *B. longiattenuata* de restinga arbustiva assemelha-se ao encontrado para *Aceria doctersi* sobre as folhas de *Cinnamomum verum* Presl. (Lauraceae) (NASAREEN; RAMANI, 2015) e *Aceria latanae* Cook (Acarina: Eriophyidae) em *Lantana camara* L. (Verbenaceae) (Moura *et al.* 2009). Assim, a luz incidente sobre os indivíduos de *B. longiattenuata* eleva a temperatura foliar e favorece o desempenho reprodutivo dos ácaros, como o demonstrado por Nasareen e Ramani (2014, 2015) em estudo com *Aceria pongamiae* (Keifer, 1966) e *Aceria doctersi* (Nalepa, 1909) (Acari: Eriophyidae).

Outra possível explicação para a maior densidade de ácaros por galha e menor de galhas por folha é que a típica incidência de ventos fortes na restinga arbustiva, associada à alta temperatura, pode tornar este ambiente hostil para o transporte e sobrevivência de ácaros ao ar livre que, devido ao seu tamanho diminuto, podem facilmente sofrer ressecamento levando-os à morte ou mesmo serem levados para longe do seu hospedeiro (LINDQUIST; OLDFIELD, 1996). Portanto, existe maior possibilidade de sobrevivência e reprodução com a permanência do ácaro na mesma galha, do que se o organismo migrar para induzir nova galha.

Em adição, a maior densidade de ácaros por galha na restinga arbustiva pode ter sido influenciada pelos menores valores de AEF. Ou seja, folhas com maior investimento em tecido mecânico tendem a apresentar maior longevidade foliar (Fernandes e Price 1988, 1992), o que resulta em maior tempo de vida das galhas e, conseqüentemente, melhor suporte para um maior número de gerações de ácaros.

Qualitativamente, as galhas não diferiram entre as populações de *B. longiattenuata*. Nos estágios iniciais do desenvolvimento, as galhas apresentaram coloração vermelha, possivelmente devido à produção de antocianina que pode funcionar como sinalizador que indica perigo ou recurso impalatável aos outros herbívoros (LEV-YADUN; GOULD, 2009; KARAGEORGOU; MANETA, 2006). Segundo Inbar *et al.* (2010), o aposematismo na galha, indica que tal estrutura apresenta

alto grau de proteção química, enquanto galhas pouco protegidas quimicamente apresentam coloração críptica (camuflada com a coloração da folha), tal qual as galhas maduras (menos protegidas quimicamente) observadas neste estudo. A variação na coloração ao longo do desenvolvimento da galha ocorre provavelmente porque em estágios iniciais de desenvolvimento foliar os tecidos são mais moles e nutritivos, sendo frequentemente utilizados por herbívoros de vida livre (BOEGE, 2005; CAMARGO, 2007). Portanto, a presença de compostos antocianinas nas galhas confere proteção contra inimigos naturais. Com o amadurecimento das folhas os tecidos tornam-se mais duros, atuando por si só como uma barreira à herbivoria.

CONCLUSÃO

Este estudo evidenciou que as adaptações da planta hospedeiro ao ambiente de desenvolvimento podem alterar a dinâmica da interação *B. longiattenuata*-ácaro. Os dados suportam a Hipótese do Vigor da Planta para o sistema *B. longiattenuata*-ácaro no PEA e confirmam as duas primeiras hipóteses levantadas. A indução de galhas em plantas mais vigorosas parece estar relacionada principalmente ao maior valor de AEF dos indivíduos sob melhores condições hídrica, nutricional e maior nível de sombreamento. A maior densidade populacional de ácaros pode ser reflexo da soma de diferentes fatores bióticos e abióticos, com destaque a incidência de ventos e a alta temperatura em certas formações da restinga, sendo este último fator mais favorável ao sucesso reprodutivo dos ácaros. Embora o teor de nitrogênio apresente-se constante entre as populações, nos indivíduos de restinga arbustiva os ácaros apresentam maior densidade populacional e, neste sentido, é possível inferir que as características físicas foliares e os fatores abióticos exercem grande pressão sobre a densidade dos ácaros galhadores em *B. longiattenuata*.

AGRADECIMENTOS

À CAPES, pelo apoio financeiro ao primeiro autor. Aos colegas do Laboratório de Anatomia e Ecologia Vegetal e ao Rodrigo Oszika pela ajuda na obtenção de amostras de campo. Ao Gustavo Heiden pela determinação da espécies vegetal. Os autores agradecem ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade - Bioma Mata Atlântica - Centro Sul / SC (PPBioMA) pelo apoio. Este trabalho foi apoiado pela FAP / Univille através do processo 6055 terceiro co-autor.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, S. M. Z., SOARES, A. M., CASTRO, E. M., VIEIRA, C. V., GAJEGO, E. B. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. *Ciência Rural* 35(1) 62:68. 2005.
- ALMEIDA, E. C. S.; LUZ, G. R.; MENINO, G. C. O.; OLIVEIRA, M. L.; FAGUNDES, M.; FERNANDES, G. W. IX Simpósio Nacional de Cerrado: Desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócios e recursos naturais. 7pp. 2008.
- ARAÚJO, A. A. A.; CARNEIRO, M. A. A.; FERNANDES, G. W. Efeitos do sexo, do vigor e do tamanho da planta hospedeira sobre a distribuição de insetos indutores de galhas em *Baccharis pseudomyriocephala* Teodoro (Asteraceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47(4): 483-490. 2003.
- ARRIOLA, I. A.; MELO JR., J. C. F. Richness of insect galls on shrub-tree restinga of a coastal plain of southern Brazil. *Acta Biológica Catarinense* 3(2):121-37. 2016.
- ARRIOLA, I. A.; MELO JR., J. C. F.; ISAIAS, R. M. Questioning the environmental stress hypothesis for gall diversity of restinga vegetation on dunes. *Revista de Biología Tropical* 63 (4): 959-970. 2015.
- BOCZEK, J.; GRIFFITHS, D. A. Structure and systematics of eriophyid mites (Acari: Eriophyoidea) and their relationship to host plants. *In: Williams MAJ (ed) Plant galls, systematics association special volume, 49. Calerdon Press, Oxford, pp 119–129. 1994.*
- BOEGE, K. Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia* 143: 117–125. 2005.
- BOEGER, M. R. T.; GLUZEZAK.; R.M. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia* 61:73-82. 2006.
- BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C.; REISSMANN, C. B. Nutrientes foliares de espécies arbóreas de três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa no sul do Brasil. *Acta Bot. Bras.* 19(1): 167-181. 2005.

- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE P. Numerical Ecology With R. New York: Springer, 319 p. 2011,
- BRITEZ, R. M.; REISSMANN, C. B.; SILVA, S. M.; ATHAYDE, S. F.; LIMA, R. X. B.; DE QUADROS, R. M. Chemical characterization of two forests on the coastal plains of the Ilha do Mel, Paraná, Brazil. *Developments in Plants and Soil Sciences* 78: 461-462. 1997.
- CAMARGO, J. M. M. Efeito da aplicação de nitrogênio e silício em plantas de *Pinus taeda* L. (Pinaceae) na performance do pulgão-gigante-do-pinus, *Cinara atlantica* (Wilson, 1919) (Hemiptera:Aphididae). Dissertação de Mestrado, 116 f. 2007.
- CORNELISSEN, T. G.; FERNANDES, G. W.; VASCONCELLOS- NETO, J. Size does matter: Variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis. *Oikos*, Copenhagen 117: 1121-1130. 2008.
- COSTA, F.V.; FAGUNDES, M.; NEVES, F. S. Arquitetura da planta e diversidade de galhas associadas à *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). *Ecologia Austral* 20: 9-17. 2010.
- CRAWLEY, M. J. The R book. John Wiley e Sons Ltd., Chichester. 2007.
- EMBRAPA. Sistema brasileiro de classificação de solos. 3. ed. EMBRAPA, Brasília. 2013.
- DAMASCENO, M. R. A. Ácaros associados à espécies cultivadas na região semi-árida de Minas Gerais. 131 f. Dissertação. Universidade Estadual de Montes Claros. 2008.
- ESPÍRITO-SANTO, M. M.; NEVES, F. S.; ANDRADE-NETO, F. R.; FERNANDES, G. W. Plant architecture and meristem dynamics as the mechanisms determining the diversity of gall-inducing insects. *Oecologia*, 153:353–364. 2007
- FARIA, M. L.; FERNANDES, G. W. Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore. *Ecological Entomology* 26: 37-45. 2001.
- FATMA – FUNDAÇÃO DO MEIO AMBIENTE. Plano de manejo do Parque Estadual do Acaará. Curitiba: FATMA. 2008.
- FERNANDES, G. W.; PRICE, P. W. Biogeographical gradients in galling species richness: tests of hypotheses. *Oecologia* 76: 161 – 167. 1988.

- FERNANDES, G. W.; PRICE, P. W. 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia* 9(1): 14-20
- FENTON, B.; BIRCH, A. N. E.; MALLOCH, G.; LANHAM, P. G.; BRENNAN, R. M. Gall mite molecular phylogeny and its relationship to the evolution of plant host specificity. *Experimental and Applied Acarology* 24, 831–861. 2000.
- FLECHTMANN, C. H. W.; ARANA, M.; CIARROCHI, F.; CHETVERIKOV, P. E. AMRINE JR., J. W. Rediscovery and redescription of two eriophyid mites (Acari, Prostigmata, Eriophyidae) from *Baccharis salicifolia* (Asteraceae), from Argentina with remarks on the eriophyoid coverflap base. *Acarologia* 55(4): 387–396. 2015.
- FOX, L. R. Defense and Dynamics in Plant-Herbivore Systems. *Amer. Zool.*, 21:853-864. 1981
- GONÇALVES-ALVIM, S. J.; FARIA, M. L.; FERNANDES, G. W. Relationships between four neotropical species of galling insects and shoot vigor. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil, Londrina*, v. 28, n. 1, p. 147-155. 1999.
- GUEDES, J. V. C.; NAVIA, D. LOFEGO, A. C.; DEQUECH, S. T. B. Ácaros Associados à Cultura da Soja no Rio Grande do Sul. *Neotropical Entomology* 36(2). 2007.
- INBAR, M.; DOOSTDAR, H.; MAYER, R. T. Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *OIKOS* 94: 228–235. 2001.
- INBAR, M.; IZHAKI, I.; KOPLOVICH, A.; LUPO, I.; SILANIKOVE, N.; GLASSER, T.; GERCHMAN, Y.; PEREVOLOTSKY, A.; LEV-YADUN, S. Why do many galls have conspicuous colors? A new hypothesis. *Arthropod-Plant Interactions* 4:1–6. 2010.
- ISAIAS, R. M. S.; CARNEIRO, R. G. S.; OLIVEIRA, D. C., SANTOS, J. C. Illustrated and Annotated Checklist of Brazilian Gall Morphotypes. *Neotrop Entomol* 42:230–239. 2003. Doi: 10.1007/s13744-013-0115-7
- KORICHEVA, J.; LARSSON, S.; HAUKIOJA, E. Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 195–216. 1998.

- KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal. Seropédica, RJ, Editora Universidade Rural. 194p. 1997.
- LINDQUIST, E. E.; OLDFIELD, G. N. Evolution of Eriophyoid Mites in Relation. *In*: Lindquist EE, Sabelis MW, Bruin J (Editors) Eriophyoid Mites - Their Biology, Natural Enemies and Control. Pp. 277-300. 1996.
- LEV-YADUN, S.; GOULD, K. S. Role of Anthocyanins in Plant defense. *In*: Gould KS *et al* (eds). Anthocyanins, Springer Science. Pp 22-48. 2009.
- MAIA, V. C.; SOUZA, M. C. Insect galls of the xeric vegetation of Ilha do Cabo Frio (Arraial do Cabo, RJ, Brasil). *Biota Neotropica*, 13 (3), 1-12. 2013.
- MAIA, V. C. New state record of *Lopesia grandis* Maia, 2001 (Insecta, Diptera, Cecidomyiidae). *Check List* 11(3): 1621. 2015.
- MANI, M. Ecology of plant galls. W. Junk, The Hague, 434p. 1964
- MELO JR., J. C.F.; BOEGER, M. R. T. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaraí, Estado de Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea* 42: 207–232. 2015.
- MELO JR., J. C. F.; BOGER; M. R.T. Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from *restinga* in southern Brazil. *Acta biol. Colomb.* 21(1): 51-62. 2016. Doi: 10.15446/abc.v21n1.47621
- MORAES, G. J.; FLECHTMANN, C. H. W. Ácaros fito fagos do nordeste do Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.* 16(2):177-186. 1981.
- MOURA, M. Z. D.; SOARES, G. L. G.; ISAIAS, R. M. S. Ontogênese da folha e das galhas induzidas por *Aceria lantanae* Cook (Acarina:Eriophyidae) em *Lantana camara* L. (Verbenaceae). *Revista Brasil. Bot.* 32:(2): 271-282. 2009.
- NASAREEN, P. M. N.; RAMANI, N. Seasonal variation in the population density of the gall mite, *Aceria pongamiae* Keifer 1966 (Acari: Eriophyidae) within the leaf galls of *Pongamia pinnata* (L.). *Journal of Entomology and Zoology Studies* 2 (3): 126-130. 2014.
- NASAREEN, P. M. N.; RAMANI, N. Seasonal Variation in the Population Density of the Gall Mite, *Aceria doctersi* (Nalepa, 1909) (Acari :Eriophyidae) Within the Leaf

Galls of *Cinnamomum verum* (Presl.). International Journal of Science and Research. 2015.

NELSON, D. W.; SOMMERS, L. E. Total carbon, organic carbon and organic matter. In: Methods of Soil Analysis Part 3. Chemical Methods-SSSA Book Series n° 5. Madison: Soil Science Society of America and American Society of Agronomy, p. 963-1010. 1996.

PRICE, P. W.; FERNANDES, G. W.; WARING, G. L. Adaptive nature of galls. Environmental entomology 16(1): 15-24. 1987

PRICE, P. W. The Plant Vigor Hypothesis and Herbivore Attack. Oikos62(2): 244-251. 1991.

READ, J.; SANSON, G. D. Characterizing sclerophylly: the mechanical properties of a diverse range of leaf types. New Phytologist 160 : 81–99. 2003.

SCHLINDWEIN, C. C. D.; FETT-NETO, A. G.; DILLENBURG, L. R. Chemical and Mechanical Changes during Leaf Expansion of Four Woody Species of a Dry Restinga Woodland. Plant Biol. 8: 430–438. 2005.

STILING, P.; MOON, D. C. Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. Oecologia 142: 413–420. 2005.

TEDESCO, M. J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C. A.; BOHNEN, H.; VOLKWEISS, S. J. Análise de solo, plantas e outros materiais. 2.ed. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 147p. (Boletim Técnico, 5). 1995.

VENDRAMINI, F.; DÍAZ, S.; GURVICH, D. E.; WILSON, P. J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J. G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. New Phytologist 154: 147–157. 2002.

VITOUSEK, P. M.; SANFORD JR., R. L. Nutrient cycling in moist tropical forest. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 137-167. 1986.

WHITE, T. C. R. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. Oecologia, Berlin 16: 279-301, 1974. 1974.

WILLIAMS, M. A.; CRONIN, J. T. Response of a Gall-Forming Guild (Hymenoptera: Cynipidae) to Stressed and Vigorous Prairie Roses. Environ. Entom. 33(4):1052-1061. 2004.

TABELAS E FIGURAS

TABELA 1. MÉDIAS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO (\pm) DAS CARACTERÍSTICAS FOLIARES E DE CRESCIMENTO DE *BACCHARIS LONGIATTENUATA* E ATRIBUTOS DE DENSIDADE DE GALHAS E ORGANISMOS GALHADORES NAS RESTINGAS ARBUSTIVA (RA) E ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA) DO PARQUE ESTADUAL ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. OS NÚMEROS EM NEGRITO REPRESENTAM DIFERENÇAS ESTATISTICAMENTE SIGNIFICANTES PELO TESTE T DE STUDENT (A = 0.5).

	Atributos	Formações vegetais	
		Ra	Raa
Vigor da planta	Altura da planta (m)	1.72 \pm 32.93	3.51 \pm 93.50
	DAP (cm)	5.63 \pm 1.55	9.83 \pm 2.45
	Área da copa (cm ²)	10.93 \pm 4.84	21.35 \pm 10.10
	Volume da planta (cm ³)	2.81 \pm 0.81	4.93 \pm 1.29
	Comprimento do ramo (cm)	10.93 \pm 3.23	11.74 \pm 4.46
	Nº. de folhas apicais	11.84 \pm 4.16	11.72 \pm 3.86
	Teor de nitrogênio foliar (g.kg ⁻¹)	16.67 \pm 1.24	17.24 \pm 1.18
Atributos foliares e densidade de galhas	Peso seco foliar (g)	0.02 \pm 0.001	0.01 \pm 0.003
	Área foliar (cm ²)	1.79 \pm 0.47	1.99 \pm 0.58
	AEF (cm ² .g ⁻¹)	85.25 \pm 14.87	102.79 \pm 26.60
	Nº. de folhas apicais com galhas	2.78 \pm 2.72	3.02 \pm 2.50
	Nº. total de folhas no ramo	14.04 \pm 5.54	14.96 \pm 4.98
	Nº. de folhas com galhas	3.64 \pm 3.04	4.50 \pm 3.27
	Folhas com galhas (%)	26	30
	Área foliar com galha (cm ²)	0.19 \pm 0.15	0.32 \pm 0.18
	Nº. absoluto de galhas por folha	2.97 \pm 2.63	4.33 \pm 5.17
	Nº. de galhas/ No. de folhas apicais	0.98 \pm 1.16	1.95 \pm 2.66
	Área da galha (mm ²)	1.46 \pm 0.45	1.58 \pm 0.67
Nº. de ácaros por galha	106.96 \pm 104.69	62.26 \pm 46.51.80	

TABELA 2. VALORES MÉDIOS DOS ATRIBUTOS NUTRICIONAIS DO SOLO, SALINIDADE (N=10) E RADIAÇÃO FOTOSSINTETICAMENTE ATIVA (N=10) NAS DUAS FORMAÇÕES VEGETAIS DE RESTINGA DO PARQUE ESTADUAL DO ACARAÍ, SÃO FRANCISCO DO SUL, SC. LEGENDA: RESTINGA ARBUSTIVA (RA), RESTINGA ARBUSTIVO-ARBÓREA (RAA), SB= SOMA DE BASES, CTC= CAPACIDADE DE TROCA CATIÔNICA, V= SATURAÇÃO POR BASES, MO= MATÉRIA ORGÂNICA, PAR = RADIAÇÃO FOTOSSINTETICAMENTE ATIVA.

Atributos ambientais	Formações de restinga	
	Ra	Raa
pH	4.73	3.53
P (mg/dm ³)	2	1
K (cmolc/dm ³)	26.00	28.00
Na (mg/dm ³)	0.8	0.7
Ca (cmolc/dm ³)	1.03	0.56
Mg (cmolc/dm ³)	0.4	0.2
H + Al (cmolc/dm ³)	1.5	2.16
SB (cmolc/dm ³)	0.95	0.46
CTC (cmolc/dm ³)	30.10	30.47
V (%)	38.61	29.81
MO (g/dm ³)	14.00	14.17
Umidade gravimétrica (%)	7.0	12.0
Serapilheira (cm)	2.4	3.7
PAR (μmol.s ⁻¹ .m ⁻²)	722.24 ± 17.07	524.44 ± 19.52

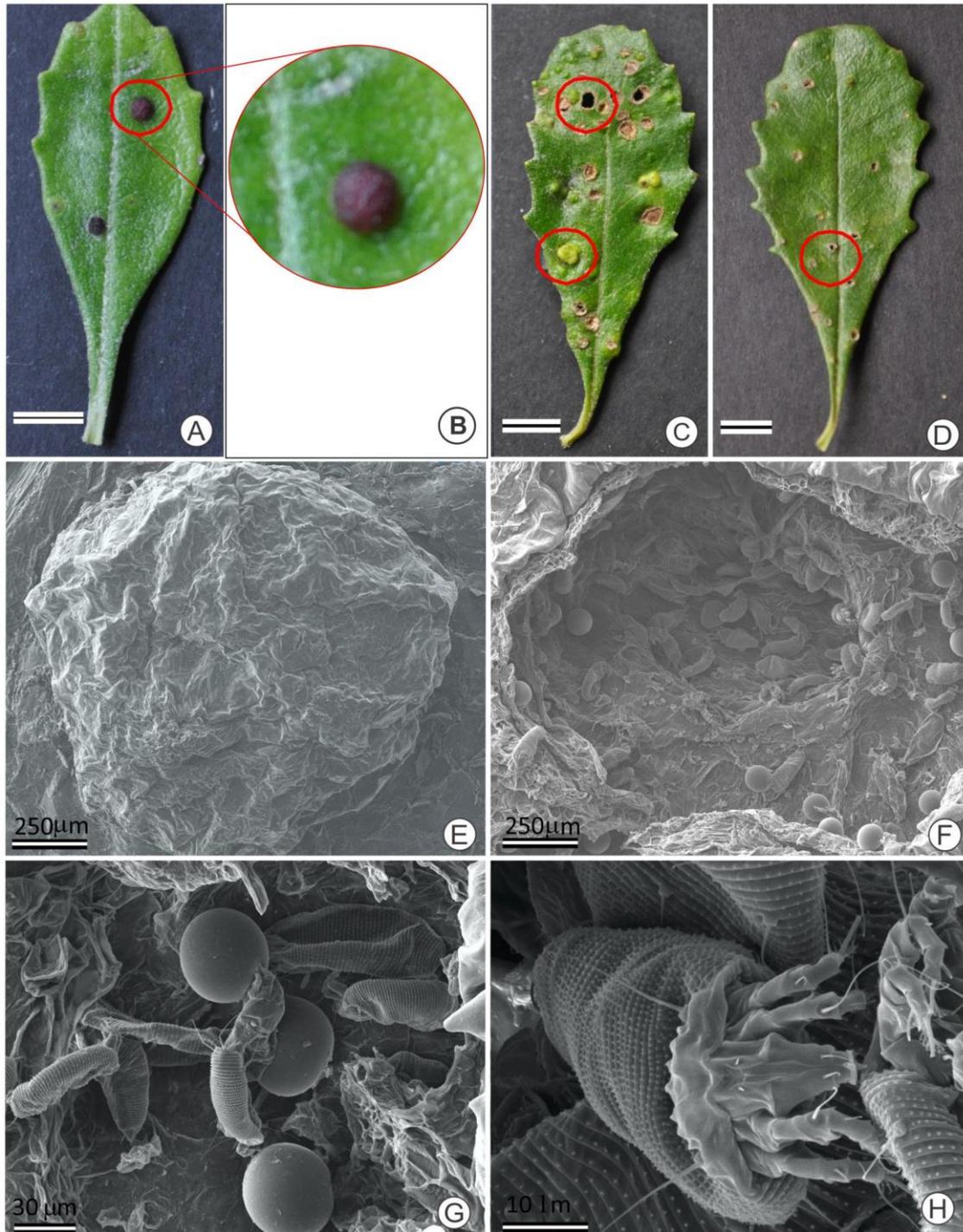


FIGURA 1. Características morfológicas externa e interna da galha sobre a folha de *B. longiattenuata* evidenciando A e B) coloração vermelha em galhas de estágio inicial de desenvolvimento, C) detalhe da galha galhas maduras em aglomerado e lesão deixada após a senescência da galha, e D) lesões na folha após a senescência da galhas E) vista frontal da galha para visualizar formato globóide, F) corte paradérmico sobre a galha para visualização da população de ácaros, G) ácaros e ovos dentro da galha e H) detalhe do ácaro galhador. Barra de A a D= 5000 μm.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

De modo geral, as características de redução de AEF, aumento no teor de água, aumento na densidade de tricomas, maior distribuição de metabólitos secundários, e maior espessamento do parênquima paliçádico são atributos que variam pelas condições de luz e oferta de nutrientes no solo. Tais características ocorrem em ambiente com escassez de recursos, como a restinga, e secundariamente atuam como barreiras antiherbivoria.

As três espécies estudadas apresentaram diferentes estratégias de defesas antiherbivoria, as quais não demonstram um padrão único ao longo do gradiente edáfico e luminoso da restinga. Sugerimos que as espécies apresentaram um conjunto de características que formam diferentes síndromes de defesa. *Symphopppus casarettoi* pode ser caracterizada pela Síndrome da Baixa Qualidade Nutricional, representada pelos menores valores de AEF e menores teores de N e ampla distribuição de metabólitos secundários nos tecidos do mesófilo. Por outro lado, *Varronia curassaica* e *Dodonaea viscosa* podem ser classificadas na síndrome da Nutrição e Defesa, as quais apresentam altos teores de N e alto conteúdo de água nas folhas, mas com baixos valores de AEF e alta densidade de tricomas associados à metabólitos secundários como defesas antiherbivoria.

No segundo capítulo, os indivíduos de *B. longiattenuata* apresentaram diferenças morfológicas e de crescimento entre as populações estudadas. Os indivíduos de restinga arbustivo-arbórea apresentaram um maior vigor geral, influenciados pelo teor de água no solo, e maior densidade de galhas, corroborando a Hipótese do Vigor da Planta.

A AEF, que pode ser alterada pela qualidade edáfica e disponibilidade de luz, parece ser a característica que mais influenciou a densidade de galhas, visto que a folha com maiores valores de AEF apresentaram tecidos mais macios, facilitando assim a perfuração e penetração por ácaros e indução de galhas, conforme observado em indivíduos de restinga arbustivo-arbórea. É importante ressaltar, que características abióticas podem influenciar a distribuição dos herbívoros via qualidade e densidade do hospedeiro, mas também tem influência direta sobre a resistência e locomoção dos herbívoros alterando as dinâmicas de distribuição dos herbívoros.

Em ambos os estudos, a AEF associada ao teor de água e/ou Nitrogênio e aos metabolitos secundários parecem moldar a distribuição de herbívoros. A falta de um único padrão nas defesas/taxas e herbivoria entre *Dodonaea viscosa*, *Symphyopappus casarettoi* e *Varronia curassavica* evidenciou que existem processos coadjuvantes à distribuição dos herbívoros, além da qualidade edáfica.

REFERÊNCIAS GERAIS

- ABDALA-ROBERTS, L.; PARRA-TABLA, V. Artificial defoliation induces trichome production in the tropical shrub *Cnidocolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica* 37(2): 251-257, 2005.
- AGRAWAL A. A. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecol. Evol.* 22(2): 103-109, 2006.
- Agrawal AA (2011) Current trends in the evolutionary ecology of plant defence. *Funct. Ecol.* 25, 420–432.
- AGRAWAL, A. A.; FISHBEIN, M. Plant defense syndromes. *Ecology* 87(7): 132-149, 2006.
- ALMEIDA, E. C. S.; LUZ, G. R.; MENINO, G. C. O.; OLIVEIRA, M. L.; FAGUNDES, M.; FERNANDES, G. W. IX Simpósio Nacional de Cerrado: Desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócios e recursos naturais. 7pp. 2008.
- ALMEIDA, S. M. Z., SOARES, A. M., CASTRO, E. M., VIEIRA, C. V., GAJEGO, E. B. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. *Ciência Rural* 35(1) 62:68. 2005.
- ÂNGELO, A. C., DALMOLIN A. Interações Herbívoro-Planta e suas Implicações para o Controle Biológico: Que tipos de inimigos naturais procurar ? In: Pedrosa-Macedo JH, Dalmolin A, Smith CW (orgs.). *O Araçazeiro: Ecologia e Controle Biológico*. FUFPEF, Curitiba, 71-91 pp. 2007.
- ARAÚJO, A. A. A.; CARNEIRO, M. A. A.; FERNANDES, G. W. Efeitos do sexo, do vigor e do tamanho da planta hospedeira sobre a distribuição de insetos indutores de galhas em *Baccharis pseudomyriocephala* Teodoro (Asteraceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47(4): 483-490. 2003.
- ARRIOLA, I. A.; MELO JR., J. C. F. Richness of insect galls on shrub-tree restinga of a coastal plain of southern Brazil. *Acta Biológica Catarinense* 3(2):121-37. 2016.

- ARRIOLA, I. A.; MELO JR., J. C. F.; ISAIAS, R. M. Questioning the environmental stress hypothesis for gall diversity of restinga vegetation on dunes. *Revista de Biología Tropical* 63 (4): 959-970. 2015.
- AWMACK, C.S.; LEATHER S. R. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 47:817-844, 2002.
- BHUYIAN, N. H.; SELVARAJ, G.; WEI, Y.; KING, J. Role of lignification in plant defense. *Plant Signaling e Behavior* 4:2, 158-159, 2009.
- BIGARELLA J. J. Contribuição ao estudo da planície litorânea do estado do Paraná. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 1:65-110. 2001.
- BOCZEK, J.; GRIFFITHS, D. A. Structure and systematics of eriophyid mites (Acari: Eriophyoidea) and their relationship to host plants. In: Williams MAJ (ed) *Plant galls, systematics association special volume*, 49. Calderon Press, Oxford, pp 119–129. 1994.
- BOECKLEN, W.J., HOFFMANN, M. T. Sex-biased herbivory in *Ephedra trifurca*: the importance of sex-by-environment interactions. *Oecologia* 96: 49-55. 1993.
- BOEGE, K., MARQUIS, R. J. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 20(8):441-448. 2005.
- BOEGE, C.; DIRZO, R. Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpinaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology* 175: 59–69, 2004.
- BOEGE, K. Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia* 143: 117–125. 2005.
- BOEGER, M. R. T.; GLUZEZAK.; R.M. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia* 61:73-82. 2006.
- BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C.; REISSMANN, C. B. Nutrientes foliares de espécies arbóreas de três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa no sul do Brasil. *Acta Bot. Bras.* 19(1): 167-181. 2005.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE P. *Numerical Ecology With R*. New York: Springer, 319 p. 2011,

- BRITEZ, R. M.; REISSMANN, C. B.; SILVA, S. M.; ATHAYDE, S. F.; LIMA, R. X. B.; DE QUADROS, R. M. Chemical characterization of two forests on the coastal plains of the Ilha do Mel, Paraná, Brazil. *Developments in Plants and Soil Sciences* 78: 461-462. 1997.
- BRYANT, J. P., CHAPIN, F. S. III, KLEIN, D. R. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357–368. 1983.
- BUNRS E. R. Method for estimation of tannin in grain sorghum. *Agronomy Journal*, 63: 511-512, 1971.
- CAMARGO, J. M. M. Efeito da aplicação de nitrogênio e silício em plantas de *Pinus taeda* L. (Pinaceae) na performance do pulgão-gigante-do-pinus, *Cinara atlantica* (Wilson, 1919) (Hemiptera:Aphididae). Dissertação de Mestrado, 116 f. 2007.
- CAMPBELL, M.M.; SEDEROFF, R.R. Variation in Lignin Content and Composition Mechanisms. *Plant Physiol.* 11 (O): 3-13, 1996.
- CARMONA, D.; FORNONI, J. Herbivores can select for mixed defensive strategies in plants. *New Phytologist* 197: 574–583, 2013.
- CATES, R., ORIAN, G. Sucessional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56: 410–418. 1975.
- CIPOLLINI, D. F.; BERGELSON, J. Plant density and nutrient availability constrain constitutive and wound-induced expression of trypsin inhibitors in *Brassica napus*. *Journal of Chemical Ecology* 27(3): 593-610, 2001.
- CLOSE, D. C.; MCARTHUR, C. Rethinking the role of many plant phenolics – protection from photodamage not herbivores? – *Oikos* 99:166–172, 2002.
- COLEY, P. D., BARONE J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27:305-335. 1996.
- COLEY, P. D. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytol.* 106: 251-263, 1987.
- COLEY, P. D.; BRYANT, J. P.; CHAPIN, F. S. Resource Availability and Plant Antiherbivore defense. *Science* 230: 895–899, 1985.

- CORNELISSEN, T. G.; FERNANDES, G. W.; VASCONCELLOS- NETO, J. Size does matter: Variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis. *Oikos*, Copenhagen 117: 1121-1130. 2008.
- CORNELL, H. V.; HAWKINS, B. A. Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory. *The American Naturalist* 161: 507–522, 2003.
- CORRÊA, P. Defesas foliares em resposta à herbivoria em espécies lenhosas de restinga, Ipojuca-PE. 54 f. Dissertação (Mestrado em Botânica), Universidade Federal de Pernambuco. 2007.
- COSTA, F.V.; FAGUNDES, M.; NEVES, F. S. Arquitetura da planta e diversidade de galhas associadas à *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). *Ecologia Austral* 20: 9-17. 2010.
- CRAINE, J.; BOND, W.; LEE, W.G.; REICH, P.B.; OLLINGER, S. The resource economics of chemical and structural defenses across nitrogen supply gradients. *Oecologia* 137: 547–556, 2003.
- CRAWLEY, M. Insect Herbivores And Plant Population Dynamics. *Annual Review of Entomology* 34: 531–564. 1989.
- CRAWLEY, M. J. *The R book*. John Wiley e Sons Ltd., Chichester. 2007.
- DAMASCENO, M. R. A. Ácaros associados à espécies cultivadas na região semi-árida de Minas Gerais. 131 f. Dissertação. Universidade Estadual de Montes Claros. 2008.
- EDWARDS, C., READ, J., SANSON, G. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecologia* 123: 158–167. 2000.
- EMBRAPA. Sistema brasileiro de classificação de solos. 3. ed. EMBRAPA, Brasília. 2013.
- ENDARA, M. J., COLEY, P. D. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25(2): 389-398. 2010.
- ENDARA, M. J.; WEINHOLD, A.; COX, J.; WIGGINS, N. L.; COLEY, P. D.; KURSAR, T. A. Divergent evolution in anti-herbivore defenses within species complexes at a single Amazonian site. *J. Ecol.* 103:1107–1118, 2015.
- EPAGRI. 2014. Dados meteorológicos. Disponível em: <http://www.epagri.sc.gov.br>

- ESPÍRITO-SANTO, M. M.; NEVES, F. S.; ANDRADE-NETO, F. R.; FERNANDES, G. W. Plant architecture and meristem dynamics as the mechanisms determining the diversity of gall-inducing insects. *Oecologia*, 153:353–364. 2007
- FARIA, M. L.; FERNANDES, G. W. Vigour of a dioecious shrub and attack by a galling herbivore. *Ecological Entomology* 26: 37-45. 2001.
- FATMA – FUNDAÇÃO DO MEIO AMBIENTE. Plano de manejo do Parque Estadual do Acaará. Curitiba: FATMA. 2008.
- FEDER, N.; O'BRIEN, T. P. Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55(1): 123-142, 1968.
- FEENY, P. P. Plant apparency and chemical defense. In: Wallace, J.; Mansell, R. L.; Biochemical interactions between plants and insects. *Recent Advances in Phytochemistry*, New York: Plenum. 10: 1-40, 1976.
- FENTON, B.; BIRCH, A. N. E.; MALLOCH, G.; LANHAM, P. G.; BRENNAN, R. M. Gall mite molecular phylogeny and its relationship to the evolution of plant host specificity. *Experimental and Applied Acarology* 24, 831–861. 2000.
- FERNANDES, G. W.; PRICE, P. W. Biogeographical gradients in galling species richness: tests of hypotheses. *Oecologia* 76: 161 – 167. 1988.
- FIGUEIREDO, A. C. S., BARROSO, J. M. G. P., PEDRO, L. M. G., ASCENSÃO, L. *Histoquímica e Citoquímica em Plantas: Princípios e Protocolos*. Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Centro de Biotecnologia Vegetal. 80 p. 2005.
- FINE, P. V. A.; MILLER, Z. J.; MESONES, I.; IRAZUZTA, S.; APPEL, H. M.; STEVENS, M. H. H.; SÄÄKSJÄRVI, I.; SCHULTZ, J. C.; COLEY, P. D. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in amazonian forests. *Ecology* 8(7): 150-162, 2006.
- FLECHTMANN, C. H. W.; ARANA, M.; CIARROCHI, F.; CHETVERIKOV, P. E. AMRINE JR., J. W. Rediscovery and redescription of two eriophyid mites (Acari, Prostigmata, Eriophyidae) from *Baccharis salicifolia* (Asteraceae), from Argentina with remarks on the eriophyid coverflap base. *Acarologia* 55(4): 387–396. 2015.

- FORDYCE, J. A.; AGRAWAL; A. A. The role of plant trichomes and cartepillar group size on growth and defence of the pipevine swallowtail *Battus philenor*. *Journal of animal Ecology* 70: 997-1005, 2001.
- FOX, L. R. Defense and Dynamics in Plant-Herbivore Systems. *Amer. Zool.*, 21:853-864. 1981
- FRANCESCHI, V. R.; NAKATA, P. A. Calcium oxalate in plants: Formation and function. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56: 41–71, 2005.
- FURLAN, C.M.; SALATINO, A.; DOMINGOS, M. Leaf contents of nitrogen and phenolic compounds and their bearing with the herbivore damage to *Tibouchina pulchra* Cogn. (Melastomataceae), under the influence of air pollutants from industries of Cubatão, São Paulo. *Revta. Brasil. Bot.* 22(2):317-323, 1999.
- GARCIA-ROBLEDO, C. Comparación de dos métodos para medir herbivoría. ¿ Es la herbivoría en el Geotrópico mayor de lo que creemos? *Biologia Tropical* 53: 111-114, 2005.
- GIANOLI, E.; MOLINA-MONTENEGRO, M. A.; BECERRA, J. Interactive Effects of Leaf Damage, Light Intensity and Support Availability on Chemical Defenses and Morphology of a Twining Vine. *J Chemical Ecology* 33: 95-103, 2007.
- GONÇALVES-ALVIM, S. J.; FARIA, M. L.; FERNANDES, G. W. Relationships between four neotropical species of galling insects and shoot vigor. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil, Londrina*, v. 28, n. 1, p. 147-155. 1999.
- GONÇALVES-ALVIN, S. J.; LANA, T. C.; RANIERI, B. D.; FERNANDES, G. W. Test of hypotheses about herbivory and chemical defences of *Qualea parviflora* (Vochyaceae) in Brazilian cerrado. *Revista Brasil. Bot.* 34: 223-230, 2011.
- GRATANI L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Adv Bot* 313:1–17. 2014.
- GUEDES, J. V. C.; NAVIA, D. LOFEGO, A. C.; DEQUECH, S. T. B. Ácaros Associados à Cultura da Soja no Rio Grande do Sul. *Neotropical Entomology* 36(2). 2007.

- GUERRA, P. C.; BECERRA, J.; GIANOLI, E. Explaining differential herbivory in sun and shade: the case of *Aristotelia chilensis* saplings. *Arthropod-plant Interactions* 4: 229-235, 2010.
- GULLAN, P. J., CRANSTON, P. J. *The insects: An outline of entomology*. London: Chapman e Hall, 491p. 1994.
- HANLEY, M. E.; LAMONT, B. B.; FAIRBANK, M. M.; RAFFERTY, C. M. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defense. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 157–178, 2007.
- HARTMANN T. Plant-derived secondary metabolites as defensive chemicals in herbivorous insects: A case study in chemical ecology. *Planta* 219: 1–4. 2004
- HEERDT, S. T.; MELO JR., J.C. F. Estratégias de defesa e nível de herbivoria entre estratos da copa de *Inga edulis* Mart. (Fabaceae) em ambiente florestal. *Acta Biologica Venezuelana*. No prelo.
- HOWE GA, SCHALLER A. Direct Defenses in Plants and Their Induction by Wounding and Insect Herbivores. In: Schaller, A. *Induced Plant resistance to herbivory* 2. ed. 462 p. 2008.
- IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. *Manual técnico da vegetação brasileira*. São Paulo, 2012
- INBAR, M.; DOOSTDAR, H.; MAYER, R. T. Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *OIKOS* 94: 228–235, 2001.
- IRWIN RE, ADLER LS. Correlations among traits associated with herbivore resistance and pollination: implications for pollination and nectar robbing in a distylous plant. *American Journal of Botany* 93(1): 64–72. 2006.
- ISAIAS, R. M. S.; CARNEIRO, R. G. S.; OLIVEIRA, D. C., SANTOS, J. C. Illustrated and Annotated Checklist of Brazilian Gall Morphotypes. *Neotrop Entomol* 42:230–239. 2003. Doi: 10.1007/s13744-013-0115-7
- JOHANSEN, D. A. *Plant microtechnique*. New York: McGraw- Hill. 523 pp. 1940.

- KABERA JN, SEMANA E, MUSSA AR, HE X. 2014. Plant Secondary Metabolites: Biosynthesis, Classification, Function and Pharmacological Properties. *Journal of Pharmacy and Pharmacology* 2 (2014) 377-392
- KORICHEVA, J.; LARSSON, S.; HAUKIOJA, E. Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 195-216. 1998.
- KORICHEVA, J.; NYKÄNEN, H.; GIANOLI, E. Meta-analysis of Trade-offs among Plant Antiherbivore Defenses: Are Plants Jacks-of-All-Trades, Masters of All? *The American Naturalist* v. 163(4):E64 – E65, 2004.
- KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. *Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal*. Seropédica, RJ, Editora Universidade Rural. 194p. 1997.
- LEV-YADUN, S.; GOULD, K. S. Role of Anthocyanins in Plant defense. In: Gould KS et al (eds). *Anthocyanins*, Springer Science. Pp 22-48. 2009.
- LINDQUIST, E. E.; OLDFIELD, G. N. Evolution of Eriophyoid Mites in Relation. In: Lindquist EE, Sabelis MW, Bruin J (Editors) *Eriophyoid Mites - Their Biology, Natural Enemies and Control*. Pp. 277-300. 1996.
- MAIA VC, MAGENTA MAG. Ocorrência e Caracterização de Galhas de Insetos em Área de Restinga de Bertioga (São Paulo, Brasil)." *Biota Neotropical* 8(1): 167 – 197. 2008.
- MAIA, V. C.; SOUZA, M. C. Insect galls of the xeric vegetation of Ilha do Cabo Frio (Arraial do Cabo, RJ, Brasil). *Biota Neotropica*, 13 (3), 1-12. 2013.
- MAIA, V. C. New state record of *Lopesia grandis* Maia, 2001 (Insecta, Diptera, Cecidomyiidae). *Check List* 11(3): 1621. 2015.
- MAIA VC, CARVALHO-FERNANDES SP. Insect galls of a protected remnant of the Atlantic Forest tableland from Rio de Janeiro State (Brazil). *Revista Brasileira de Entomologia* 60: 40–56. 2016.
- MANI, M. *Ecology of plant galls*. W. Junk, The Hague, 434p. 1964
- MARQUIS RJ. Uma Abordagem geral das defesas das plantas contra a ação de herbívoros. In: Del-Claro K.; Torezan-Silingardi, H. M. *Ecologia das Interações*

Plantas- Animais, uma abordagem ecológica-evolutiva. 1. ed. Rio de Janeiro: Technical Books. 336 p. 2012.

MCGUIRE, R.; AGRAWAL, A. A. Trade-offs between the shade-avoidance response and plant resistance to herbivores? Test With mutante *Cucumis sativus*. *Functional ecology* 19: 1025-1031, 2005. Doi:

MELLO MO, SILVA-FILHO MC. Plant-insect interactions: An evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. *Brasilian Journal of Plant Physiology* 14: 71–81. 2002.

MELO JR., J. C. F.; BOGER, M. R. T. Functional traits of dominant plant species of the brazilian sandy coastal plain. *International Journal of Current Research*, 9(1): 45585 - 45593. 2017.

MELO JR., J. C. F.; BOGER, M. R. T. Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from restinga in southern Brazil. *Acta biol. Colomb.* 21(1): 51-62, 2016.

MELO JR., J. C.F.; BOEGER, M. R. T. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaraí, Estado de Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea* 42: 207–232. 2015.

MELONI, F. Aspectos químicos-ecológicos de *Neea theifera* (Oerst) e *Guapira graciliflora* (Lundell) (Nyctaginaceae) e a comunidade de Arthropoda no cerrado stricto sensu, gleba Pé-de-Gigante, Parque Estadual Vassununga – SP. 161 f. Dissertação (Mestrado), Universidade de São Paulo. 2009.

MILEWSKI AV, YOUNG TP, MADDEN D. Thorns as induced defences: experimental evidence. *Oecologia* 86, 70–75. 1991.

MOLINA-MONTENEGRO, M. A.; ÁVILA, P.; HURTADO, R.; VALVIDIA, A. I.; GIANOLI, E. Leaf trichome density may explain herbivory patterns of *Actinote* sp. (Lepidoptera: Acraeidae) on *Liabum mandonii* (Asteraceae) in a montane humid forest (Nor Yungas, Bolivia). *Acta Oecologica* 30: 147-150, 2006.

MORAES, G. J.; FLECHTMANN, C. H. W. Ácaros fito fagos do nordeste do Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.* 16(2):177-186. 1981.

MOURA, M. Z. D.; SOARES, G. L. G.; ISAIAS, R. M. S. Ontogênese da folha e das galhas induzidas por *Aceria lantanae* Cook (Acarina:Eriophyidae) em *Lantana camara* L. (Verbenaceae). *Revista Brasil. Bot.* 32:(2): 271-282. 2009.

MUTIKAINEN P, WALLS M, OVASKA J, KEINÄNEN M, JULKUNEN-TIITO R, VAPAAVUORI E. Herbivore resistance in *Betula pendula*: effect of fertilizaion, defoliation, and plant genotype. *Ecology* 81: 49-65, 2000.

NAKATA PA. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Science* 164: 901- 909, 2003.

NASAREEN, P. M. N.; RAMANI, N. Seasonal Variation in the Population Density of the Gall Mite, *Aceria doctersi* (Nalepa, 1909) (Acari :Eriophyidae) Within the Leaf Galls of *Cinnamomum verum* (Presl.). *International Journal of Science and Research.* 2015.

NASAREEN, P. M. N.; RAMANI, N. Seasonal variation in the population density of the gall mite, *Aceria pongamiae* Keifer 1966 (Acari: Eriophyidae) within the leaf galls of *Pongamia pinnata* (L.). *Journal of Entomology and Zoology Studies* 2 (3): 126-130. 2014.

NELSON, D. W.; SOMMERS, L. E. Total carbon, organic carbon and organic matter. In: *Methods of Soil Analysis Part 3. Chemical Methods-SSSA Book Series n° 5.* Madison: Soil Science Society of America and American Society of Agronomy, p. 963-1010. 1996.

O'BRIEN, T. P., MCCULLY, M. E. *The study of plant structure principles and selected methods.* Termarcarphi Pty, Melbourne, 1981.

OLIVEIRA DA SILVA, C. Ocorrência de Scolytinae no Ambiente e na Madeira de Cinco Espécies Florestais em Manguezal. 43f. Dissertação (Mestrado). Rio de Janeiro, Seropéica: 2012.

OLIVEIRA, J. A. B.; CORTEZ, J. S. A. Herbivoria em *Dalbergia ecastophyllum* na restinga de Pernambuco. *Natureza on line* 13(4): 151-154, 2015.

PAIS, M. P. Valor nutritivo e investimento em defesas em folhas de *Didymopanax viscosum* E. March. e sua relação com a herbivoria em três fisionomias do cerrado. 106 f. Dissertação. Faculdade de Filosofia, ciências e letras de Ribeirão Preto, 1998.

- PAIVA, J. G. A. et al. Verniz vitral incolor 500: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica* 20(2):257-264, 2006.
- PARÉ P.W. , TUMLINSON J. H. Plant Volatiles as a Defense against Insect Herbivores. *Plant physiology* 121: 325–332. 1999.
- PEETERS, P. J. Correlations between leaf constituent levels and the densities of herbivorous insect guilds in an Australian forest. *Austral Ecology* 27:658 – 671, 2002.
- PINTO-ZEVALLOS D. M., MARTINS C. B. C., PELLEGRINO A. C., ZARBIN P. H. G. Compostos orgânicos voláteis na defesa induzida das plantas contra insetos herbívoros. *Quimica Nova* 36: 1395–1405. 2013.
- POORTER L, PLASSCHE MV, WILLEMS S, BOOT RGA. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biol.* 6: 1-9, 2004.
- PRICE, P. W. The Plant Vigor Hypothesis and Herbivore Attack. *Oikos*62(2): 244-251. 1991.
- PRICE, P. W.; FERNANDES, G. W.; WARING, G. L. Adaptive nature of galls. *Environmental entomology* 16(1): 15-24. 1987
- PROBIO. Áreas prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira. Brasília: MMA, 2003.
- QUEZADA IM, GIANOLI E (2006) Simulated herbivory limits phenotypic responses to drought in *Convolvulus demissus* Choisy (convolvulaceae). *Polish Journal of Ecology* 3: 499-503. 2006.
- RAUTIO P, MARKKOLA A, MARTEL J, TUOMI J, HÄRMÄ E, KUIKKA K, SIITONEN A, RIESCO IL, ROITTO M. Developmental plasticity in birch leaves: defoliation causes a shift from glandular to nonglandular trichomes. *Oikos* 98: 437 – 446. 2002.
- READ, J. E.; SANSON, G. D. Characterizing sclerophylly: the mechanical properties of a diverse range of leaf types. *New Phytologist* 160 : 81–99. 2003.
- SALMINEN JP, KARONEN M. Chemical ecology of tannins and other phenolics: we need a change in approach. 25, 325–338. 2011.
- SASS JE (1951) *Botanical microtechnique*. 3. Ed, Iowa: State Press.

SCARANO, F. R., DUARTE, H. M., RIBEIRO, K. T., RODRIGUES P. J. F. P., BARCELLOS E. M. B. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136: 345 – 364. 2001.

SCHLINDWEIN, C. C. D.; FETT-NETO, A. G.; DILLENBURG, L. R. Chemical and Mechanical Changes during Leaf Expansion of Four Woody Species of a Dry Restinga Woodland. *Plant Biol.* 8: 430–438. 2005.

SCHULDT A, BARUFFOL M, BÖHNKE M, BRUELHEIDE H, HÄRDTLE W, LANG AC, NADROWSKI K, VON OHEIMB G, VOIGT W, ZHOU H, ASSUMANN T. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology* 98, 917–926, 2010.

SEGATTO FB, BISOGNIN DA, BENEDETTI M, COSTA LC, RAMPELOTTO MV, NICOLOSO FT. Técnica para o estudo da anatomia da epiderme foliar de batata. *Ciência Rural*, v. 34, n. 5, p. 1597-1601, 2004.

SILVA GT. Influência do efeito de borda sobre a herbivoria e a composição química de *Miconia cabucu* Hoehne (Melastomataceae) em diferentes estágios de desenvolvimento em um remanescente de floresta ombrófila densa do Parque Estadual da Serra Furada, Orleans, SC. 59 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais), Universidade do extremo sul de Santa Catarina. 2012.

SILVA LDSAB, MEDEIROS JD. Herbivoria em *Psidium cattleianum* Sab. (Myrtaceae). *Insula*, n. 34, p. 83-94, 2005.

SILVA LM, ALQUINI Y, CAVALLET VJ. Inter-relações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. *Acta bot. bras.* 19(1): 183-194, 2005.

SILVA NDS, SILVA HDS, MARCKS E, ANDRADE G, SOUSA JR. Fatores anti-nutricionais em plantas forrageiras. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável* 7(4): 01-07. 2012.

SILVA NDS, SILVA HDS, MARCKS E, ANDRADE G, SOUSA JR. Fatores anti-nutricionais em plantas forrageiras. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável* 7(4): 01-07, 2012.

STILING, P.; MOON, D. C. Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia* 142: 413–420. 2005.

Strauss YS, Zangerl AR. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems, pp. 77-106. In: Herrea, M. C. e Pellmyr, O. eds. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford. 2002

SULTAN S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci.* 5: 537-542. 2000.

TATTINI, M.; GRAVANO, E.; PINELLI, P.; MULINACCI, N.; ROMANI, A. Flavonoids accumulate in leaves and glandular trichomes of *Phillyria latifolia* exposed to excess solar radiation. *New Phytologist* 148: 69-77, 2000.

TEDESCO, M. J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C. A.; BOHNEN, H.; VOLKWEISS, S. J. Análise de solo, plantas e outros materiais. 2.ed. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 147p. (Boletim Técnico, 5). 1995.

TRAW MB, DAWSON TE. Differential Induction of Trichomes by Three Herbivores of Black Mustard. *Oecologia* 131(4): 526-532, 2002.

TREUTTER D. Significance of Flavonoids in Plant Resistance and Enhancement of Their Biosynthesis. *Plant Biol.* 7: 581–591, 2005.

TURLEY N. Evolution of mixed strategies of plant defense against herbivores. *New Phytologist* 197: 359-361, 2013.

VELOSO HP, RANGEL ALR, LIMA JCA. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro, IBGE-DERMA, 124 p. 1991.

VENDRAMINI, F.; DÍAZ, S.; GURVICH, D. E.; WILSON, P. J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J. G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* 154: 147–157. 2002.

VITOUSEK, P. M.; SANFORD JR., R. L. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167. 1986.

WAR, A. R.; PAULRAJ, M. G.; AHMAD, T.; BUHROO, A. A.; HUSSAIN, B.; IGNACIMUTHU, S.; SHARMA, H. C. Mechanisms of Plant Defense against Insect Herbivores. *Plant Signaling e Behavior* 7:10, 1306-1320, 2012.

WARING, G. L.; PRICE, P. W. Plant water stress and gall formation (Cecidomyiidae: *Asphondylia* spp.) on creosote bush. *Ecological Entomology* 15: 87-95. 1990.

WERKER E (2000) Trichome diversity and development. *Advances in Botanical Research* 31: 1–35.

WHITE, T. C. R The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 93-105, 1984.

WHITE, T. C. R The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 93-105.

WHITE, T. C. R. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia, Berlin* 16: 279-301, 1974. 1974.

WILLIAMS, M. A.; CRONIN, J. T. Response of a Gall-Forming Guild (Hymenoptera: Cynipidae) to Stressed and Vigorous Prairie Roses. *Environ. Entom.* 33(4):1052-1061. 2004.

YEATS, T. H.; ROSE, J. K. C. The Formation and Function of Plant Cuticles. *Plant Physiology* 163: 5–20. 2013.

ZAKIR, A. inducible defenses in herbivore-plant interactions: functions mechanisms and manipulations. Introductory Paper at the Faculty of Landscape Planning, Horticulture and Agricultural Science 2: 27pp. 2011.