



Revista Brasileira de Geografia Física

Homepage: <https://periodicos.ufpe.br/revistas/rbgfe>



Plasticidade fenotípica foliar em *Varronia curassavica* Jacq. (Boraginaceae) em resposta à herbivoria simulada

Maiara Matilde-Silva^{1,2,*}, Maria Regina Torres Boeger^{1,+}, João Carlos Ferreira de Melo Júnior^{2,#}

¹Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Caixa Postal 19031, CEP 81531-990, Curitiba, PR, Brasil.

²Departamento de Ciências Biológicas, Universidade da Região de Joinville (UNIVILLE) – Rua Paulo Maschitzki, 10, CEP 89219-710, Joinville, SC, Brasil. ² Programa de Pós-Graduação em Saúde e Meio Ambiente, Laboratório de Morfologia e Ecologia Vegetal.

*mmatilde.eco@gmail.com

+mrtboeger@gmail.com

#joao.melo@univille.br.

Artigo recebido em 09/01/2023 e aceito em 06/06/2023

RESUMO

O processo pelo qual as plantas ajustam seu fenótipo frente às condições abióticas as quais estão submetidas é denominado de plasticidade fenotípica. Na interação planta-herbívoro, pode ocorrer modificações no fenótipo defensivo em resposta ao dano por herbívoros. Embora tal resposta seja amplamente documentada, o efeito de repetidos eventos de herbivoria em diferentes graus ainda é um conhecimento incipiente. Neste estudo, avaliamos se as respostas fenotípicas das defesas são proporcionais à intensidade de dano e se a ausência da herbivoria leva ao relaxamento das defesas. Na espécie arbustiva *Varronia curassavica*, em ambiente natural, aplicamos um experimento de desfolhação, utilizando os seguintes tratamentos: T1: 40% de dano, T2: 80% de dano, TE: plantas isoladas dos herbívoros e controle (C). Os tratamentos de desfolhação foram aplicados três vezes com intervalo de três meses entre eles. Atributos químicos e físicos de defesa e a qualidade nutricional foram mensurados e a porcentagem de folhas danificadas por mastigadores após o experimento quantificada. Os fenótipos dos indivíduos sob herbivoria simulada diferiram do controle. O índice de plasticidade fenotípica mostrou que área foliar, concentração de taninos, conteúdo de água e concentração de nitrogênio foram os atributos mais plásticos. A análise de componentes principais indicou que os tratamentos T1 e T2 foram similares entre si em relação à área foliar e conteúdo de água e dissimilares do C e do TE. *Varronia curassavica* apresentou distintas estratégias de resposta à herbivoria, as quais são multidimensionais e influenciadas pela intensidade do dano.

Palavras-chave: defesa induzida, defesas anti-herbivoria, potencial plástico, restinga, síndromes de defesas

Leaf phenotypic plasticity in *Varronia curassavica* Jacq. (Boraginaceae) in response to simulated herbivory

ABSTRACT

The process by which plants adjust their phenotype to the abiotic conditions to which they are subjected is called phenotypic plasticity. In the plant-herbivore interaction, modifications in defensive phenotype can occur in response to herbivore damage. Although such response is widely documented, the effect of repeated herbivory events in different degrees is still an incipient knowledge. In this study, we evaluated whether phenotypic responses of defenses are proportional to damage intensity and whether the absence of herbivory leads to relaxation of defenses. On the shrub species *Varronia curassavica* in the natural environment, we applied a defoliation experiment using the following treatments: T1: 40% damage, T2: 80% damage, TE: plants isolated from herbivores and control (C). The defoliation treatments were applied three times with a three-month interval between them. Chemical and physical defense attributes and nutritional quality were measured and the percentage of leaves damaged by chewers after the experiment quantified. The phenotypes of individuals under simulated herbivory differed from the control. The phenotypic plasticity index showed that leaf area, tannin concentration, water content, and nitrogen concentration were the most plastic attributes. Principal component analysis indicated that treatments T1 and T2 were similar to each other with respect to leaf area and water content and dissimilar from C and TE. *Varronia curassavica* showed distinct herbivory response strategies, which are multidimensional and influenced by damage intensity.

Keywords: induced defense, anti-herbivory defenses, plastic potential, sandbank, defense syndromes

Introdução

As plantas estão sujeitas à herbivoria por diversos organismos, o que causa a perda do tecido fotossintético, reduz as taxas de recrutamento, crescimento e reprodução das plantas e modifica as interações ecológicas com polinizadores e com outros herbívoros (Downey et al., 2018; Santangelo et al., 2018; Moreira et al., 2019; Quiroz-Pacheco et al., 2020; Garcia et al., 2021; Kulikowski et al., 2022). Tais alterações nos processos reprodutivos e de crescimento, se dão por diferentes vias: i) tolerância, que significa a capacidade de rebrotar e reproduzir após o dano por herbívoros (Strauss e Agrawal, 1999); ii) sobrecompensação, que traduz-se em maior fitness em plantas que sofreram dano por herbivoria, em comparação aquelas que não foram herbivoradas (Agrawal, 2000); e por fim, iii) indução de defesas, que se trata da evolução de uma diversidade de características foliares que impedem ou reduzem os danos causados por insetos herbívoros (Carmona e Fornoni, 2013).

As defesas anti-herbivoria podem ser constitutivas (estruturais) ou induzidas (Karban, 2011; Carmona e Fornoni, 2013). As defesas constitutivas são todas as características que ocorrem nas folhas independente da presença de herbívoros (Garcia et al., 2021) como por exemplo, a presença de espinhos e tricomas nas faces abaxial e adaxial da epiderme, a dureza da folha que é resultante dos teores de lignina, celulose, pectina e outros componentes do mesofilo, entre outras características. Coley et al., (1985) propuseram a Hipótese da Disponibilidade de Recursos (HDR), a qual sugere que em ambientes onde a disponibilidade de recursos é reduzida, as plantas apresentam maiores níveis de investimento em defesas anti-herbivoria constitutivas, pois a substituição de tecidos perdidos pela herbivoria torna-se mais onerosa. Ainda, espécies que ocorrem sob condições ambientais restritivas e em sistemas nos quais os sinais sobre a ocorrência de herbivoria são acurados devem apresentar menor capacidade de induzir defesas (Boege, 2004).

As defesas induzidas, por outro lado, são aquelas que ocorrem em resposta ao dano provocado pelos herbívoros, tal qual o aumento na concentração de metabólitos secundários ou a emissão de metabólitos voláteis que atraem os predadores dos herbívoros em questão (Karban, 2020). As defesas podem ser induzidas em questão de horas, semanas ou meses após o evento de herbivoria (Xiao et al., 2018).

Na literatura, diversas evidências sobre a ocorrência de trade-off entre defesas constitutivas e induzidas são relatadas (Dostálek et al., 2016; Agrawal e Hastings 2019; Watts et al., 2023). Entretanto, mesmo as defesas constitutivas podem apresentar modificações na sua expressão, em resposta aos sinais externos bióticos ou abióticos que são recebidos pelas plantas-recurso (Barton e Boege, 2017; Tozin et al., 2017; Paudel et al., 2022). Isso significa que a herbivoria, a qual se trata de um sinal direto do dano, pode causar alterações no fenótipo defensivo dos vegetais (Russell-Mercier e Sargent, 2015; Jakobs et al., 2019). Ou seja, a herbivoria ou ausência desta pode acarretar mudanças nas interações planta-herbívoro por três principais modos: i) após a herbivoria, a produção de novas folhas (com elevado teor nutritivo) em substituição às folhas perdidas, atrai outros herbívoros resultando em altas taxas de herbivoria (Mundim et al., 2012); ii) decorrido um período sem herbivoria, os tecidos vegetais tornam-se menos defendidos (Karban, 2011) e podem atrair herbívoros em maior abundância, devido ao relaxamento das defesas; iii) após elevado dano, as plantas produzem tecido com maior intensidade de defesas, reduzindo o consumo por insetos e, conseqüentemente, alterando as redes de interação (Jakobs et al., 2019).

As modificações que acontecem após a herbivoria ou após períodos de ausência de herbivoria devem-se à plasticidade fenotípica que permite um genótipo produzir diferentes fenótipos em resposta aos fatores ambientais (Klingenberg, 2019). De acordo com a teoria da plasticidade de defesas (ou defesas induzidas), se há um sinal externo acurado percebido pela planta, as respostas em períodos subsequentes a este devem estar correlacionadas diretamente com o sinal ambiental (Karban et al., 1999). Portanto, as plantas submetidas à herbivoria intensa devem em seguida produzir folhas com atributos defensivos mais acentuados e o oposto é esperado para plantas sob baixas taxas de herbivoria (Relaxamento de defesas) (Callis-Duehl et al., 2017; Carley e Letcher, 2021).

É sabido que podem ocorrer importantes *trade-offs* entre as defesas constitutivas e induzidas em favor de redução de custos de produção de defesas (Agrawal e Hastings, 2019), bem como, a literatura apresenta importantes evidências sobre como a história das interações herbívoro-planta (identidade e sequência de espécies de herbívoros consumindo plantas) influencia na plasticidade do

fenótipo defensivo (Fernández de Bobadilla et al., 2022). Ainda, outros estudos discutem como a herbivoria altera o perfil químico defensivo das plantas. Por outro lado, ainda é incipiente o conhecimento sobre como a intensidade do dano influencia na resposta plástica da defesa constitutiva, embora seja um tema de elevada importância para a compreensão das dinâmicas populacionais de insetos herbívoros e das interações planta-inseto-meio abiótico (Barton, 2016). A escassez de estudos sobre a relação entre intensidade de herbivoria e resposta das defesas constitutivas, deve-se, possivelmente, às dificuldades metodológicas para aplicar distintos tratamentos de intensidade de herbivoria. Neste sentido, a simulação de herbivoria mecânica, dissociada da estimulação química presente na

herbivoria natural, pode constituir uma importante ferramenta para nosso entendimento dos pormenores da produção de defesas e as interações planta-herbívoros (Waterman et al., 2019).

Diante disso, o presente estudo objetiva avaliar como o grau de herbivoria foliar influencia na expressão de defesas químicas e estruturais em *Varronia curassavica* Jacq. (Boraginaceae), uma espécie arbustiva ocorrente em ambiente de restinga no sul do Brasil. As hipóteses deste estudo são: i) a expressão de defesas antiherbivoria é proporcional à intensidade de dano infligido ao vegetal; e inversamente, ii) indivíduos vegetais isolados do contato com herbívoros devem apresentar folhas com menor grau de proteção antiherbivoria (Relaxamento de defesas).

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual Acaraí (PEA), uma unidade de conservação de proteção integral classificada como prioridade alta para a conservação da biodiversidade (Probio, 2003). O PEA está localizado no município de São Francisco do Sul, região norte do estado de Santa Catarina (SC), sul do Brasil (48°33'W e 26°17'S). Possui área de 6,638 ha, abrigando o maior remanescente contínuo de vegetação de restinga do estado, além de outras fitofisionomias, tais quais o manguezal, floresta submontana e várzea (Fatma, 2009).

A região sofre influência marinha e apresenta clima mesotérmico úmido com verão quente (Cfa, segundo Köppen) e chuvas bem distribuídas ao longo do ano. A temperatura média anual é de 20,6°C. Os meses de janeiro a março apresentam os maiores índices pluviométricos, enquanto o mês de maio é o mês mais seco. A pluviosidade anual é cerca de 1.847,68 mm (Climate-Data.Org, 2021). O solo do PEA apresenta-se como um mosaico de tipologias edáficas, classificadas, segundo o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (Embrapa, 2013), como: Neossolo Quartzarênico de origem marinha e eólica na formação vegetal herbácea, mais próximo ao mar; Espodossolo Ferrihumilúvico de origem eólica, de caráter não hidromórfico, nas formações arbustiva e arbustivo-arbórea, e Espodossolo Ferrihumilúvico + Organossolo Háptico de origem lagunar, de caráter

hidromórfico, na floresta de transição (Epagri, 2002; Oliveira e Vieira, 2008).

Espécie em estudo

Varronia curassavica, popularmente conhecida como erva-baleeira, é uma espécie arbustiva que ocorre em toda a América do Sul, América Central e México (Feijó et al., 2014). No Brasil, coloniza as restingas, principalmente as formações mais próximas ao mar como a vegetação de dunas frontais, parabólicas e restinga arbustiva (Melo Júnior e Boeger, 2015). Esta espécie foi selecionada para este estudo por ser um importante componente da estrutura da comunidade vegetal da restinga do PEA (Melo Júnior e Boeger, 2015). Além disso, a espécie possui uma diversidade de atributos foliares constitutivos defensivos, tais como: tricomas tectores e glandulares sobre as faces abaxial e adaxial da epiderme foliar em alta densidade (Ventrella e Marinho, 2008; Matilde-Silva et al., 2017) que atuam como defesa primária para herbívoros generalistas (Volf et al., 2015) e baixos valores de Área Específica Foliar (AEF) que se traduz em resistência/dureza da folha e representa um importante atributo defensivo contra insetos (Clissold et al., 2009). Ainda, essa espécie apresenta alta qualidade nutricional (elevada concentração de nitrogênio), característica associada à preferência de insetos herbívoros (Mendes e Cornelissen, 2017; Nascimento et al., 2020), quando comparada com demais espécies

ocorrentes nesse ambiente (Matilde-Silva et al., 2017). Tais atributos têm sido indicados como importantes características nas interações planta-herbívoros para diversas espécies (Paleari e Santos, 1998; Barônio, 2012; Fernandes et al., 2015; Dourado et al., 2016; Massad et al., 2017; Mendes e Cornelissen, 2017; Nascimento et al., 2019; Nascimento et al., 2020). Além disso, V.

curassavica é consumida por diferentes guildas de insetos em ambiente de restinga, apresentando interação com três espécies distintas de galhadores (Arriola et al., 2015), com minadores e com herbívoros de vida livre mastigadores e raspadores (Matilde-Silva et al., dados não publicados).

Desenho experimental

60 indivíduos de *V. curassavica* ocorrentes sobre dunas parabólicas do PEA foram selecionados, demarcados com fita colorida e identificados quanto ao tratamento experimental aplicado. A distância mínima entre os indivíduos amostrados foi de 100 metros, e todos os indivíduos ocorriam na formação vegetal herbácea sobre dunas. Os indivíduos selecionados apresentavam folhas jovens, sem danos por herbívoros, eram adultos e não estavam em período reprodutivo. Foram aplicados quatro diferentes tratamentos de herbivoria contendo 15 indivíduos cada: T1) desfolhação de 40 % da planta; T2) desfolhação de 80 % da planta; TE) exclusão da herbivoria, no qual as plantas foram cobertas com tela de malha fina a fim de impedir o possível contato de herbívoros com a planta e C) controle, no qual manteve-se os indivíduos em ambiente natural, sem desfolhação. O tratamento de desfolhação de 40% é frequente em ambientes naturais e a desfolhação de 100% é relativamente comum em ambientes naturais além de causar uma resposta mais acentuada e detectável para fins de estudos científicos (Abdala-Roberts e Parra-Tabla, 2005). A desfolhação artificial foi realizada utilizando uma tesoura de poda e toda a folha foi removida a partir de um corte no pecíolo. De cada ramo das plantas estudadas foram retiradas o número de folhas relativo aos tratamentos (40 ou 80%). A desfolhação foi realizada três vezes em cada indivíduo com intervalo de 3 meses entre cada desfolhação (1º desfolhação: dia 01; 2º desfolhação: dia 90; 3ª desfolhação: dia 180). Nos indivíduos de TE, as redes foram mantidas durante todo o período do experimento, sendo retiradas na última aplicação da desfolhação, 180 dias após o início do experimento. A repetição e frequência da desfolhação foi definida a fim de garantir um sinal acurado da herbivoria às plantas (Barton, 2016). No período de 240 dias após a última aplicação de desfolhação, folhas dos 60 indivíduos foram coletadas para análise dos atributos químicos, estruturais e nutricionais, bem como das taxas de

herbivoria. As folhas utilizadas para as análises foram aquelas produzidas após o período de experimento, mas estavam totalmente expandidas.

Coleta de material biológico e mensuração dos atributos foliares

De cada indivíduo foram coletadas 50 folhas, as quais estavam inseridas entre o 2º e 5º nós do ramo no sentido ápice-base. As folhas foram acondicionadas em sacos herméticos para evitar dissecação. Destas, 25 folhas foram utilizadas para a mensuração dos seguintes atributos: massa fresca (g) mensurada em balança analítica de precisão; massa seca (g) estimada após a desidratação das folhas em estufa de circulação de ar sob temperatura de 47 °C até obtenção de massa constante e mensurada em balança analítica de precisão; área foliar (cm²) estimada utilizando scanner de mesa acoplado ao computador e software Sigma Pro 5.0 (version 5.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA); área foliar específica (AEF, cm².g⁻¹) calculada pela razão entre área foliar (cm²) e massa seca (g); taxa de herbivoria (TH, %) obtida pela Equação 1:

$$TH = (\text{área foliar consumida} / \text{área foliar total}) * 100 \text{ (García-Robledo, 2005) (1);}$$

conteúdo de água foliar (CA, %) calculada pela Equação 2:

$$CA = [(massa fresca - massa seca) / massa fresca] * 100 \text{ (2);}$$

densidade de tricomas por meio da contagem de tricomas situados em uma área de 1 mm², em microscópio óptico acoplado com câmera clara e a concentração de nitrogênio (g.kg⁻¹), estimada pelo método de digestão (Kjeldahl, 1983) no Laboratório de Ensaio Químico da Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina (EPAGRI). As 25 folhas restantes foram moídas em cadinho, peneiradas em malha 4 e granulometria de 50 mm para o uso em testes

fitoquímicos. Para a quantificação de alcaloides, 15 mg de material vegetal foram pesados em balança analítica de precisão e os metabólitos foram extraídos com 100 mL de metanol, três vezes, com intervalos de uma hora. Posteriormente, o metanol foi evaporado em evaporador rotativo sob 90 °C e rotação de 60 rpm. Uma alíquota de 15 mg do extrato foi tomada e dissolvida com água acidificada (pH 2,0-2,5 com HCL 0,01 M). Em seguida, os alcaloides foram precipitados com 0,4 mL de Dragendorff, lavados com 0,5 mL de água destilada e precipitado com 0,4 mL de sulfeto de sódio 1 %. Em cada estágio, os precipitados foram recuperados por centrifugação de 3.800 rpm, por 5-10 minutos. O material resultante foi novamente precipitado com ácido nítrico concentrado e diluído para 1 mL com água destilada. Posteriormente, 2,5 mL de tiouréia 3% foram adicionados a uma alíquota de 0,5 mL da solução resultante e finalmente foi medida a absorbância a 435 nm (Wong et al., 2011). A curva de calibração foi construída utilizando nitrato de bismuto e tiouréia padrão. Para a quantificação de taninos, 5 g do material vegetal moído foram submetidos a extração com metanol por 10 dias, seguido de filtração e evaporação sob pressão reduzida. Após, 15 mg do extrato resultante foram dissolvidos em 50 mL água destilada. Numa alíquota de 2 mL dessa solução, a solução de Folin-Denis foi adicionada. Essa mistura foi agitada e colocada em repouso por 3 minutos. Em sequência, 2 mL de carbonato de sódio aquoso a 8 % foi adicionado à solução, que posteriormente foi agitada e submetida a repouso por 2 horas. A solução foi centrifugada para retirada do material em suspensão e a absorbância foi medida em 725 nm. A curva padrão foi construída com soluções de ácido tânico em água (Perez et al., 1999, Pansera et al., 2003).

Análise de dados

A Análise de Componentes Principais (PCA) de correlação foi realizada a fim de explorar a como os indivíduos de *V. curassavica* estão distribuídos entre os tratamentos em relação aos atributos defensivos estudados, utilizando o pacote vegan (Versão 2.5-7) utilizando a função prcomp no software R. Para a realização da PCA os dados foram padronizados. As médias e desvios-padrão para todos os atributos foliares foram calculadas. Para verificar se houve variações nos atributos defensivos entre os tratamentos utilizou-se teste multivariado não-paramétrico para comparação de

medianas (Kruskal-Wallis) com teste post-hoc de Dunn, realizado em software R versão 4.0.3 (Borcard et al., 2011). O Índice de Plasticidade Fenotípica (IPF) foi calculado para verificar a magnitude de indução de cada atributo defensivo. Para calcular o IPF, utilizou-se a Equação 3:

$$IPF = \frac{\text{Média individual máxima} - \text{média individual mínima}}{\text{média individual máxima}} \quad (\text{Valladares et al., 2006}) \quad (3)$$

Esse índice varia de 0 a 1, sendo que 0 significa “sem plasticidade fenotípica para o atributo” e 1 representa o maior grau de plasticidade (Valladares et al., 2006).

Resultados e discussão

Os atributos defensivos estruturais, nutricionais e fitoquímicos foliares de *Varronia curassavica* apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos. Entretanto, tais variações não responderam proporcionalmente às intensidades de herbivoria aplicadas. Em comparação ao tratamento C, os indivíduos do tratamento T1 apresentaram menor qualidade nutricional, representada por menor concentração de nitrogênio, menor conteúdo de água disponível no mesófilo e menor quantidade de recurso disponível ao herbívoro (menor área foliar). A densidade de tricomas nos indivíduos do tratamento T1 também diferiu dos indivíduos do tratamento C, apresentando uma tendência de maior densidade de tricomas, mas com alto desvio-padrão, indicando resposta variada para este atributo entre os indivíduos do tratamento. Por outro lado, as plantas do tratamento T1 apresentaram menores concentrações de defesas químicas (Tabela 1).

Nos indivíduos do tratamento T1 a qualidade nutricional e as defesas químicas foram menores o que resultou em um fenótipo similar à “síndrome da baixa qualidade nutricional” descrito por Agrawal e Fishbein (2006). Essa síndrome está associada principalmente a baixa concentração de nitrogênio e alto teor de carbono nos tecidos que compõem o mesófilo (Agrawal e Fishbein 2006, Silva e Batalha 2011).

Neste tratamento (T1), os indivíduos não investiram fortemente em defesas, mas na redução da qualidade nutricional. Essa estratégia tem sido apontada como uma importante fonte de regulação da herbivoria (Mendes e Cornelissen, 2017;

Nascimento et al., 2020), pois influencia negativamente nas taxas de crescimento e/ou fecundidade de herbívoros que se alimentam de plantas com baixos teores de Nitrogênio (Chen et al., 2004; Staley et al., 2009). No entanto, outros a redução da qualidade nutricional pode ser uma defesa eficaz contra herbívoros mamíferos, sendo que, para insetos herbívoros a redução da qualidade nutricional pode ter efeito inverso com aumento linear da herbivoria com a redução dos componentes nutricionais dos tecidos vegetais (Perkovich e Ward, 2022). Como demonstrado para larvas de *Lymantria dispar*, sob dietas menos nutritivas as taxas de consumos eram elevadas, em comparação à dieta com maior qualidade nutricional (Perkovich e Ward, 2020). Por outro lado, a associação de baixa qualidade nutricional com alto investimento em atributos defensivos

estruturais ou químicos reduz a taxas de herbivoria (Nascimento et al., 2019).

Outro fator importante observado ao final do experimento foi a morte de três indivíduos do tratamento T1, indicando que a herbivoria intensa e repetidas vezes, associada ao ambiente limitante, como a restinga, pode elevar a taxa de mortalidade dos indivíduos de *V. curassavica*.

Os indivíduos submetidos ao tratamento T2, por sua vez, apresentaram maior qualidade nutricional, indicada por maior concentração de nitrogênio foliar em comparação aos indivíduos do tratamento C. Simultaneamente, os indivíduos do T2 apresentaram maiores concentrações de alcaloides e taninos em relação aos indivíduos do tratamento T1 (Tabela 1).

Tabela 1. Valores médios e desvios-padrões dos atributos morfológicos, nutricionais e químicos das folhas de *Varronia curassavica* sob tratamentos TE, T1 e T2 (0, 40% e 80% de herbivoria respectivamente) e controle (C), na restinga do Parque Estadual Acaraí, São Francisco do Sul, SC.

Atributos defensivos foliares	Tratamentos				p
	TE (Sem herbivoria)	T1 (40 %)	T2 (80 %)	C	
AEF (cm ² .g ⁻¹)	78,84 ± 18,26	75,17 ± 10,59	76,21 ± 15,17	75,82 ± 12,39	0,09
AF (cm ²)	12,51 ± 5,65	8,19 ± 2,62	8,75 ± 2,79	10,45 ± 2,94	<0,0001
Conteúdo de Água (%)	15,40 ± 5,48	10,74 ± 3,25	11,49 ± 3,66	13,63 ± 3,40	<0,0001
Densidade de tricomas (n.mm ⁻²)	1108,33 ± 81,01	1320,00 ± 132,01	1358,92 ± 106,34	1238,33 ± 79,54	<0,0001
Teor nitrogênio (g.kg ⁻¹)	21,41 ± 3,16	17,61 ± 2,56	21,74 ± 4,04	19,40 ± 3,32	<0,0001
Concentração de alcaloides (%)	6,98 ± 0,38	4,85 ± 0,16	8,16 ± 0,87	9,16 ± 0,42	<0,0001
Concentração de taninos (%)	0,01 ± 0,002	0,009 ± 0,003	0,02 ± 0,009	0,02 ± 0,002	<0,0001
TH: área foliar consumida (%)	1,47 ± 2,48	1,84 ± 3,54	1,67 ± 3,10	1,49 ± 2,99	0,64

AEF: Área específica foliar; AF: Área foliar; TH: Taxa de herbivoria; p: significância da estatística de Kruskal-Wallis; *as comparações entre pares estão apresentadas na Tabela 2.

O fenótipo das plantas do tratamento T2 foi característico ao descrito para a “síndrome de nutrição e defesa” (Agrawal e Fishbein, 2006). Essa síndrome pode ser caracterizada neste estudo pela qualidade nutricional em associação com as defesas químicas (taninos e alcaloides) e físicas (alta densidade de tricomas), o que garantiu proteção contra uma ampla diversidade de herbívoros. Isso porque a alta densidade de tricomas atua como uma barreira primária contra herbívoros generalistas, pois são os primeiros apêndices com os quais os herbívoros têm contato ao acessar as plantas para alimentarem-se e são,

deste modo, eficazes contra uma ampla gama de insetos (Kariyat, et al. 2020; Andama et al., 2020; Kaur e Kariyat, 2023). Comparando a herbivoria sobre duas espécies de Curcubitaceae, Kaur e Kariyat (2023) registraram que *Cucumis sativa* L., espécie com menor densidade de tricomas, abriga maior abundância de insetos e sofre maiores taxas de herbivoria em comparação com *Lagenaria siceraria* (Mol.) Standl. Além disso, sobre *L. siceraria*, o tempo para início do consumo é maior, devido à alta densidade de tricomas, o que atua como uma defesa pré-digestiva.

Por outro lado, a maior concentração de nitrogênio foliar em resposta à herbivoria simulada corrobora ao demonstrado em espécies do Cerrado (Mundim et al., 2012). Segundo o autor, essa é uma resposta que representa uma maior alocação de recursos para produção de tecidos fotossintéticos, uma vez que as proteínas e estruturas associadas à fotossíntese são constituídas majoritariamente por nitrogênio (Mundim et al., 2012; Leghari et al., 2016). Nos indivíduos do tratamento T2, a perda de tecido fotossintético pela herbivoria simulada foi duas vezes maior que o aplicado em indivíduos do tratamento T1 e a maior concentração de nitrogênio pode ser uma estratégia de alocação de recursos, como constatado por Mundim et al., (2012) e predito por Karban e Myers (1989). Portanto, pode-se sugerir que, sob intensa herbivoria (tratamento T2) e condições abióticas limitantes, a principal estratégia de proteção à herbivoria é a tolerância, que se traduz na substituição permanente dos tecidos perdidos pela herbivoria, mantendo uma taxa de crescimento constante (Retuerto et al., 2004; Burghardt, 2016; Kessler, 2016).

Os indivíduos do tratamento TE caracterizaram-se por menor intensidade da expressão dos atributos defensivos, visto que apresentaram maiores valores de AEF (folhas mais tenras), de área foliar, de conteúdo de água e de concentração de nitrogênio nos tecidos foliares,

além de menores valores de concentração de alcaloides, em relação aos indivíduos do tratamento C (Tabelas 1 e 2). Esses resultados sugerem que as defesas foram relaxadas, suportando nossa hipótese sobre o relaxamento de defesas na ausência da herbivoria. No terceiro mês após o término do experimento, as variações dos atributos físicos e químicos foram detectáveis. Poucos estudos têm demonstrado o efeito de relaxamento das defesas em um curto do período. Este efeito foi demonstrado em *Cnidioscolus aconitifolius* (Mill.) I.M.Johnst. (Euphorbiaceae) sob herbivoria simulada (Abdala-Roberts e Parra-Tabla, 2005).

Em adição, avaliando o efeito de agroquímicos sobre populações vegetais não agrícolas, Carley e Letcher (2021) identificaram que as plantas nativas no entorno de plantios agrícolas, tem suas defesas relaxadas em decorrência da redução da abundância e riqueza de herbívoros em resposta aos agroquímicos. Ainda, a nível de comunidade o relaxamento das defesas foi observado com a elevação altitudinal, onde a pressão por herbivoria é reduzida (Callis-Duehij et al., 2017). Neste sentido, o resultado do presente estudo indica que devido à redução de herbivoria ocorre a redução de defesas antiherbivoria em comparação aos indivíduos vegetais sob forte pressão de herbivoria.

Tabela 2. Comparação entre pares dos tratamentos pelo teste de Dunn, post-hoc realizado para análise de Kruskal Wallis.

Atributos	Estatística	Comparação entre pares					
		TE - C	TE - T1	C - T1	TE - T2	C - T2	T1 - T2
AEF	z	1,909	2,183	0,4	2,164	0,276	-0,139
	p	0,33	0,17	1	0,18	1	1
	z	2,615	10,684	8,835	9,382	7,357	-1,898
Área foliar	p	0,05	<0,0001	<0,0001	0001	<0,0001	0,34
	z	2,707	11,528	9,65	10,145	8,085	-2,027
Conteúdo de água	p	0,04	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,25
	z	-2,661	-4,192	-1,530	-4,976	-2,361	-0,856
Densidade de Tricomas	p	0,04	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,109	1,00
	z	7,035	14,499	8,416	1,629	-5,876	-13,96
Teor de nitrogênio	p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,162	<0,0001	<0,0001
	z	-2,661	-4,192	-1,530	-4,976	-2,361	-0,856
Teor de alcaloides	p	0,04	0,0001	0,75	<0,0001	0,10	1,00
	z	-3,156	2,070	5,226	-1,645	1,645	-3,581
Teor de taninos	p	0,009	0,230	0,0004	<0,0001	1,00	<0,0001
	z	1,536	1,551	-0,329	0,951	-0,636	-0,269
Área foliar perdida	p	0,74	1	1	1	1	1
	z	0,931	-0,003	-0,959	-0,134	-1,159	-0,133
Taxa de herbivoria	p	1	1	1	1	1	1

C: Controle; TE: Exclusão de herbivoria; T1: Tratamento 1 (40%); T2: Tratamento 2 (80%).

Em síntese, sugere-se que em relação aos tratamentos C e TE, os indivíduos dos tratamentos de dano simulado (T1 e T2) apresentaram variações fenotípicas, mas em diferentes magnitudes entre os atributos foliares. Isso torna-se evidente a partir da análise de componentes principais (PCA), a qual explicou 64,81 % da variância dos dados (Figura 1, Tabela 3). O eixo 1 explicou 38,02 % da variância com base na área foliar, AEF e conteúdo de água, os quais contribuíram positivamente neste eixo. O eixo 2, que explicou 26,61 % da variabilidade dos dados, teve maior contribuição da concentração de taninos e alcaloides e da concentração de nitrogênio (Tabela 3). Todos os atributos foliares apresentaram correlações fortes e significativas com os scores dos eixos 1 e 2 da PCA, indicando contribuição na composição dos eixos (Tabela 4).

Conforme esperado, os indivíduos submetidos aos tratamentos de herbivoria (T1 e T2) foram dissimilares do TE e C, sendo que o T1 se apresentou mais dissimilar dos demais tratamentos, enquanto os tratamentos T2, C e TE apresentaram os indivíduos distribuídos ao longo do eixo 1, indicando respostas ambíguas em relação aos atributos defensivos (Figura 1). Conforme discutido acima, a área foliar é um importante indicador de disponibilidade de recursos aos herbívoros e pode estar relacionada com as taxas de consumo por insetos (Gonçalves-Alvim et al., 2010; Françoso et al., 2013; Matilde-Silva et al., dados não publicados). Do mesmo modo, o conteúdo de água é um importante componente da qualidade nutricional e a densidade de tricomas atua como uma defesa contra o consumo por insetos.

Tabela 3. Contribuição de cada atributo defensivo estudado na Análise de Componentes Principais. Os valores em negrito indicam os atributos com os maiores valores de contribuição.

Atributo	Comp. 1 (38,02%)	Comp. 2 (26,61%)
Área foliar	0,559	0,261
Área específica foliar	0,378	0,214
Conteúdo de água	0,522	0,206
Concentração de nitrogênio	0,231	-0,279
Densidade de tricomas	-0,253	-0,234
Concentração de alcaloides	0,254	-0,558
Concentração de taninos	0,254	-0,632

Tabela 4. Coeficientes de correlação de Pearson entre os atributos foliares estudados.

Atributo	Comp. 1		Comp. 2	
	Coeficiente de correlação	p	Coeficiente de correlação	p
Área foliar	0,91	<0,0001	0,35	0,008
Área específica foliar	0,61	<0,0001	0,29	0,03
Conteúdo de água	0,85	<0,0001	0,28	0,04
Concentração de nitrogênio	0,37	0,005	-0,38	0,004
Densidade de tricomas	-0,41	0,002	-0,31	0,01
Concentração de alcaloides	0,49	0,0001	-0,76	<0,0001
Concentração de taninos	0,41	0,001	-0,86	<0,0001

Entre os atributos defensivos avaliados, a concentração de taninos, área foliar, conteúdo de água e a concentração de nitrogênio foram os atributos que apresentaram o maior índice de plasticidade fenotípica, enquanto a densidade de tricomas e AEF apresentaram baixa capacidade plástica (Tabela 5). Esses resultados sugerem a existência de uma combinação de atributos

defensivos estruturais e fitoquímicos. Moles et al., (2013), em um estudo com 261 espécies pertencentes a 80 famílias, originadas de diferentes 75 locais do globo terrestre, evidenciaram que a falta consistente de uma síndrome de defesa pode ser adaptativa, resultado da pressão seletiva que leva a diferentes combinações de defesas de espécies coexistentes.

Tabela 5. Índice de Plasticidade Fenotípica (IPF) dos atributos foliares defensivos estudados em *V. curassavica* na restinga do Parque Estadual Acaraí, São Francisco do Sul, SC.

Atributo	IPF
Área foliar	0,70
Área específica foliar	0,35
Conteúdo de água	0,61
Concentração de nitrogênio	0,64
Densidade de tricomas	0,29
Concentração de alcaloides	0,51
Concentração de taninos	0,85

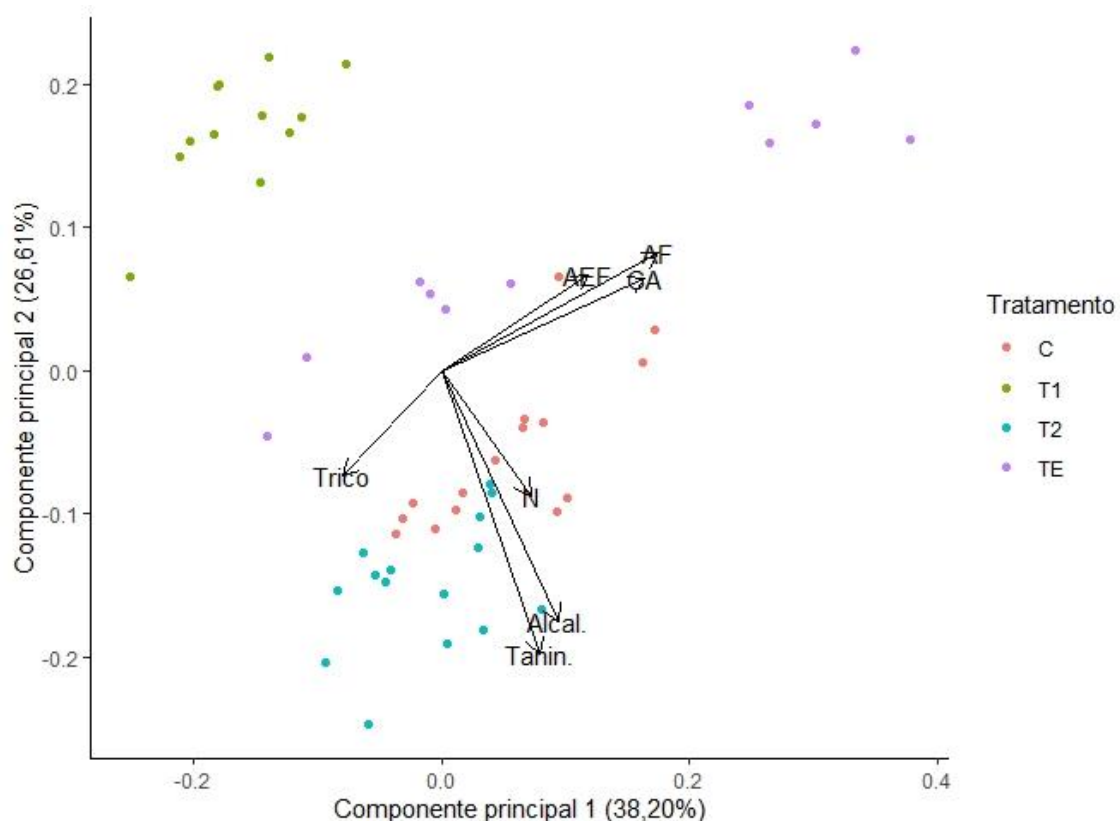


Figura 1. Análise de componentes principais (PCA), indicando dissimilaridade dos atributos avaliados entre os tratamentos de herbivoria aplicados. Legenda: Tratamentos – C: controle, T1: herbivoria simulada de 40%, T2: herbivoria simulada de 80%, TE: exclusão da herbivoria; AF: área foliar; CA: conteúdo de água; N: concentração de nitrogênio; Tanin.: concentração de taninos; Alcal.: concentração de alcaloides; Trico.: densidade de tricomas.

Embora atributos plásticos tenham sido observados em resposta à herbivoria simulada em *V. curassavica*, estes não são denominados de resistência induzida ou defesas anti-herbivoria (Burghardt, 2016), pois a herbivoria registrada

após o experimento não diferiu estatisticamente entre os tratamentos e controle (Tabela 1). Corroborando tal conclusão, não houve correlação estatisticamente significante entre os atributos foliares e a taxa de herbivoria por mastigadores nas plantas estudadas (Tabela 6).

Tabela 6. Coeficiente de correlação de Pearson entre os atributos foliares defensivos e as taxas de herbivoria em *V. curassavica* sob experimento na restinga do Parque Estadual Acaraí, São Francisco do Sul, SC.

Atributo	Taxa de herbivoria	
	Coeficiente de correlação	p
Área foliar	0,09	0,0005
Área específica foliar	0,08	0,001
Conteúdo de água	-0,03	0,20
Concentração de nitrogênio	0,00	0,98
Densidade de tricomas	0,13	0,29
Concentração de alcaloides	-0,03	0,85
Concentração de taninos	-0,06	0,69

Conclusão

Os resultados deste estudo indicaram que a herbivoria em alta intensidade e repetidas vezes pode induzir variações fenotípicas na qualidade nutricional e nas defesas anti-herbivoria em *V. curassavica*. Os indivíduos dos dois tratamentos de desfolhação apresentaram, em relação aos indivíduos dos tratamentos C e TE, variação do fenótipo defensivo. Tais variações ocorreram em

distintas intensidades em cada atributo avaliado. A herbivoria simulada por isolar os efeitos do dano mecânica, de modo que, neste estudo, identificamos diferentes padrões de modificação do fenótipo em relação às intensidades de dano mecânico. Além disso, nossos resultados sugerem que as direções de produção de defesas não são unidirecionais, variando também em intensidades, enfatizando a multidimensionalidade das defesas e das respostas das plantas a eventos de herbivoria.

Agradecimentos

O apoio financeiro à autora Matilde-Silva, M. foi concedido por bolsas da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) (No. 40001016048P6) e a Melo Júnior J.C.F. foi concedido pelo Fundo de Apoio à Investigação da Univille – Universidade da Região de Joinville.

Referências

- Abdala-Roberts, L., Parra-Tabla V., 2005. Artificial defoliation induces trichome production in the tropical shrub *Cnidocolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica* 37, 251-257. <https://doi.org/0.1111/j.1744-7429.2005.00034.x>
- Agrawal, A.A., 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends Plant Science* 5, 1360-1385. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01679-4](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01679-4)
- Agrawal, A.A., Fishbein, M., 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87, 132-149. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[132:pds\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[132:pds]2.0.co;2)
- Agrawal, A.A., Hastings, A.P., 2019. Trade-offs constrain the evolution of an inducible defense within but not between plant species. *Ecology* 100(12), 1-10. <https://doi.org/10.1002/ecy.2857>
- Andama, J.B., Mujiono, K., Hojo, Y., Shinya, T., Galis, I., 2020. Nonglandular silicified trichomes are essential for rice defense against chewing herbivores. *Plant Cell Environment* 43, 2019– 2032. <https://doi.org/10.1111/pce.13775>
- Arriola, I.A., Melo JR, J.C.F., Isaias, R.M.S., 2015. Questioning the environmental stress hypothesis for gall diversity of restinga vegetation on dunes. *Revista de Biología Tropical* [online] 63, 959-970. Disponível: <https://www.scielo.sa.cr/pdf/rbt/v63n4/0034-7744-rbt-63-04-00959.pdf>. Acesso: 01 abril 2023
- Barônio, G.J., 2012. Leaf hairiness reduces herbivory of young and mature leaves of *Qualea multiflora* Mart. in Brazilian Savanna. *Neotropical Biology Conservation* 7, 122-128. <https://doi.org/10.4013/nbc.2012.72.06>
- Barton, K.E., Boege, K., 2017. Future directions in the ontogeny of plant defence: understanding the evolutionary causes and consequences. *Ecology Letters* 20, 403-411. <https://doi.org/10.1111/ele.12744>
- Barton, K.E., 2016. Tougher and thornier: General patterns in the induction of physical defence traits. *Functional Ecology* 30, 181-187. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12495>
- Borcard, D., Gillet, F.F., Legendre, P., 2011. *Numerical ecology with R*. Springer.

- Burghardt, K.T., 2016. Nutrient supply alters goldenrod's induced response to herbivory. *Functional Ecology* 30, 1769-1778. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12681>
- Callis-Duehl, K., Vittoz, P., Defosse, E., Rasmann, E., 2017. Community-level relaxation of plant defenses against herbivores at high elevation. *Plant Ecology* 218, 291-304. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0688-4>
- Carley, L.N., Letcher, S.G., 2021 Relaxation of putative plant defenses in a tropical agroecosystem. *Ecology Evolution* 11, 5815-5827. <https://doi.org/10.1002/ece3.7497>
- Carmona, D., Fornoni, J., 2013. Herbivores can select for mixed defensive strategies in plants. *New Phytologist* 197, 576-585. <https://doi.org/10.1111/nph.12023>
- Chen, Y.Z., Lin, L., Wang, C.W., Yeh, C.C., Hwang, S.Y., 2004. Response of two Pieris (Lepidoptera: Pieridae) species to fertilization of a host plant. *Zoological Studies* 43, 778-786.
- CLIMATE-DATA.ORG., 2021. Clima: São Francisco do Sul. Disponível: <https://pt.climate-data.org/america-do-sul/brasil/santa-catarina/sao-francisco-do-sul-28141/>. Acesso: 10 Junho 2021.
- Clissold, F.J., Sanson, G.D., Read, J., Simpson, S.J., 2009. Gross vs. net income: How plant toughness affects performance of an insect herbivore. *Ecology* 90, 3393-3405. <https://doi.org/10.1890/09-0130.1>
- Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin, F.S., 1985. Resource availability and plant antiherbivory defense. *Science* 230, 895-899. <https://doi.org/10.1126/science.230.4728.895>
- Dostálek, T., Rokaya, M.B., Marsík, P., Rezek J., Skuhrovec, J., Pavela, R., Münzbergová, Z., 2016. Trade-off among different anti-herbivore defence strategies along an altitudinal gradient. *AoB Plants* 8. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw026>
- Dourado, A.C.P., Sá-Neto, R.J., Gualberto, S.A., Corrêa, M.M., 2016. Herbivoria e características foliares em seis espécies de plantas da Caatinga do nordeste brasileiro. *Revista Brasileira de Biociências* 145-151.
- Downey, H., Lewis, O.T., Bonsall, M.B., Fernandez, D.C., Gripenberg, S., 2018. Insect herbivory on seedlings of rainforest trees: Effects of density and distance of conspecific and heterospecific neighbors. *Ecology and Evolution* 24, 12702-12711. <https://doi.org/10.1002/ece3.4698>
- EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 2013. Sistema brasileiro de classificação de solos. 3rd ed. Brasil: EMBRAPA.
- EPAGRI. Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina, 2002. Mapa de solos: unidade de planejamento regional litoral norte catarinense. Florianópolis: Epagri.
- Feijó, E.V.R.S., Oliveira, R.A., Costa, L.C.B., 2014. Light affects Varronia curassavica essential oil yield by increasing trichomes frequency. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 24, 516-523. <https://doi.org/10.1016/j.bjp.2014.10.005>
- Fernández de Bobadilla, M., Van Wiechen, R., Gort, G., Poelman, E.H., 2021. Plasticity in induced resistance to sequential attack by multiple herbivores in Brassica nigra. *Oecologia* 198, 11-20. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05043-1>
- Fernandes, G.W., Oliveira, S.C.S., Campos, I.R., Barbosa, M., Soares, L.A., Cuevas-Reyes, P., 2015. Leaf fluctuating asymmetry and herbivory of Tibouchina heteromalla in restored and natural environments. *Neotropical Entomology* 45, 44-49. <https://doi.org/10.1007/s13744-015-0342-1>
- Françoso, R.D., Goeller, A.J., Lenza, E., 2013. Herbivoria e biomassa foliar em Peltogyne confertiflora (Mart. ex Hayne) Benth. Fabales Bromhead Fabaceae Lindl. em ambientes de Floresta e Cerrado. *Ecology Austral* 23(3), 143-226. <https://doi.org/10.25260/EA.13.23.3.0.1175>
- Garcia, A., Martinez, M., Diaz, I., Santamaria, M.E., 2021. The Price of the Induced Defense Against Pests: A Meta-Analysis. *Frontier in Plant Science* 21, 615122. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.615122>
- García-Robledo, C., 2005. Comparación de dos métodos para medir herbivoría. ¿Es la herbivoría en el Neotrópico mayor de lo que creemos? *Revista de Biología Tropical* 53, 111-114.
- Gonçalves-Alvim, S.J., Lana, T., Ranieri, B.D., Silveira, F., Ribeiro, V., Fernandes, G., 2010. Growth, defense e herbivory on young leaves of Qualea parviflora (Vochysiaceae) in three different Cerrado habitats. *Neotropical Biology Conservation* 5, 86-92. <https://doi.org/10.4013/nbc.2010.52.03>
- Jakobs, R., Schweiger, R., Müller, C., 2019. Aphid infestation leads to plant part-specific changes

- in phloem sap chemistry, which may indicate niche construction. *New Phytologist* 221: 503-514. <https://doi.org/10.1111/nph.15335>
- Karban, R., 2011. The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology* 25, 339-347. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01789.x>
- Karban, R., 2020. The ecology and evolution of induced responses to herbivory and how plants perceive risk. *Ecological Entomology*, 45: 1-9. <https://doi.org/10.1111/een.12771>
- Karban, R., Agrawal, A.A., Thaler, J.S., Adler, L.S., 1999. Induced plant responses and information content about risk of herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 443-447. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01678-x](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01678-x)
- Karban, R., Myers, J.H., 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 331-348. <https://doi.org/10.1126/science.279.5354.120>
- Kariyat, R.R., Raya, C.E., Chavana, J., Cantu, J., Guzman, G., Sasidharan, L., 2019. Feeding on glandular and non-glandular leaf trichomes negatively affect growth and development in tobacco hornworm (*Manduca sexta*) caterpillars. *Arthropod-Plant Interactions* 13, 321-333. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09678-z>
- Kaur, I., Kariyat, R., 2023. Trichomes mediate plant-herbivore interactions in two Cucurbitaceae species through pre- and post-ingestive ways. *Journal of Pest Science*. <https://doi.org/10.1007/s10340-023-01611-x>
- Kessler, A., 2016. Inducible plant defences and the environmental context. *Functional Ecology* 30, 1738-1739. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12726>
- Kjeldahl, J.Z., 1983. A new method for the determination of nitrogen in organic bodies. *Journal of Biomaterials and Nanobiotechnology* 22: 366-382.
- Klingenberg, C.P., 2019. Phenotypic Plasticity, Developmental Instability, and Robustness: The Concepts and How They Are Connected. *Frontiers in Ecological Evolution* 7, 56. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00056>
- Kulikowski II, A.J., Zahawi, R.A., Holl, K.D., 2022. Effects of Insect Herbivory On Seedling Mortality In Restored and Remnant Tropical Forest. *Restoration ecology* 30, e13467. <https://doi.org/10.1111/rec.13467>
- Leghari, S.J., Wahocho, N.A., Laghari, G.M., Bhabhan, G.M., Talpur, K.H., 2016. Role of nitrogen for plant growth and development : a review. *Advances in Environmental Biology* 10, 209-218.
- Massad, T.J., Moraes, M.M., Philbin, C., Oliveira, J.R.C., Torrejon, G.C., Fumikoyamaguchi, L., Jeffrey, C.S., Dyer, L.A., Richards, L.A., Kato, A.M.J., 2017. Similarity in volatile communities leads to increased herbivory and greater tropical forest diversity. *Ecology* 98, 1750-1756. <https://doi.org/10.1002/ecy.1875>
- Matilde-Silva, M., Boeger, M.R.T., Melo Júnior, J.C.F., Santos, B.F.S., 2017. Antiherbivory defense mechanisms along an environmental gradient in restinga. *Acta Botanica Brasilica* 31, 1-14. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0082>
- Melo Júnior, J.C.F., Boeger, M.R.T., 2015. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaiaí, Estado de Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea* 42, 207-232. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-40/2014>
- Mendes, G.M., Cornelissen, T.G., 2017. Effects of plant quality and ant defence on herbivory rates in a neotropical ant-plant. *Ecological Entomology* 42, 668-674. <https://doi.org/10.1111/een.12432>
- Moles, A.T., Peco, B., Wallis, I.R., Foley, W.J., Poore, A.G.B., Seabloom, E.W., Vesik, P.A., Bisigato, A.J., Cella-Pizarro, L., Clark, C.J., Cohen, P.S., Cornwell, W.K., Edwards, W., Ejrnæs, R., Gonzales-Ojeda, T., Graae, B.J., Hay, G., Lumbwe, F.C., Magaña-Rodríguez, B., Moore, B.D., Peri, P.L., Poulsen, J.R., Stegen, J.C., Veldtman, R., von Zeipel, H., Andrew, N.R., Boulter, S.L., Borer, E.T., Cornelissen, J.H.C., Farji-Brener, A.G., DeGabriel, J.L., Jurado, E., Kyhn, L.A., Low, B., Mulder, C.P.H., Reardon-Smith, K., Rodríguez-Velázquez, J., De Fortier, A., Zheng, Z., Blendinger, P.G., Enquist, B.J., Facelli, J.M., Knight, T., Majer, J.D., Martínez-Ramos, M., McQuillan, P. and Hui, F.K.C., 2013. Correlations between physical and chemical defences in plants: Tradeoffs, syndromes, or just many different ways to skin a herbivorous cat? *New Phytologist* 198, 252-263. <https://doi.org/10.1111/nph.12116>
- Moreira, X., Castagneyrol, B., Abdala-Roberts, L., Traveset, A., 2019. A meta-analysis of herbivore effects on plant attractiveness to

- pollinators. *Ecology* 100, e02707. <https://doi.org/10.1002/ecy.2707>
- Mundim, F.M., Bruna, E.M., Vieira-Neto, E.H.M., Vasconcelos, H.L., 2012. Attack frequency and the tolerance to herbivory of Neotropical savanna trees. *Oecologia* 168, 405-414. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2088-8>
- Nascimento, A.A., Luiz, J.C., Veja, M.R.G., Villela, D.M., Nascimento, M.T., 2019. Effect of leaf quality on herbivory of three Atlantic Forest species. *Floresta e Ambiente* 26, e20170810. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.081017>
- Nascimento, A.A., Silva Carvalho, L.C., Veja, M.R.G., Villela, D.M., Nascimento, M.T., 2020. Environment, not phylogeny, drives herbivory and leaf attributes in trees from two contrasting forest formations of the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology and Diversity* 13, 147-158. <https://doi.org/10.1080/17550874.2020.1744760>
- Oliveira, F.A., Vieira, C.V., 2008. Proposal of semidetailed geomorphological map of northeastern Santa Catarina State, Brazil, in: *Anais. International Meeting and Field Trip Environmental Analysis and Geomorphological Mapping for a Sustainable Development*. Roma, p. 13-15.
- Paleari, L.M., Santos, F.M., 1998. Papel do indumento piloso na proteção contra herbivoria em *Miconia Albicans* (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Biologia* 58(1), 151-157.
- Pansera, M., Santos, A.C.A., Paese, K., Wasum, R., Rossato, M., Rota, L.D., Pauletti, G.F., Serafini, L.A., 2003. Caracteres morfo-anatômicos de folha e caule de *Bauhinia microstachya* Análise de taninos totais em plantas aromáticas e medicinais cultivadas no Nordeste do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 13, 17-22. <https://doi.org/10.1590/S0102-695X2003000100001>
- Paudel, S., Felton, G.W., Rajotte, E.G., 2022. Anti-Herbivore Resistance Changes in Tomato with Elevation. *Journal of Chemical Ecology* 48, 196-206. <https://doi.org/10.1007/s10886-021-01341-3>
- Perez, D.M., Maier, J.C., De Brum, P.A.R., Martins, C.S., Gomes, P.C., 1999. Determinação do teor de tanino de quatro variedades de sorgo por intermédio de métodos quantitativos. *Revista Brasileira de Zootecnia* 28, 453-458. <https://doi.org/10.1590/S1516-35981999000300003>
- Perkovich, C., Ward, D., 2020. Protein:Carbohydrate Ratios in the Diet of Gypsy Moth *Lymantria dispar* Affect its Ability to Tolerate Tannins. *Journal of Chemical Ecology*. doi:10.1007/s10886-020-01161-x
- PROBIO. Projeto Nacional de Ações Integradas Público-Privadas para Biodiversidade, 2003. Áreas prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira. Brasília: MMA.
- Quiroz-Pacheco, E.N., Mora, F., Boege, K., Domínguez, C.A., Del-Val, E., 2020. Effects of herbivory and its timing on reproductive success of a tropical deciduous tree. *Annals of Botany* 5, 957-969. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa117>
- Retuerto, R., Fernandez-Lema, B., Rodriguez-Roiloa, Obeso, J.R., 2004. Increased photosynthetic performance in holly trees infested by scale insects. *Functional Ecology* 18, 664-669. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00889.x>
- Russell-Mercier, J.L., Sargent, R.D., 2015. Indirect effects of herbivory on plant-pollinator interactions in invasive *Lythrum salicaria*. *American Journal of Botany* 102, 661-668. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500043>
- Santangelo, J.S., Thompson, K.A., Johnson, M.T.J., 2018. Herbivores and plant defences affect selection on plant reproductive traits more strongly than pollinators. *Journal of Evolutionary Biology* 32, 4-18. <https://doi.org/10.1111/jeb.13392>
- Silva, D.M., Batalha, M.A., 2011. Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. *Plant Ecology* 212, 181-193. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9813-y>
- Staley, J.T., Stewart-Jones, A., Pope, T.W., Wright, D., 2009. Varying responses of insect herbivores to altered plant chemistry under organic and conventional treatments. *Proceedings. Biological Sciences* 277, 779-786. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1631>
- Strauss, S.Y., Agrawal, A.A., 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 179-185. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01576-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01576-6)
- Tozin, L.R.S., Marques, M.O.M., Rodrigues, T.M., 2017. Herbivory by leaf-cutter ants changes the

- glandular trichomes density and the volatile components in an aromatic plant model. *AoB Plants* 9, 1-8. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx057>
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94, 1103-1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Ventrella, M.C., Marinho, C.R., 2008. Morphology and histochemistry of glandular trichomes of *Cordia verbenacea* DC. (Boraginaceae) leaves. *Revista Brasileira de Botânica* 31, 457-467. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042008000300010>
- Volf, M., Hrcek, J., Julkunen-Tiitto, R., Novotny, V., 2015. To each its own: Differential response of specialist and generalist herbivores to plant defence in willows. *Journal of Animal Ecology* 84, 1123-1132. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12349>
- Waterman, J.M., Cazzonelli, C.I., Hartley, S. E., Johnson, S.N., 2019. Simulated Herbivory: The Key to Disentangling Plant Defence Responses. *Trends in Ecology & Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.008>
- Watts, S., Kaur, S., Kariyat, R., 2023 Revisiting plant defense-fitness trade-off hypotheses using *Solanum* as a model genus. *Frontiers in Ecology Evolution* 10, 1094961. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1094961>
- Wong, S.K., Lim, Y.Y., Abdllah, N.R., Nordin, F.J., 2011. Assesment of antiproliferative and antiplamodial activies of fibe selected Apocynaceae species. *Complementary Alternative Medicine* 11, 1-8. <ttps://doi.org/10.1186/1472-6882-11-3>
- Xiao, Z., Wang, X., Koricheva, J., Kergunteuil, A., Bayon L.R-C., Liu, M., Hu, F., Rasmann, S., 2018. Earthworms affect plant growth and resistance against herbivores: A meta-analysis. *Functional Ecology* 32, 150-160. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12969>