

Richard Tito Leon

**EFEITOS DA HERBIVORIA NA SOBREVIVÊNCIA E
REPRODUÇÃO DE *Actinocephalus polyanthus*, UMA ESPÉCIE
MONOCÁRPICA DE DUNAS**

Effects of herbivory on survival and reproduction of *Actinocephalus polyanthus*, a monocarpic specie of dune

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas da Universidade Federal de Santa Catarina para a obtenção do título de Mestre em Biologia de Fungos, Algas e Plantas.

Orientadora : Dra. Tânia Tarabini Castellani
Co-orientadora : Dra. Sarita Borges de Fáveri

Florianópolis

2013

Tito Leon, Richard
EFEITOS DA HERBIVORIA NA SOBREVIVÊNCIA E REPRODUÇÃO DE
Actinocephalus polyanthus, UMA ESPÉCIE MONOCÁRPICA DE DUNAS
/ Richard Tito Leon ; orientadora, Tânia Tarabini
Castellani ; co-orientadora, Sarita Borges Fáveri. -
Florianópolis, SC, 2013.
113 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Catarina, Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-
Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas.

Inclui referências

1. Biologia de Fungos, Algas e Plantas. 2. Ecologia de
Interações. 3. Interação planta-herbívoros. I. Castellani,
Tânia Tarabini. II. Fáveri, Sarita Borges. III.
Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-
Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas. IV. Título.

“Efeitos da herbivoria na reprodução e sobrevivência de *Actinocyclus polyanthus*, uma espécie monocárpica de dunas”

por

Richard Tito Leon

Dissertação julgada e aprovada em sua forma final pelos membros titulares da Banca Examinadora (Port. 04/PPGFAP/2013) do Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas - UFSC, composta pelos Professores Doutores:

Banca Examinadora:

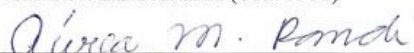


Profª. Dra. Tânia Tarabini Castellani (Presidente/UFSC)

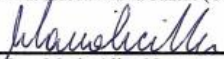
Prof. Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos (INBIO/UNFU)



Profª. Dra. Natalia Hanazaki (CCB/UFSC)



Profª. Dra. Aurea Maria Randi (CCB/UFSC)



Profª. Dra. Maria Alice Neves
Coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas

Florianópolis, 15 de abril de 2013.

À memória de meus pais
e a minha família toda.

Agradecimentos

À minhas orientadoras, Dra. Tânia Tarabini Castellani e Dra. Sarita Borges de Fávéri pela orientação, apoio, dedicação, paciência e todo o conhecimento transmitido a mim durante este período. Ao professor Benedito Cortês Lopes pela identificação dos herbívoros, contribuições no trabalho, correções, sugestões e amizade.

Aos colegas Artur, Elise, Adré, Ana, Leticia, Graziela, Pamela, Silvia, Anita, Maria e Cícero que compartilharam comigo nos trabalhos de campo e laboratório.

À Karla Scherer pela amizade, disponibilidade e auxílio em nossos trabalhos de laboratório e de campo.

A todos os integrantes da banca avaliadora deste trabalho, Heraldo Luis de Vasconcelos, Aurea Randi, Natalia Hanazaki e Rafael Trevisan por aceitarem participar da banca e pelas contribuições.

A todos os colegas do Laboratório de Ecologia Vegetal pela companhia compartilhada durante estes dois anos de convivência.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas da UFSC pela oportunidade, aos todos os professores e colegas.

A Fundação Ford e Instituto de Estudios Peruanos (IEP) pela concessão da bolsa.

Resumo

Fatores bióticos e abióticos atuam sobre a interação planta-herbívoro. Estes fatores podem influenciar na frequência de ocorrência assim como na resposta da planta aos efeitos do dano causado pelos herbívoros. Tendo como foco de estudo a planta monocárpica perene (*Actinocephalus polyanthus*), o presente estudo teve os seguintes objetivos gerais: (1) avaliar a variação estacional de herbivoria e registrar os herbívoros associados a *A. polyanthus*, e (2) avaliar o efeito da herbivoria no crescimento, sobrevivência e sucesso reprodutivo desta planta. O estudo foi realizado no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. Para cumprir com o primeiro objetivo, em sete parcelas permanentes de 5 m² foi avaliada estacionalmente, por um ano, a ocorrência de plantas danificadas, porcentagem de herbivoria e registrada a ocorrência dos herbívoros. Para cumprir com o segundo objetivo, foi realizado experimentos de herbivoria simulada e complementado com tratamentos de plantas danificadas naturalmente pelos herbívoros. Os experimentos foi conduzido em blocos aleatorizados com 16 réplicas (danificados e controles) para cada tratamento. A simulação do dano mecânico foi feita, por uma única vez, varias intensidades e em diferentes fases do desenvolvimento de *A. polyanthus*. Nestes indivíduos, foram avaliados a sobrevivência, crescimento e produção foliar, a produção de estruturas reprodutivas e foi feita teste de germinação para as sementes produzidas. Resultados mostraram que a pressão da herbivoria sobre *A. polyanthus* na fase vegetativa ocorre similarmente ao longo do ano. A folivoria, mesmo intensa (até em torno de 90% de área de roseta foliar removida), não teve efeito sobre a mortalidade. As formigas cortadeiras foram os principais herbívoros de *A. polyanthus* na fase vegetativa, contudo, na fase reprodutiva foram as lagartas que danificam os capítulos. Os indivíduos que reproduziram sincronicamente (na primavera) tiveram maiores probabilidades de escape do ataque dos herbívoros consumidores de estruturas reprodutivas. Em relação ao crescimento, sobrevivência e sucesso reprodutivo das plantas danificadas, dependendo da intensidade de herbivoria que ocorre em determinada fase do desenvolvimento da planta e danificado determinadas estruturas da planta, encontrou-se que o efeito da herbivoria na planta pode ser fatal (morte da planta) ou a planta pode responder compensando insuficientemente, efetivamente ou a pode até sobrecompensar. *Actinocephalus polyanthus* mostrou ser tolerante ao dano foliar na fase

vegetativa, ainda sobrecompensando, mas esta tolerância vai diminuindo à medida que avança o desenvolvimento da planta até que na fase de floração a tolerância é mínima ou nula.

Palavras-chave: Herbivoria, efeitos da herbivoria, resposta compensatória, variação estacional da herbivoria, planta monocárpica, planta-herbívoro interação, tolerância à herbivoria.

Abstrac

Biotic and abiotic factors acting on the plant-herbivore interaction. These factors may influence the frequency of occurrence as well as in plant response to the effects of damage caused by herbivores. Focusing on the study of plant monocarpic perennial (*Actinocephalus polyanthus*), the present study has the following general objectives: (1) assess the seasonal variation of herbivory and record herbivores associated with *A. polyanthus*, and (2) assess the effect of herbivory on growth, survival and reproductive success of the plant. The study was conducted in the Parque Municipal das Dunas Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brazil. To meet the first objective, in seven permanent plots of 5 m² was assessed seasonally for one year, the incidence of damaged plants, percentage of herbivory and recorded the occurrence of herbivores. To meet the second objective, was performed experiments simulated herbivory and complemented with plants naturally damaged by herbivores. The experiment was conducted in randomized block with 16 replicas (damaged and controls) for each treatment. The simulation of the mechanical damage was done, for once, various intensities and at different stages of development of *A. polyanthus*. The subjects were assessed for survival, leaf growth and production, the reproductive structures production and was made the germination test for seeds produced. Results showed that the pressure of herbivory on vegetative *A. polyanthus* occurs the similarly throughout the year. The folivory even intense (up to around 90% rosette leaf area removed), had no effect on mortality. The ants were the main herbivores of *A. polyanthus* in the vegetative phase, however, the reproductive phase were caterpillars that damage inflorescences. Individuals who reproduce synchronously (in the spring) were more likely to escape from herbivores consumers of reproductive structures. With regard to growth, survival and reproductive success of damaged plants depending on the intensity herbivory occurs at a certain stage of plant development and plant damaged certain structures, it was found that the effect of the plant herbivore may be fatal (death plant) or the plant may respond with undercompensation, full compensation or may even overcompensate. *Actinocephalus polyanthus* proved to be tolerant to leaf damage in the vegetative stage, even overcompensating, but this tolerance decreases as it advances the development of the plant until the flowering stage tolerance is minimal or nil.

Keywords: herbivory, effects of herbivory, compensatory response, seasonal variation in herbivory, monocarpic plant, plant-herbivore interaction, herbivory tolerance.

Lista de tabelas

Capítulo 1

Resultados

Tabela 1. Densidade populacional de *Actinocephalus polyanthus* em parcelas de 25 m² (plantas grandes: > 9 cm de diâmetro) e 5 m² (plantas pequenas: < 9 cm) nas diferentes estações do ano: Total de indivíduos nas sete parcelas amostrais; média ± desvio padrão, mínimo e máximo de indivíduos por parcela. (V = indivíduos vegetativos e R = reprodutivos). Letras minúsculas indicam diferenças estatisticamente significativas entre linhas (p < 0,05). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 40

Tabela 2. Total e porcentagem de *Actinocephalus polyanthus* danificados e mortos segundo: plantas danificadas em uma única estação ou danificados repetidas vezes em estações contínuas. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 45

Tabela 3. Frequência média ± desvio padrão de *Actinocephalus polyanthus* danificados por distintos grupos de herbívoros: formigas, lagartas consumidoras de estruturas vegetativas (CEV) e pulgão. Este resultado corresponde a plantas grandes, as pequenas não se analisaram por falta de dados. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 48

Capítulo 2

Material e métodos

Tabela 1. Fenofase e estruturas removidas dos indivíduos reprodutivos de *Actinocephalus polyanthus* em experimento de simulação de herbivoria. As letras minúsculas entre parêntese indicam a estrutura danificada segundo a Figura 4. Cada tratamento tem seu próprio controle (sem lesão). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil 73

Resultados

Tabela 2. Resultados da análise de ANOVA fatorial de medidas repetidas para a taxa diária de crescimento da roseta foliar (TCRF) de indivíduos segundo o estágio do desenvolvimento de *Actinocephalus polyanthus* (adultos e juvenis), após ser submetida a diferentes

intensidades de herbivoria simulada (50%, 90% e controle). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 80

Tabela 3. Resultados da análise de ANOVA para o número total de folhas presentes após a marcação (no momento de simulação) na roseta de indivíduos adultos e juvenis de *Actinocephalus polyanthus* cinco meses após serem submetidos a diferentes intensidades de herbivoria simulada (50%, 90% e sem dano). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 82

Tabela 4. Efeitos da herbivoria simulada na fase vegetativa de *Actinocephalus polyanthus*: média \pm desvio padrão da produção de umbelas e capítulos (total e desenvolvido) por planta, número de sementes (total e desenvolvido) por capítulo, Germinação (percentagem de germinação e coeficiente de velocidade de germinação – CVG), sobrevivência das plântulas germinadas e produção de folhas por dia dessas plântulas. Letras minúsculas diferentes indicam diferença estatisticamente significativa ($p \leq 0,05$). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 84

Tabela 5. Resumo das principais respostas de *Actinocephalus polyanthus* aos distintos tratamentos de dano simulado na fase reprodutiva: número e porcentagem de indivíduos que morreram, produziram sementes ou permaneceram vivos (para maior detalhe ver tabela 6). Todos os indivíduos controles de todos os tratamentos produziram capítulos e sementes. Cada tratamento tem 16 indivíduos réplica. Fenofase emissão de paracládios (EP), danos promovidos: folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central (EP-I); folhas, brácteas e paracládios (EP-II); ápice do eixo central (EP-III). Fenofase flor em botão (FB), danificados: folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central (FB-I); folhas, brácteas e paracládios (FB-II); ápice do eixo central (FB-III). Fenofase flor aberto (FA), danificados: folhas, brácteas, capítulos das umbelas e ápice do eixo central (FA-I); e folhas, brácteas e capítulos das umbelas (FA-II). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 90

Tabela 6. Principais respostas de *Actinocephalus polyanthus* aos distintos tratamentos de dano simulado na fase reprodutiva, número de indivíduos que mostraram distintas respostas correspondentes. Todos os indivíduos controles de todos os tratamentos produziram capítulos e sementes nas umbelas principais laterais. Cada tratamento tem 16 indivíduos réplica. Fenofase emissão de paracládios (EP), danos promovidos: folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central (EP-I); folhas, brácteas e paracládios (EP-II); ápice do eixo central (EP-III).

Fenofase flor em botão (FB), danificados: folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central (FB-I); folhas, brácteas e paracládios (FB-II); ápice do eixo central (FB-III). Fenofase flor aberto (FA), danificados: folhas, brácteas, capítulos das umbelas e ápice do eixo central (FA-I); e folhas, brácteas e capítulos das umbelas (FA-II). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 91

Tabela 7. Efeitos da herbivoria simulada na fase reprodutiva de *Actinocephalus polyanthus*: média \pm desvio padrão da produção de capítulos (total e desenvolvido) por planta, número de sementes (total e desenvolvido) por capítulo, germinação (percentagem de germinação e coeficiente de velocidade de germinação – CVG), sobrevivência das plântulas germinadas e produção de folhas por dia dessas plântulas. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 92

Tabela 8. Efeitos da herbivoria natural na fase reprodutiva de *Actinocephalus polyanthus*: média \pm desvio padrão da produção de capítulos (total e desenvolvido) por planta, número de sementes (total e desenvolvido) por capítulo, germinação (percentagem de germinação e coeficiente de velocidade de germinação – CVG), sobrevivência das plântulas germinadas e produção de folhas por dia dessas plântulas. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 94

Lista de figuras

2. Área de estudo

Figura 1. Localização da área de estudo (delimitado com linha vermelha) nas dunas do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil (Google Earth, 2010/imagem 2012 - DigitalGlobe)..... 21

Figura 2. Dados climáticos para a Ilha de Santa Catarina, SC, Brasil. Temperaturas médias (linha tracejada) e pluviosidade (linha contínua) mensal para uma série temporal de 30 anos (■ - período súper-úmido; || - período úmido). Fonte: Gütschow-Bento *et al.* (2010)..... 22

3. Espécie em estudo

Figura 3. *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano. a) folhas (rosetada), b) brácteas, c) paracládios primarias laterais, d) umbela, e e) capítulos (inflorescências). Modificado de Sano (2004)..... 23

Capítulo 1

Material e métodos

Figura 1. Esquema de transecto que mostra a direção (esquerda ou direita) para a marcação de parcelas de 5 m x 5 m na faixa de até 50 m perpendicular ao transecto e ilustração das cinco sub-parcelas selecionadas por sorteio dentro da parcela maior. As parcelas de 5 m x 5 m foram marcadas junto à primeira aglomeração encontrada de *Actinocephalus polyanthus* nos 50 m percorridos. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 36

Figura 2. *Actinocephalus polyanthus*: (a) planta danificadas por formigas; (b) planta danificada por lagarta consumidora de estruturas vegetativas, seta vermelha indica o corte irregular feita pela lagarta e seta azul indica a presença de fezes na roseta foliar; e (c) planta danificada por pulgão. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 37

Resultados

Figura 3. Porcentagem mediana de dano da roseta foliar de *Actinocephalus polyanthus* nas diferentes estações do ano. Dano foliar distribuídos em intervalos: 1-25% (por sua vez: 5, 10, 15, 20 e 25%), 26-50%, 51-75% e 76-100%. (a) Plantas grandes e (b) plantas pequenas. Barras horizontais representam valores máximo e mínimo. Parque

Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.....	42
Figura 4. Frequência mediana de plantas de <i>Actinocephalus polyanthus</i> danificadas por herbívoros nas diferentes estações do ano. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.....	43
Figura 5. Indivíduos de <i>Actinocephalus polyanthus</i> grandes (> 9 cm de diâmetro da roseta foliar; em 25 m ²) e pequenos (< 9 cm de diâmetro da roseta foliar; em 5 m ²) danificados e sem dano por estação do ano. Valores nas caixas indicam o total de plantas sem dano e danificadas na estação correspondente. Valores no meio das setas: nas setas oblíquas (↘) indicam o número de indivíduos que foram danificadas a partir de indivíduos sem dano registrada na estação anterior, e nas setas verticais (↓) indicam quantas das plantas danificadas sofreram novos danos na estação subsequente. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.....	44
Figura 6. Variação de frequência de plantas na fase reprodutiva de <i>Actinocephalus polyanthus</i> danificadas por herbívoros consumidores de estruturas reprodutivas nas diferentes estações do ano. Letras minúsculas indicam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.....	46
Figura 7. Diâmetro da roseta foliar viva dos indivíduos de <i>Actinocephalus polyanthus</i> na estação anterior à ocorrência da lesão pelos distintos grupos de herbívoros. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.....	49

Capítulo 2

Material e métodos

Figura 1. Herbivoria natural por formigas cortadeiras, Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.	69
Figura 2. <i>Actinocephalus polyanthus</i> : (a) planta sem dano por herbivoria – controle, (b) herbivoria foliar simulada em 50%, (c) herbivoria simulada em 90%. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.....	70
Figura 3. Marcação em anel (fio laranja) envolvendo a roseta foliar e separando as folhas vivas das secas de <i>Actinocephalus polyanthus</i> , Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.....	71

Figura 4. Representação esquemática de danos causados nas distintas estruturas de *Actinocephalus polyanthus* em fenofase de reprodução. A tesoura mostra os danos gerados no experimento de herbivoria simulada: (a) folhas da roseta basal, (b) brácteas, (c) paracládios principais laterais, (d) ápice do eixo central, e (e) capítulos; e a formiga mostra danos gerados por formigas cortadeiras e/ou lagartas da família Noctuidae. (f) paracládios e (g) capítulos. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 74

Figura 5. Círculo de proteção contra a ação de formigas cortadeiras utilizado em estudo com plantas de *Actinocephalus polyanthus* (indicado pelas setas vermelhas). Na parte interior do círculo, feito de polietileno, foi colocado a substância “tangle-trap adhesive”. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 77

Resultados

Figura 6. Taxa de crescimento da roseta foliar (TCRF, cm/dia) em diâmetro do primeiro mês após a simulação do dano até o quinto mês, Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 81

Figura 7. Número de folhas presentes após a marcação (no momento de simulação) na roseta de indivíduos adultos e juvenis de *Actinocephalus polyanthus*, cinco meses após serem submetidos a diferentes intensidades de herbivoria simulada (50%, 90% e sem dano). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 82

Figura 8. Representação esquemática de *Actinocephalus polyanthus*: a) planta sem dano com umbelas e ápice do eixo central: [(i) sem formar capítulos e (ii) umbela do eixo central com capítulos]; b) planta com dano produzido nos paracládios, folhas, brácteas e ápice do eixo central, evidenciando a produção de paracládios e umbelas secundárias laterais; e c) planta com dano produzido nos paracládios, folhas e brácteas, evidenciando a formação de uma umbela do eixo central e paracládios e umbelas secundárias centrais associadas. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 86

Figura 9. Esquema do efeito da herbivoria em *Actinocephalus polyanthus*. A pressão da herbivoria, dependendo da intensidade de herbivoria que ocorre em determinada fase do desenvolvimento da planta e danificando determinadas estruturas da planta, gera: efeito fatal (morte da planta) ou a planta responde compensando insuficientemente,

efetivamente ou sobrecompensando. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 95

Anexos

- Anexo 1. *Actinocephalus polyanthus*. Na imagem se observa plantas na fase vegetativa, flor em botão e flor aberta. Dunas do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 105
- Anexo 2. *Acromyrmex striatus*: (a) cortando folhas e (b) cortando os paracládios de *Actinocephalus polyanthus*. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 105
- Anexo 3. *Acromyrmex hispidus fallax*: (a) cortando folhas e (b) cortando os paracládios de *Actinocephalus polyanthus*. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 106
- Anexo 4. *Junonia evarete* (Nymphalidae): (a) lagarta, (b) indivíduo adulto. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 106
- Anexo 5. *Clepsis* sp1 (Tortricidae): (a) Dano foliar causado pelas lagartas e o casulo (seta vermelha), e (b) indivíduo adulto. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 107
- Anexo 6. *Clepsis* sp2 (Tortricidae): (a) lagarta e (b) indivíduo adulto. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil..... 107
- Anexo 7. Mariposa da família Crambidae. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 108
- Anexo 8. Lagarta da família Psychidae. Na imagem se observa a lagarta dentro do casulo e apenas está saindo a cabeça para consumir as folhas de *Actinocephalus polyanthus*. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 108
- Anexo 9. *Recurvaria* sp. (Gelechiidae): (a) casulo das lagartas nos capítulos de *Actinocephalus polyanthus* e (b) indivíduo adulto. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 109
- Anexo 10. Mariposa da família Pyralidae: (a) indivíduo adulto e (b) capítulos de *Actinocephalus polyanthus* danificados (indicado pelas setas vermelhas) pelas lagartas desta mariposa. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. 109

Anexo 11. Noctuidae: Arctiinae. (a) lagartas consumindo capítulos em início de floração de <i>Actinocephalus polyanthus</i> e (b) indivíduo adulto. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.....	110
Anexo 12. Umbela do eixo central reprodutiva de <i>Actinocephalus polyanthus</i> danificada onde produziu a umbelas secundárias centrais. Estas estruturas estão indicadas por setas vermelhas. Na imagem se mostra que a maioria dos capítulos e umbelas secundárias centrais já foram retiradas. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.	111
Anexo 13. Comparação das estruturas reprodutivas, umbelas de co-florescências (laterais) <i>versus</i> umbela do eixo central de <i>Actinocephalus polyanthus</i> sem dano: média \pm desvio padrão de capítulos (total e desenvolvido) por planta, número de sementes (total e desenvolvido) por capítulo, Germinação (percentagem de germinação e coeficiente de velocidade de germinação – CVG), sobrevivência das plântulas germinadas e produção de folhas por dia dessas plântulas. Para o análise de comparação de médias usou-se teste t pareado. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.....	112
Anexo 14. Comparação das estruturas reprodutivas, umbela do eixo central <i>versus</i> umbela secundaria do eixo central de <i>Actinocephalus polyanthus</i> danificados: média \pm desvio padrão de capítulos (total e desenvolvido) por planta, número de sementes (total e desenvolvido) por capítulo, Germinação (percentagem de germinação e coeficiente de velocidade de germinação – CVG), sobrevivência das plântulas germinadas e produção de folhas por dia dessas plântulas. Para o análise de comparação de médias usou-se teste t pareado. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.....	113

Sumário

1. Introdução geral.....	19
2. Área de estudo.....	20
3. Espécie em estudo	22
Referências bibliográficas.....	25

Capítulo 1. Variação estacional de herbivoria em <i>Actinocephalus polyanthus</i>, uma espécie monocárpica de dunas.....	29
Resumo.....	29
Abstrac	31
1. Introdução.....	31
2. Material e métodos.....	35
2.1. Delineamento amostral.....	35
2.2. Análise estatística dos dados.....	38
3. Resultados.....	39
3.1. Variação estacional da população de plantas em suas diferentes fenofases.....	39
3.2. Frequência de plantas danificadas e porcentagem de dano segundo a fase fenológica da planta.....	41
3.3. Herbívoros associados às estruturas vegetativas e reprodutivas.....	46
3.4. Variação estacional da frequência plantas danificada segundo o tipo de herbívoros.....	47
3.5. Variação do dano segundo o porte da planta.....	48
4. Discussão.....	49
4.1. Frequência de plantas danificadas e porcentagem de dano segundo a fase fenológica da planta.....	49
4.2. Herbívoros associados às estruturas vegetativas e reprodutivas.....	51
4.3. Variação estacional da frequência plantas danificada segundo o tipo de herbívoros.....	51
4.4. Variação do dano segundo o porte da planta.....	52

5. Conclusão.....	53
Referências bibliográficas.....	55

Capítulo 2. Efeitos da herbivoria na fase vegetativa e reprodutiva de *Actinocephalus polyanthus* e a resposta compensatória ao dano 61

Resumo.....	61
Abstrac.....	63
1. Introdução.....	65
2. Material e Métodos.....	67
2.1. Espécie em estudo.....	67
2.2. Delineamento amostral.....	68
2.3. Análise estatística dos dados.....	77
3. Resultados.....	79
3.1. Plantas na fase vegetativa (herbivoria simulada).....	79
3.2. Plantas na fase reprodutiva.....	85
4. Discussão.....	95
4.1. Plantas na fase vegetativa.....	95
4.2. Plantas na fase reprodutiva.....	97
5. Conclusão.....	100
Referências bibliográficas.....	101
Anexos.....	105

1. Introdução geral

As interações consumidor-recurso na natureza são fundamentais. As relações herbívoro-planta apresentam um papel ecologicamente importante para compreensão da dinâmica de um ecossistema (Crawley, 1997; Ricklefs, 2010). Herbívoros são responsáveis por gerar grandes impactos sobre as plantas, estes efeitos estão relacionados ao crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas danificadas (Crawley, 1983; Coley e Barone 1996; Begon *et al.*, 2007) e, bem como, influenciando nas próximas gerações (Puentes e Agren, 2012).

A interação planta herbívoro geralmente é afetada pelas variações climáticas estacionais, em função da disponibilidade e qualidade do recurso alimentar e, da atividade do herbívoro (Crawley, 1983; Owen-Smith, 2002; García e Ehrlén, 2009; Ricklefs, 2010). Nas estações de menor precipitação as plantas podem reduzir o tamanho das folhas e aumentar sua dureza foliar (Oguchi *et al.*, 2006), já na estação chuvosa, as folhas podem apresentar melhor qualidade nutricional, fator que por sua vez favorece o aumento de herbivoria nessa época (Filip *et al.*, 1995; Mazía *et al.*, 2012). Assim, as plantas podem sofrer maior pressão da herbivoria em algumas estações em comparação com as outras.

Uma das respostas comuns adaptativas à herbivoria é a tolerância. A tolerância é a capacidade de minimizar reduções no aptidão (*fitness*) devido à herbivoria (Strauss e Agrawal, 1999; Stowe *et al.*, 2000; Gurevitch *et al.*, 2006; Turley *et al.*, 2013). A tolerância à herbivoria frequentemente mudam o curso da história de vida de um indivíduo vegetal, à medida que as alocações de recursos para a defesas ou compensação são alteradas (Boege e Marquis, 2005). Embora a tolerância não seja provavelmente uma alternativa estrita da resistência da planta à herbivoria ela reflete o grau em que uma planta pode regenerar e reproduzir após sofrer dano por herbívoros (Strassus e Agrawal, 1999).

As diferentes respostas das plantas à herbivoria (defesa química, tolerância, resistência, entre outras respostas) assumem uma interação antagonica entre plantas e herbívoros em nível ecológico e evolutivo (Crawley, 1983; Coley e Barone, 1996; Gurevitch *et al.*, 2006; Begon *et al.*, 2007). No entanto, em algumas situações a planta danificada pode compensar efetivamente e, portanto, suprimir o efeito do dano (Huhta *et al.*, 2000); e em outras, a planta danificada pode ser beneficiada ao ser consumida pelos herbívoros, esta última é a sobrecompensação, quando

as plantas danificadas alcançam maior aptidão (produção de sementes) em comparação com as plantas não danificadas, existindo, portanto, uma relação mutuamente benéfica entre as plantas e seus herbívoros (p. ex., Paige e Whitham, 1987; Agrawal, 1998; Agrawal, 2000; Rautio *et al.*, 2005; Olejniczak, 2011). Contudo, o momento do dano em relação à fenologia da planta influencia na resposta da planta herbivorada (Buckley e Avila-Sakar, 2013).

O presente estudo teve como foco de estudo *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano (Eriocaulaceae) que é uma planta monocárpica (Moldenke e Smith, 1976; Castellani *et al.*, 2001) perene que se reproduz a partir de junho até janeiro (d'Êça-Neves e Castellani, 1994). *Actinocephalus polyanthus* ocorre em abundância nas dunas do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil (Castellani *et al.*, 1995a) onde se desenvolveu a pesquisa. Esta área é caracterizada por apresentar uma série de dunas fixas e semifixas entremeadas por baixadas úmidas parcialmente alagáveis e por ter clima de verão quente, com chuvas distribuídas ao longo de todo o ano (Pandolfo *et al.*, 2002).

Este trabalho teve dois objetivos gerais que estão divididos em dois capítulos: avaliar a variação estacional de herbivoria e registrar os herbívoros associados a *A. polyanthus*, objetivo desenvolvido no primeiro capítulo do trabalho; e avaliar o efeito da herbivoria no crescimento, sobrevivência e sucesso reprodutivo de *A. polyanthus*, objetivo que foi desenvolvido no segundo capítulo.

2. Área de estudo

A pesquisa foi desenvolvida nas dunas da praia da Joaquina, Florianópolis, SC (27°36'40"S e 48°27'10"W). Esta área pertence ao Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, situada no sudeste da Ilha de Santa Catarina (Figura 1). A área de estudo apresenta uma série de dunas fixas e semifixas cobertas por vegetação herbácea e arbustiva, entremeadas por baixadas úmidas parcialmente alagáveis em épocas chuvosas do ano (Bresolin, 1979; Castellani *et al.*, 1996). A cobertura vegetal apresenta-se em mosaico, ocorrendo áreas desprovidas de vegetação. As famílias vegetais mais representativas são Asteraceae, Cyperaceae e Poaceae (Castellani *et al.*, 1995b).

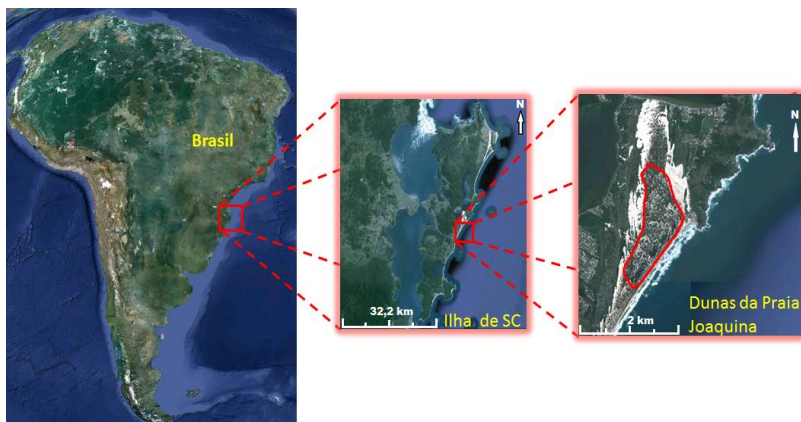


Figura 1. Localização da área de estudo (delimitado com linha vermelha) nas dunas do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil (Google Earth, 2010/imagem 2012 - DigitalGlobe).

A ilha de Santa Catarina possui um clima mesotérmico úmido, tipo Cfa segundo a classificação climática de Köppen, com verões quentes, chuvas distribuídas ao longo de todo o ano, mas com tendência de concentração nos meses de verão, contudo sem estação seca definida (Pandolfo *et al.*, 2002). Gütschow-Bento *et al.* (2010) elaboraram um diagrama climático com valores médios de pluviosidade e temperatura média mensal de uma série temporal de 30 anos (1977-2006) obtidos da EPAGRI-SC para a região de Florianópolis. O diagrama mostra que a região apresenta uma temperatura média anual de 20°C, oscilando entre 16°C e 18°C no inverno e entre 24°C e 26°C no verão. A média pluviométrica anual foi de 1738 mm, com os maiores índices de precipitação em janeiro e os menores índices em junho (Figura 2).

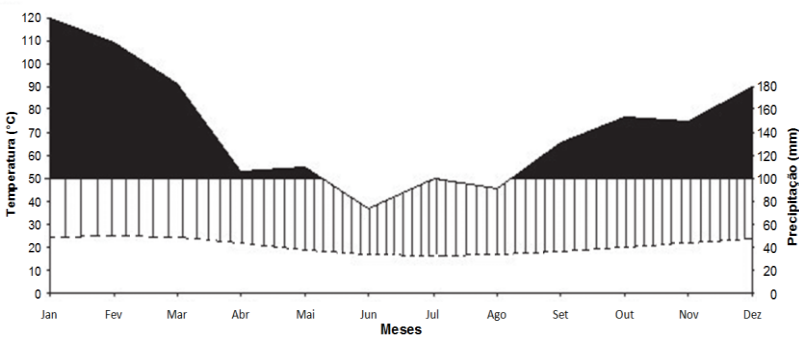


Figura 2. Dados climáticos para a Ilha de Santa Catarina, SC, Brasil. Temperaturas médias (linha tracejada) e pluviosidade (linha contínua) mensal para uma série temporal de 30 anos (■ - período súper-úmido; || - período úmido). Fonte: Gütschow-Bento *et al.* (2010).

3. Espécie em estudo

Actinocephalus (Eriocaulaceae) é um gênero de distribuição restrito ao Brasil e *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano é a espécie com distribuição mais ampla do gênero (Sano, 2004). Apresenta uma distribuição desde Minas Gerais e Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul. Em Santa Catarina, ocorre nos campos do planalto e nos campos arenosos litorâneos da restinga, onde possui um padrão de distribuição agrupada (Moldenke e Smith, 1976). No ambiente de dunas, as maiores densidades estão em altitudes intermediárias do microrrelevo e em áreas com cobertura vegetal associada, o que colabora para evitar o soterramento das plântulas devido à alta mobilidade do substrato (Castellani *et al.*, 1996).

Actinocephalus polyanthus apresenta uma roseta basal com folhas linear-lanceoladas (Moldenke e Smith, 1976). Na fase reprodutiva emite um eixo central que a partir desta estrutura central emite ramos laterais (paracládios) que servem como apoio para as suas estruturas florais em umbelas, o conjunto destas umbelas chama-se co-florescências. No ápice do eixo central raras vezes desenvolve estruturas florais, se desenvolver, chamado-se umbela do eixo central. Ao longo do eixo central e dos paracládios apresentam brácteas muito similares às folhas (Sano, 2004; Figura 3, Anexo 1), quando secos, estes se tornam estruturas ocas e podem ser utilizados para a nidificação de formigas (Cereto *et al.*, 2011). Cada indivíduo apresenta em média oito umbelas, que sustentam capítulos com flores masculinas e femininas, totalizando

aproximadamente 1640 inflorescências capituliformes e 8200 sementes por planta (Castellani e d'Eça-Neves, 2000).

O período reprodutivo de *A. polyanthus* na área de estudo é a partir de junho até janeiro, tendo seu pico de floração em novembro. A duração do período reprodutivo de um indivíduo, desde o início da formação de botões até o início da dispersão de capítulos (conjuntamente com as sementes, porque ficam presos nos capítulos), é em média de 91 dias. Entretanto, a duração destas fases fenológicas pode variar de um ano para o outro, dependendo das condições climáticas, que podem adiar ou acelerar os processos de maturação e envelhecimento dos indivíduos (d'Eça-Neves e Castellani, 1994).

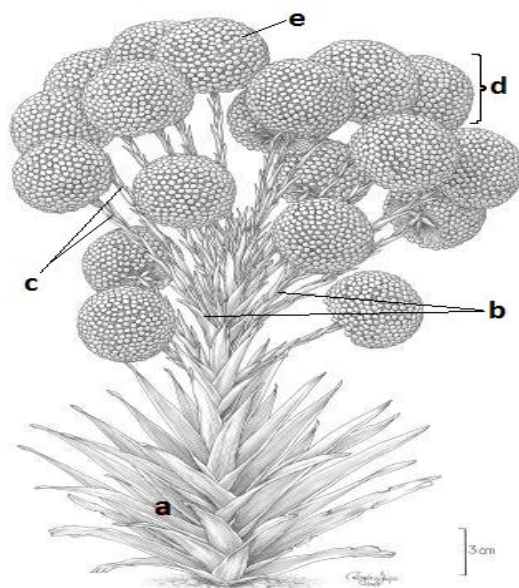


Figura 3. *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano. a) folhas (rosetada), b) brácteas, c) paracládios primarias laterais, d) umbela, e) capítulos (inflorescências). Modificado de Sano (2004).

Na maioria das plantas monocárpicas, o início da floração apresenta uma relação positiva com o tamanho da planta e está sempre em função crescente (Metcalf *et al.*, 2003). Em *A. polyanthus* existe também essa relação, começando a se reproduzir a partir de segundo ano de vida em diante. Porém, a maioria se reproduz mais tarde, havendo um diâmetro da roseta foliar mínimo de 12 cm para reprodução e tendo maiores probabilidades de se reproduzir com diâmetros maiores que 15

cm. Além disso, existe uma relação positiva entre o diâmetro da roseta foliar do indivíduo reprodutivo e o número de umbelas produzidas (d'Eça-Neves e Castellani, 1994; Castellani *et al.*, 2001).

O início da fase reprodutiva de *A. polyanthus* ocorre com a emissão de paracládios, que começa em junho, tendo seu pico de setembro a outubro. O período reprodutivo de *A. polyanthus* na área de estudo é a partir de junho até janeiro. A espécie floresce de julho a janeiro, com maior ocorrência de plantas com flor em novembro. Frutifica a partir de setembro, com pico em dezembro, e dispersa sementes (presos nos capítulos) cerca de três semanas após a frutificação. A duração do período reprodutivo de um indivíduo, desde o início da formação de botões até o início da dispersão de capítulos, é em média de 91 dias. Entretanto, a duração destas fases fenológicas pode variar de um ano para o outro, dependendo das condições climáticas, que podem adiar ou acelerar os processos de maturação e envelhecimento dos indivíduos (d'Eça-Neves e Castellani, 1994).

Referências bibliográficas

- Agrawal A. A. 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in Plant Science*, 5: 309–313.
- Agrawal, A. A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, 279: 1201-1202.
- Begon, M.; Towsend, C. R. e Harper, J. L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Quarta edição, Artmed, Porto Alegre, Brasil, 752 p.
- Boege, K. e Marquis, R. J. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(8): 441-448.
- Bresolin, A. 1979. Flora da restinga da Ilha de Santa Catarina. *Insula*, 10:1-59.
- Bresolin, A. 1979. Flora da restinga da Ilha de Santa Catarina. *Insula*, 10: 1-59.
- Buckley, N. E. e Avila-Sakar, G. 2013. Reproduction, growth, and defense trade-offs vary with gender and reproductive allocation in *Ilex glabra* (Aquifoliaceae). *American journal of botany*, 100(2): 357-364.
- Castellani, T. T.; Folchini, R. e Schherer, K. Z. 1995b. Variação temporal da vegetação em um trecho de baixada úmida entre dunas, Praia da Joaquina, Florianópolis, SC. *Insula* 24: 37-70.
- Castellani, T. T.; Scherer, K. Z. e Paula, G. D. S. 2001. Population ecology of *Paepalanthus polyanthus* (Bong.) Kunth: demography and life history of a sand dune monocarpic plant. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(2): 123-134.
- Castellani, T. T.; Scherer, K. Z.; Locatelli, L.M. e Lopes, B.C. 1995a. The occurrence of *Junonia evarete* (Lepidoptera: Nymphalidae) and *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae) on *Paepalanthus polyanthus* (Eriocaulaceae). *Journal of the New York Entomological Society*, 103: 329-334.
- Castellani, T. T.; Vieira, S. e Scherer, K. Z. 1996. Contribuição ao conhecimento da distribuição espacial de *Paepalanthus polyanthus* (Bong.) Kunth (Eriocaulaceae) em áreas de baixada úmida de dunas. *Acta Botanica Brasilica*, 10: 25-36.

- Castellani, T.T. e d'Eça-Neves, F. F. 2000. Population ecology of *Paepalanthus polyanthus*: predispersal hazards and seed production. *Acta Botanica Brasilica*, 14: 317-326.
- Cereto, C. E.; Schmidt, G. O.; Martins, a. G.; Castellani, T. T. e Lopes, B. C. 2011. Nesting of ants (Hymenoptera, Formicidae) in dead post-reproductive plants of *Actinocephalus polyanthus* (Eriocaulaceae), a herb of coastal dunes in southern Brazil. *Insectes Sociaux*, 58(4): 469–471.
- Coley, P. D. e Barone, J. A., 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 305–335.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal plant interactions*. Blackwell Scientific, Oxford, UK, 437 p.
- Crawley, M. J. 1997. Plant-herbivore dynamics, pp. 401 – 474. *In*: Crawley, M. J. (ed.) *Plant ecology*, second edition. Blackwell Science, Oxford, UK.
- d'Eça-Neves, F. F. e Castellani, T. T. 1994. Fenologia e aspectos reprodutivos de *Paepalanthus polyanthus* (Bong.) Kunth (Eriocaulaceae) em baixada úmida entre dunas na Praia da Joaquina, Ilha de Santa Catarina, SC. *Insula*, 23: 121-149.
- Filip, V.; Dirzo, R.; Maass, J. M. e Sarukhán, J. 1995. Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica*, 27: 78–86.
- García M.B. e Ehlén, J. 2009. Evaluación de los efectos demográficos y evolutivos de las interacciones planta-animal mediante modelos matriciales, pp. 95-112. *In*: Medel, R., Aizen, M.A., Zamora, R (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Gurevitch, J.; Scheiner, S. M. e Fox, G. A. 2006. *Ecologia Vegetal*. Segunda edição, Artmed, Porto Alegre, Brasil, 592 p.
- Gütschow-Bento, L. H.; Castellani, T. T.; Lopes, B. C. e Godinho, P. D. S. 2010. Clonal growth and phenology strategies of *Syngonanthus chrysanthus* Ruhland (Eriocaulaceae) in dune slacks at Joaquina Beach, Florianópolis, Santa Catarina state. *Acta Botanica Brasilica*, 24(1): 205-213.
- Huhta, A.; Lennartsson, T.; Tuomi, J.; Rautio, P. e K. Laine, K. 2000. Tolerance of *Gentianella campestris* in relation to damage intensity: an interplay between apical dominance and herbivory. *Evolutionary Ecology*, 14: 373-392.

- Mazía, N.; Chaneton, E. J.; Dellacanonica, C.; Dipaolo, L. e Kitzberger, T. 2012. Seasonal patterns of herbivory, leaf traits and productivity consumption in dry and wet Patagonian forests. *Ecological Entomology*, 37(3): 193–203.
- Metcalf, J. C.; Rose, K. E. e Rees, M. 2003. Evolutionary demography of monocarpic perennials. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(9): 471–480.
- Moldenke, H. N. e Smith, L. S. 1976. Eriocauláceas. *In*: Reitz, R. (ed.) *Flora Ilustrada Catarinense*. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, Brasil, 94 p.
- Oguchi, R.; Hikosaka, K.; Hiura, T. e Hirose, T. 2006. Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. *Oecologia* 149: 571–582.
- Olejniczak, P. 2011. Overcompensation in response to simulated herbivory in the perennial herb *Sedum maximum*. *Plant Ecology*, 212: 1927–1935
- Owen-Smith, R. N. 2002. Adaptive herbivore ecology: from resources to populations in variable environments. Cambridge University Press, 374 p.
- Paige, K. N., e Whitham, T. G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129: 407–416.
- Pandolfo, C.; Braga, H. J.; Silva Júnior, V. P.; Massignam, A. M.; Pereira, E. S. e Thomé, U. M. R. 2002. Atlas climatológico do Estado de Santa Catarina. Florianópolis: EPAGRI. CD-Rom.
- Puentes, A., e Ågren, J. 2012. Additive and non-additive effects of simulated leaf and inflorescence damage on survival, growth and reproduction of the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. *Oecologia*, 169(4): 1033–42.
- Rautio, P.; Huhta, A. P.; Piippo, S.; Tuomi, J.; Juenger, T; Saari, M. e Aspi, J. 2006. Overcompensation and adaptive plasticity of apical dominance in *Erysimum strictum* (Brassicaceae) in response to simulated browsing and resource availability. *Oikos* 111: 179–191
- Ricklefs, R.E. 2010. A economia da natureza. Sexta edição. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, Brasil, 546 p.
- Sano, P. T. 2004. *Actinocephalus* (Korn.) Sano (*Paepalanthus* sect. *Actinocephalus*), a new genus of Eriocaulaceae, and other taxonomic and nomenclatural changes involving *Paepalanthus* Mart. *Taxon*, 53(1): 99–107.

- Stowe, K. A.; Marquis, R. J.; Hochwender, C. G. e Simms, E. L. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31: 565–595.
- Strauss, S. Y. e Agrawal, A. A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14:179-185.
- Turley, N. E.; Godfrey, R. M. e Johnson M. T. J. 2013. Evolution of mixed strategies of plant defense against herbivores. *New Phytologist*, 197: 359-361.

Capítulo 1

Variação estacional de herbivoria em *Actinocephalus polyanthus*, uma espécie monocárpica de dunas

Seasonal variation of herbivory in *Actinocephalus polyanthus*, a monocarpic specie of dune

Resumo

A variação estacional na interação planta-herbívoros ocorre em função dos fatores climáticos, da disponibilidade do recurso alimentar e da atividade do herbívoro. *Actinocephalus polyanthus* é uma planta monocárpica perene que ocorre nas dunas costeiras do sul do Brasil, formando densos agrupamentos descontínuos. Utilizando *A. polyanthus* como modelo de estudo, este trabalho teve como objetivos: (a) avaliar a variação estacional da frequência de indivíduos danificados e a porcentagem de dano segundo a fase fenológica da planta; (b) registrar os herbívoros associados às estruturas vegetativas e reprodutivas de *A. polyanthus*; (c) avaliar a variação estacional da frequência de indivíduos danificados segundo o tipo de herbívoros; (d) avaliar a variação do dano segundo o porte da planta; e e) determinar a dependência de frequência de plantas danificadas na fase reprodutiva com referência à densidade. O estudo foi realizado no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil. Foram traçados dois transectos perpendiculares ao mar onde sete parcelas permanentes de 5 m x 5 m por transecto foram demarcadas e distantes 100 m entre si. Nestas, foram avaliados indivíduos de *A. polyanthus* com roseta foliar ≥ 9 cm de diâmetro. Os indivíduos menores que 9 cm foram monitorados nas subparcelas de 1 m x 1 m (5 m² por parcela). Em cada indivíduo, foram registradas a ocorrência de dano, a porcentagem estimativa de dano e a ocorrência dos herbívoros. A frequência de plantas danificadas e a porcentagem de herbivoria, não variaram entre as estações para plantas na fase vegetativas, observando-se, na maioria das plantas, novos danos a cada período. Já nas plantas na fase reprodutiva ocorreu significativamente maior frequência de dano no verão. O dano foliar causado pelos herbívoros não teve efeito sobre a mortalidade, a arquitetura foliar rosetada da planta favoreceu na proteção dos meristemas. Registraram-se duas espécies de formigas, sete espécies de lagartas e pulgão. As formigas foram os principais herbívoros de *A.*

polyanthus na fase vegetativa, contudo, na fase reprodutiva foram as lagartas que danificam os capítulos. Houve maior frequência de plantas danificadas por lagartas consumidoras de estruturas vegetativas (CEV) no outono, enquanto que a ação das formigas e pulgões foi similar entre as estações. O forrageio das formigas não foi seletivo quanto ao tamanho da planta nem quanto à idade das folhas. Entretanto, as lagartas CEV e os pulgões foram seletivos, apresentando maior probabilidade de ataque às plantas de maior tamanho de roseta foliar viva. Também, os herbívoros consumidores de estruturas reprodutivas (CER) foram seletivos quanto ao recurso alimentar, ocorrendo com maior probabilidade nos indivíduos com maior número de umbelas. Os resultados sugerem que *A. polyanthus* na fase vegetativa sofre danos de intensidade e frequências similares em todas as estações e são tolerantes ao dano foliar. Na fase reprodutiva, os indivíduos que reproduziram no pico da floração (primavera) tiveram maiores probabilidades de escape do ataque dos herbívoros CER, por sincronismo na reprodução. A variação estacional de ocorrência acontece para alguns grupos de herbívoros e para outros não. As formigas não selecionam o recurso alimentar, enquanto que as lagartas de lepidóptera e pulgões selecionam.

Palavras-chave: Herbivoria, efeitos da herbivoria, variação estacional da herbivoria, planta monocárpica, planta-herbívoro, *Actinocephalus*.

Abstrac

Seasonal variation in plant-herbivore interaction occurs in funtion of climatic factors, the availability of food resources and herbivore activity. *Actinocephalus polyanthus* is a monocarpic perennial plant that occurs in coastal dunes of southern Brazil, forming dense agglomerations and discontinuous. Using *A. polyanthus* as a study model, this study aimed to: (a) evaluate the seasonal variation in the frequency of damaged plants and the percentage of damage according to the phenological stage of the plant, (b) register herbivores associated with vegetative and reproductive structures of *A. polyanthus*, (c) evaluate the seasonal variation in the frequency of individuals damaged by type of herbivores, (d) evaluate the variation of the damage according to the size of the plant, and e) determine the frequency dependence of damaged plants in the reproductive stage with reference to density. The study was conducted in the Parque Municipal das Dunas Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brazil. Were trace two transects perpendicular to the coastline where seven permanent plots of 5 mx 5 m per transect were marked and 100 m away from each other. These were evaluated of *A. polyanthus* with rosette diameter ≥ 9 cm. Smaller plants than 9 cm were monitored in plots of 1 m x 1 m (5 m² per plot). In each plants, was recorded the occurrence of damage, estimate the percentage of damage and the occurrence of herbivores. The frequency of damaged plants and the percentage of herbivory, did not vary between seasons for vegetative stage plants, observing, in most plants, further damage to each period. Already in reproductive stage plants, occurred significantly more damage often in the summer. The leaf damage caused by herbivores had no effect on mortality, leaf architecture rosetada plant favored the protection of meristems. We recorded two ant species, seven species of caterpillars and aphids. Ants were the main herbivores of *A. polyanthus* in the vegetative phase, however, the reproductive phase were caterpillars that damage inflorescenses. There was a higher frequency of plants damaged by caterpillars consumers vegetative structures (CVS) in the fall, while the action of ants and aphids was similar between seasons. The foraging of ants was not selective as to the size of the plant or on the age of the leaves. However, the CVS caterpillars and aphids were selective, with more likely to attack plants larger rosette leaf alive. Also, herbivores consumers of reproductive structures (CRS) were selective about the food source, most likely occurring in individuals with higher number of umbels. The results

suggest that *A. polyanthus* in the vegetative phase suffers damage intensity and frequency similar in all seasons and are tolerant to leaf damage. In the reproductive phase, individuals who reproduced the peak flowering (spring) were more probability to escape from attack of herbivores CRSs, by synchronomous reproduction. Seasonal variation in occurrence happens for some groups of herbivores and not for others. Ants do not select food sources, while the lepidopteran caterpillars and aphids select.

Keywords: herbivory, effects of herbivory, seasonal variation in herbivory, monocarpic plant, plant-herbivore interaction, *Actinocephalus*.

1. Introdução

A interação planta-herbívoro é um componente da dinâmica de quase todos os ecossistemas (Crawley, 1997), com profundas implicações para as plantas, tanto ao nível do indivíduo, quanto da população e da comunidade (Janzen, 1970; Crawley, 1997; Gurevitch *et al.*, 2006). A herbivoria pode gerar um impacto substancial sobre o crescimento, a sobrevivência e a reprodução de plantas e, com frequência, reduzindo a capacidade competitiva das espécies mais consumidas (Crawley, 1983; Coley e Barone 1996; Begon *et al.*, 2007).

Sabe-se que nos ambientes estacionais, a variação climática, como a temperatura, precipitação, luz, entre outros fatores ambientais, influencia no ciclo vital das plantas. Esta influência pode ser refletida na maior ou menor produção de folhas (Crawley, 1983) e na determinação do período da reprodução (Taiz e Zeiger, 2011). A produção destas estruturas vegetativas ou reprodutivas expressa a disponibilidade de distintos recursos em um mesmo indivíduo (folha, caule, flor, fruto) que podem ser consumidos por distintas espécies de herbívoros (García e Ehrlén, 2009). Esta disponibilidade de recurso é um fator importante para regular a variação estacional de ocorrência dos herbívoros, sendo que alguns insetos se limitam ao consumo de uma estrutura vegetal específica, estando, portanto, bem relacionados à fenologia das plantas (García e Ehrlén, 2009; García *et al.*, 2009; Ricklefs, 2010).

Os organismos são afetados pelas condições abióticas e bióticas em que vivem (Begon *et al.*, 2007). Condições abióticas podem ser importantes fatores que influenciam na dinâmica das interações planta-herbívoro (Bale *et al.* 2002; Garibaldi *et al.*, 2011). A heterogeneidade temporal, causada por condições climáticas flutuantes, é um fator chave que afeta a mudança da população na maioria dos herbívoros. O aumento das precipitações, por exemplo, pode aumentar a produtividade das plantas, permitindo também o aumento populacional dos herbívoros e, portanto, maior nível de herbivoria (Crawley, 1983). Em relação à temperatura, períodos frios limitam as atividades dos insetos herbívoros (Lopes, 2001 e Mazía *et al.*, 2012).

Alguns estudos (Farji-Brener e Protomastro, 1992; Filip *et al.* 1995; Castellani *et al.*, 1995; Lopes, 2005; Mazía *et al.*, 2012) feitos em distintos ambientes mostram a variabilidade estacional na herbivoria. Filip *et al.* (1995) mostraram que na floresta decídua tropical do

México, nas épocas úmidas, a produção de folhas foi de melhor qualidade nutritiva, fator que gerou por sua vez maiores níveis de herbivoria. Nos ambientes úmidos na Patagônia Argentina (Mazía *et al.*, 2012) e no Chaco Argentino (Farji-Brener e Protomastro, 1992), temperaturas baixas na estação fria (inverno) limitam a folivoria, ocorrendo assim, maior herbivoria nos períodos quentes (verão) e no início da estação chuvosa (outono). Em ambiente de dunas no sul do Brasil, lagartas de mariposa (*Junonia evarete*) aumentam a ocorrência em função à maior oferta de recurso foliar que é oferecida no final da temporada chuvosa (Castellani *et al.*, 1995). Similarmente, formigas cortadeiras (*Acromyrmex striatus*) variam estacionalmente sua atividade de forrageio das estruturas vegetais, aumentando a coleta nos períodos mais quentes (verão). A variação estacional do forrageio das formigas cortadeiras também se mostra em relação ao estado fenológico das plantas, coletando conforme a oferta do substrato (folha e flores) (Lopes, 2005).

Insetos herbívoros podem consumir quase todos os tipos de tecidos vivos vegetais e os danos podem ocorrer em qualquer fase do ciclo de vida de uma planta (Rico-Gray *et al.*, 2004). No entanto, alguns herbívoros ocorrem com maior frequência nas plantas de tamanho grande, que está diretamente relacionado à maior disponibilidade do recurso alimentar, e consumindo principalmente as folhas jovens (Castellani *et al.*, 1995a; Coley e Barone, 1996; Arany *et al.*, 2005; Schoonhoven *et al.*, 2005). Para esta seleção do recurso, influenciam, por um lado, as características físicas e químicas do recurso vegetal, por exemplo, folhas jovens são geralmente nutritivas (Owen-Smith, 2002; Gurevitch *et al.*, 2006); e por outro lado, o tipo do herbívoro, espécies polípagas preferem folhas maduras enquanto que herbívoros com estreitas faixas de planta hospedeira (especialistas) geralmente mostram preferência pelas folhas jovens (Owen-Smith, 2002). Fatores abióticos estacionais influenciam na qualidade do substrato vegetal, por exemplo, na estação chuvosa podem ser encontradas folhas com melhor qualidade nutricional (Filip *et al.*, 1995; Mazía *et al.*, 2012).

A diversidade e a densidade de plantas poderiam afetar a abundância dos herbívoros, especialmente, os herbívoros especialistas poderiam ser atraídos e permanecer nas áreas onde existe a maior concentração de plantas hospedeiras (Root, 1973), no entanto, algumas espécies de herbívoros não apresentam esse comportamento em relação a densidade das plantas, seja em relação a folhas e caules (Rausher e

Feeny, 1980, Stilling e Moon, 2005) ou flores e frutos (Crawley e Pattrasudhi, 1988).

No presente estudo foi utilizado como modelo de estudo, *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano (Eriocaulaceae) que é uma planta monocárpica perene de dunas, monóica e rosetada (Moldenke e Smith, 1976; Castellani *et al.*, 2001). O período reprodutivo desta planta é a partir de junho até janeiro, tendo seu pico de floração em novembro (d'Eça-Neves e Castellani, 1994).

Este trabalho teve como objetivos: a) avaliar a variação estacional da frequência de indivíduos danificados e a porcentagem de dano segundo a fase fenológica da planta; b) registrar os herbívoros associados às estruturas vegetativas e reprodutivas de *A. polyanthus*; c) avaliar a variação estacional da frequência de indivíduos danificados segundo o tipo de herbívoros; d) avaliar a variação do dano segundo o porte da planta; e e) determinar a dependência de frequência de plantas danificadas na fase reprodutiva com referência à densidade.

2. Material e métodos

2.1. Delineamento amostral

Foram utilizados dois transectos perpendiculares ao mar, com 500 m de comprimento, distanciados 700 m entre si e estabelecidos a partir de 500 m da praia para o interior. A cada 100 m de cada transecto se percorreu perpendicularmente um máximo de 50 m à direita ou à esquerda do transecto à procura de aglomerações de *A. polyanthus*. A primeira aglomeração encontrada foi amostrada usando-se uma parcela de 5 m x 5 m. A definição da direção para o estabelecimento da parcela (direita ou esquerda) foi feita por sorteio. Nos pontos que não se encontrou indivíduos na primeira direção, foi tomada a direção oposta. Quando não se encontraram aglomerações de *A. polyanthus*, se passou ao próximo ponto da transecção (Figura 1).

Nas parcelas de 5 m x 5 m, todos os indivíduos com diâmetro maior que nove centímetros de roseta foliar basal (designados plantas grandes) foram marcados e avaliados (para variáveis, ver nos parágrafos seguinte). Para a avaliação de indivíduos menores de nove centímetros (designados plantas pequenas) foi feita a subdivisão da parcela em 25 sub-parcelas de 1 m x 1 m onde cinco sub-parcelas foram sorteadas para o monitoramento, sendo o total dos indivíduos expressos em 5 m² (Figura 1). No total, foram estabelecidas oito parcelas de 5 m x 5 m. Indivíduos menores de um centímetro não foram considerados neste estudo, pela dificuldade de identificação. A separação segundo as

classes de tamanho de roseta foliar (1 – 9 cm e maiores que 9 cm) foi designada para a viabilidade do trabalho, porque, na área de estudo, plantas com roseta foliar ≤ 9 cm geralmente ocorrem com bastante frequência do que plantas > 9 cm (Castellani *et al.*, 2001), pelo que dificultaria o trabalho em uma área maior.

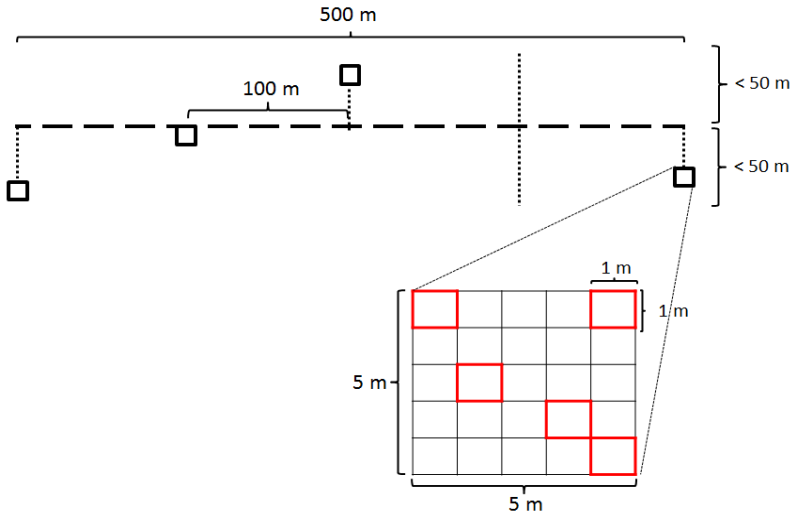


Figura 1. Esquema de transecto que mostra a direção (esquerda ou direita) para a marcação de parcelas de 5 m x 5 m na faixa de até 50 m perpendicular ao transecto e ilustração das cinco sub-parcelas selecionadas por sorteio dentro da parcela maior. As parcelas de 5 m x 5 m foram marcadas junto à primeira aglomeração encontrada de *Actinocephalus polyanthus* nos 50 m percorridos. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

As avaliações foram estacionais, no inverno (agosto) e primavera (novembro) de 2011, e verão (fevereiro) e outono (maio) de 2012. Em todos os indivíduos avaliados foram registrados os seguintes dados: diâmetro da roseta foliar viva (média de duas medições perpendiculares, tendo como referência a projeção das folhas maiores); porcentagem estimada de dano foliar (estimativa visual em intervalos de 5%, considerando como referência a quantidade total das folhas vivas da planta toda); fase fenológica da planta (na fase vegetativa ou reprodutiva, este último considerado desde a emissão de paracládios);

registro de ocorrência dos herbívoros; e a sobrevivência ou morte dos indivíduos.

O método de mensuração da herbivoria pela estimativa visual facilita uma avaliação de quantidade maior de amostras e sub-amostras pelo que mostra acurácia similar aos métodos usados com o processamento da imagem (Rodríguez-Auad e Simonotti, 2001).

Em campo, quando foi possível, as plantas na fase vegetativa foram classificadas de acordo com o tipo de dano e de herbívoro, segundo critérios visuais. Assim, as formigas cortadeiras foram associadas a cortes transversais, quase horizontais, presentes nas folhas e brácteas; as lagartas consumidoras de estruturas vegetativas (CEV) foram associadas às raspagens e cortes circulares irregulares nas folhas e também pela presença de fezes nas rosetas; por último, os pulgões, que eram observados diretamente na planta no momento da avaliação (Figura 2). Nas plantas com estruturas reprodutivas danificadas não foi possível diferenciar os danos gerados por alguns grupos de herbívoros, como formigas e as lagartas da família Noctuidae.



Figura 2. *Actinocephalus polyanthus*: (a) planta danificadas por formigas; (b) planta danificada por lagarta consumidora de estruturas vegetativas, seta vermelha indica o corte irregular feita pela lagarta e seta amarela indica a presença de fezes na roseta foliar; e (c) planta danificada por pulgão. Parque Municipal das Dunas da

Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Os herbívoros encontrados atuando sobre as plantas foram coletados e transportados ao laboratório de Ecologia Vegetal da Universidade Federal de Santa Catarina para a identificação. As formigas foram coletadas em frascos com álcool a 70% e as lagartas foram criadas sobre folhas, caule ou inflorescências de *A. polyanthus*, dependendo da estrutura que a lagarta consumia, e quando se tornaram adultas foram montadas e identificadas.

2.2. Análise estatística

Dados foram testados a normalidade com teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade de variâncias com teste de Levene's, dados que não cumpriam com os pressupostos de normalidade e homogeneidade de variâncias foram transformados: os dados referentes ao número de indivíduos foram transformados pelo cálculo da raiz quadrada, como sugerido por Gotelli e Ellison (2004), e para dados referentes expressos em porcentagem, a logit ($\text{logit} = \log [p / (1 - p)]$), sendo p = proporção) foi aplicada como sugerido por Warton e Hui (2011). Após a transformação, os dados que cumpriam com os pressupostos foram analisados com testes paramétricos e os que não cumpriram foram analisados com testes não paramétricos.

Para avaliar se a densidade de plantas, tanto grandes como pequenas, foi similar entre as estações do ano se utilizou ANOVA de medidas repetidas. Esta ANOVA também foi empregada para avaliar a variação no número de plantas na fase reprodutivas. Quando as diferenças foram significativas, o teste de Student-Newman-Keuls (SNK) foi aplicado para comparações múltiplas *a posteriori*.

Para avaliar a variação estacional da frequência de plantas nas fases vegetativas e reprodutivas de *A. polyanthus* danificados por herbívoros, assim como a variação na porcentagem de dano foliar nas rosetas, utilizou-se o teste não paramétrico de Friedman. Os dados de porcentagem de dano foliar foram distribuídos nos intervalos seguintes: 1-25%, 6-15%, 26-50%, 51-75% e 76-100%. Além de mostrar estes intervalos, a primeira classe (1-25%) também foi avaliada em intervalos de 5 em 5%. A razão para mostrar com maior detalhe este intervalo de porcentagem é porque, menores porcentagens de herbivoria ocorrem com maior frequência na natureza (Dirzo e Dominguez, 1995; Boege e Dirzo, 2004). A variação estacional da frequência de plantas na fase vegetativas danificadas por distintos grupos de herbívoros foi verificada

por ANOVA de medidas repetidas ou teste não paramétrico de Friedman. Esta avaliação foi feita apenas para plantas grandes, pois nas pequenas não se obteve dados suficientes para fazer as análises. Plantas danificadas em uma determinada estação que persistiram o dano no seguinte estação, sem sofrer novo dano (determinada pela diminuição de porcentagem de dano), foram retiradas destes análises.

Para avaliar se o tamanho da roseta foliar diferiu entre plantas danificadas ou não por diferentes grupos de herbívoros, usou-se o teste de Mann Whitney. Para isso foi utilizado o diâmetro da roseta foliar viva dos indivíduos na estação anterior à ocorrência da lesão. Por esta razão, as plantas danificadas registradas no inverno (instalação) foram retiradas da análise. Para estes testes foram aleatoriamente escolhidos, do total para cada caso, 100 indivíduos sem dano, 100 plantas danificadas por formigas e outros 100 danificadas por lagartas CEV. Para pulgões foram escolhidos 50 pares de indivíduos (50 sem dano e 50 danificados), porque no total houve menos que 100 indivíduos de *A. polyanthus* danificados por pulgões. Para evitar a dependência, cada indivíduo teve uma única chance de ser escolhido em quaisquer das estações.

Para avaliar se as plantas na fase reprodutiva danificada/não-danificada por herbívoros consumidores de estruturas reprodutivas (CER) relaciona-se ao número de umbelas por planta em reprodução, se usou o teste de regressão logística. Foi feita uma regressão linear para testar se a frequência de indivíduos reprodutivos de *A. polyanthus* danificados pelos herbívoros CER dependia da densidade de indivíduos reprodutivos. Para estas análises foi utilizado o total de plantas que reproduziram ao longo do ano:

As análises estatísticas foram realizadas com auxílio do programa Statistica 7.

3. Resultados

3.1. Variação estacional da população de plantas em suas diferentes fenofases

Considerando o monitoramento feito nas quatro estações do ano foram amostrados em média 2217 (± 20) indivíduos grandes nas sete parcelas amostrais de 25m² e 481 (± 152) pequenos de *A. polyanthus* nas cinco subparcelas de 1m² que estavam nas sete parcelas amostrais de 25m². Todos os indivíduos (30 plantas grandes e 11 pequenas) de uma

parcela morreram no verão (fevereiro de 2012) após um alagamento, sendo que esta parcela foi retirada das análises. O número médio de plantas grandes na população não variou entre as quatro estações do ano (ANOVA de medidas repetidas: $F_{3;18} = 0,6484$; $p = 0,594$), assim como o número de plantas pequenas (ANOVA de medidas repetidas: $F_{3;18} = 2,3182$; $p = 0,110$) (Tabela 1).

No total monitorado, a reprodução ocorreu em 131 plantas. O número de indivíduos reprodutivos variou de acordo com as estações do ano (ANOVA de medidas repetidas: $F_{3;18} = 19,4293$; $p < 0,001$), sendo que na primavera houve maior quantidade de reprodutivos ($p < 0,001$; Tabela 1). Nestas plantas, o número de umbelas variou de um a 19, encontrando-se a maioria na classe de cinco a 10 umbelas (64 indivíduos, representando 48,9%) e o menor número de plantas na fase reprodutiva na classe de 15 – 20 umbelas (nove indivíduos, representando 6,9%).

Tabela 1. Densidade populacional de *Actinocephalus polyanthus* em parcelas de 25 m² (plantas grandes: > 9 cm de diâmetro) e 5 m² (plantas pequenas: < 9 cm) nas diferentes estações do ano: Total de indivíduos nas sete parcelas amostrais; média ± desvio padrão, mínimo e máximo de indivíduos por parcela. (V = indivíduos vegetativos e R = reprodutivos). Letras minúsculas indicam diferenças estatisticamente significativas entre linhas ($p < 0,05$). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Tamanho da planta/estação do ano	Total	Média/parcela		Mínimo/parcela		Máximo/parcela	
		V+R	R	V+R	R	V+R	R
Grande							
Inverno	2235	319 ± 314 a	2,9 ± 2,4 a	18	0	920	7
Primavera	2225	318 ± 311 a	17,3 ± 13,3 b	18	4	919	40
Verão	2219	317 ± 307 a	5 ± 4,12 a	15	1	903	10
Outono	2188	313 ± 307 a	3 ± 3,27 a	10	0	899	8
<i>Análise estatística</i>		$F_{3;18} = 0,6484$; $p = 0,594$	$F_{3;18} = 19,4293$; $p < 0,001$				
Pequena							
Inverno	363	52 ± 51 a		0		129	
Primavera	397	57 ± 54 a		0		147	
Verão	463	66 ± 51 a		12		138	
Outono	701	100 ± 102 a		12		304	
<i>Análise estatística</i>		$F_{3;18} = 2,3182$; $p = 0,110$					

3.2. Frequência de plantas danificadas e porcentagem de dano segundo a fase fenológica da planta

3.2.1. Plantas na fase vegetativas

Houve maior frequência de indivíduos danificados até 25% de roseta foliar e dentro deste intervalo de porcentagem, a maioria foram indivíduos com 5% de roseta foliar danificada, este comportamento foi similar para as quatro estações do ano (Figura 3). Considerando todas as intensidades de dano, não houve variação da porcentagem da roseta foliar danificada com relação às estações, na categoria de plantas grandes (teste de Friedman: $N = 7$; $gl = 3$; $\chi^2 = 2,829$; $p = 0,419$) nem nas pequenas (teste de Friedman: $N = 6$; $gl = 3$; $\chi^2 = 3,4$; $p = 0,334$). Entretanto, houve uma grande variação entre as parcelas, assim, a parcela com plantas mais frequentemente danificadas apresentou uma média estacional de $90 \pm 20\%$ de dano em plantas grandes e $36,2 \pm 14,1\%$ em pequenas, em comparação com as outras parcelas que variaram de $2,5 \pm 0,3\%$ a $9,4 \pm 2,6\%$ de dano nas plantas grandes e de $0,3 \pm 0,1\%$ a $1,1 \pm 1,1\%$ nas plantas pequenas (Figura 3).

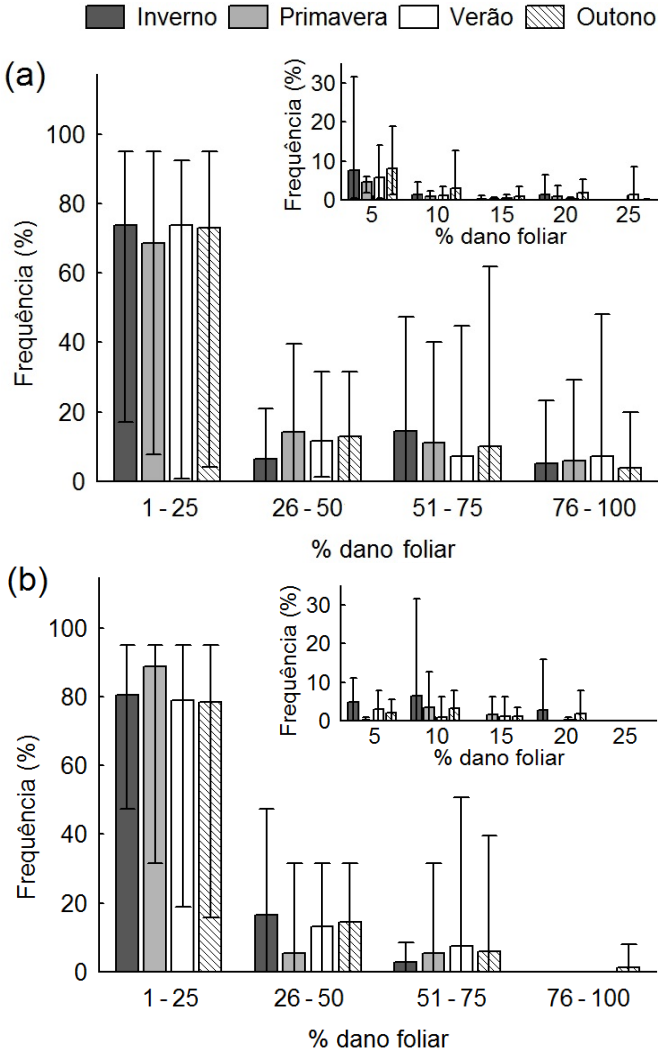


Figura 3. Porcentagem mediana de dano da roseta foliar de *Actinocephalus polyanthus* nas diferentes estações do ano. Dano foliar distribuídos em intervalos: 1-25% (por sua vez: 5, 10, 15, 20 e 25%), 26-50%, 51-75% e 76-100%. (a) Plantas grandes e (b) plantas pequenas. Barras horizontais representam valores máximo e mínimo. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Nas quatro estações, foi danificado um total de 1881 (21,2%) dos indivíduos grandes e 120 (6,5%) dos pequenos. Não houve variação quanto à frequência de indivíduos de *A. polyanthus* danificados com respeito às estações do ano para as plantas grandes (teste de Friedman: $N = 7$; $gl = 3$; $\chi^2 = 1,8$; $p = 0,615$) nem para as pequenas (teste de Friedman: $N = 7$; $gl = 3$; $\chi^2 = 9,6$; $p = 0,441$). Entre as parcelas houve uma grande variação de frequência de indivíduos danificados. Uma parcela que apresentava uma média estacional de $228,3 \pm 15,2$ indivíduos grandes e $12 \pm 4,2$ indivíduos pequenos, teve em média $98,5 \pm 0,1\%$ dos indivíduos grandes e $90 \pm 20\%$ dos pequenos herbivorados nas quatro estações do ano. Em comparação, nas outras parcelas os valores variaram de $5,76 \pm 4,07\%$ a $20,2 \pm 18,4\%$ dos indivíduos grandes e de $0,7 \pm 0,5\%$ a $2,4 \pm 2,8\%$ das plantas pequenas danificadas (Figura 4).

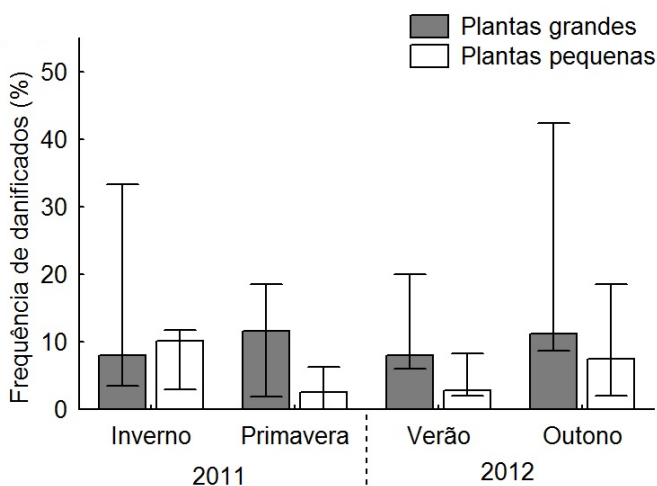


Figura 4. Frequência mediana de plantas de *Actinocephalus polyanthus* danificadas por herbívoros nas diferentes estações do ano. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Nas quatro estações do ano, a maioria dos indivíduos danificados sofreram danos em uma única estação, 63,6% das plantas grandes e 81,5% das pequenas. Os restantes foram indivíduos que sofreram novo dano na estação subsequente (Figura 5, Tabela 2).

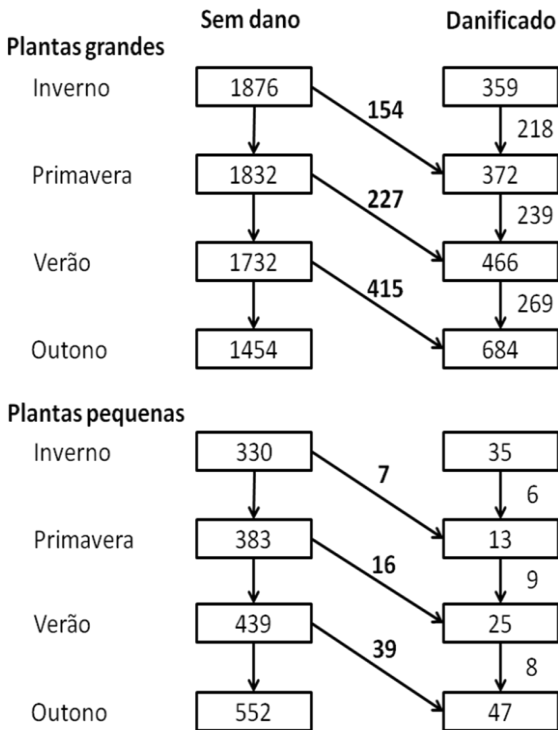


Figura 5. Indivíduos de *Actinocephalus polyanthus* grandes (> 9 cm de diâmetro da roseta foliar; em 25 m²) e pequenos (< 9 cm de diâmetro da roseta foliar; em 5 m²) danificados e sem dano por estação do ano. Valores nas caixas indicam o total de plantas sem dano e danificados na estação correspondente. Valores no meio das setas: nas setas oblíquas (↘) indicam o número de indivíduos que foram danificadas a partir de indivíduos sem dano registrada na estação anterior, e nas setas verticais (↓) indicam quantas plantas danificadas sofreram novos danos na estação subsequente. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

A proporção da mortalidade foi similar para as plantas danificadas e sem dano: 2,5% do total de plantas danificadas (considerando todos os níveis de dano) e 2,6% do total de plantas sem dano. Plantas que sofreram danos repetidos nas estações contínuas, proporções menores a 15% morreram, tanto nas plantas grandes como nas pequenas, portanto, a maioria sobreviveu (Tabela 2).

Tabela 2. Total e porcentagem de *Actinocephalus polyanthus* danificados e mortos segundo: plantas danificadas em uma única estação ou danificados repetidas vezes em estações contínuas. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Plantas danificadas em:	Danificadas		Mortos	
	Plantas grandes	Plantas pequenas	Plantas grandes	Plantas pequenas
Uma única estação	1196(63,6%)	101(81,5%)	31(2,7%)	5(5,2%)
Duas estações contínuas	273(14,5%)	1(0,8%)	8(2,0%)	0(0%)
Três estações contínuas	227(12,1%)	7(5,7%)	27(11,4%)	1(14,3%)
Quatro estações contínuas	185(9,8%)	15(12,1%)	-	-

3.2.2. Plantas na fase reprodutivas

Do total de 131 plantas na fase reprodutiva, 107 (86,7%) indivíduos sofreram herbivoria nas suas estruturas reprodutivas e, entre as estações, houve uma variação de frequência de indivíduos danificados (ANOVA de medidas repetidas: $F_{2;12} = 5,0344$; $p = 0,026$) (Figura 6). No verão houve maior porcentagem de indivíduos danificados ($p < 0,05$) do que no outono, enquanto que, na primavera e outono, essa porcentagem foi similar ($p > 0,05$). *Actinocephalus polyanthus* começou a se reproduzir no inverno e nessa época não se registrou nenhuma lesão nas estruturas reprodutivas destas plantas.

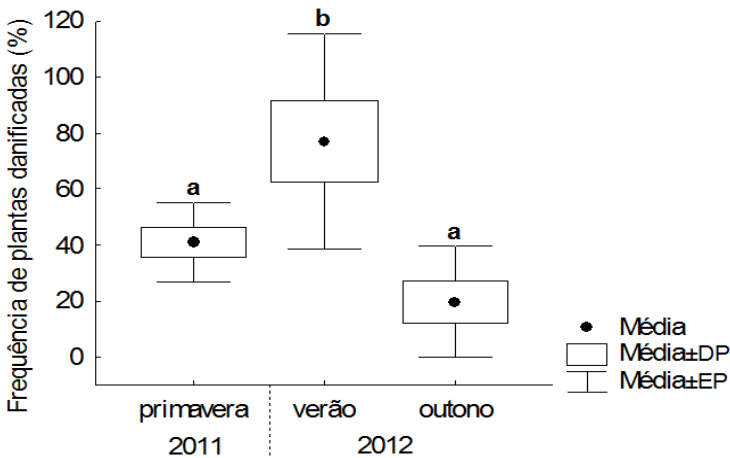


Figura 6. Variação de frequência de plantas na fase reprodutiva de *Actinocephalus polyanthus* danificadas por herbívoros consumidores de estruturas reprodutivas nas diferentes estações do ano. Letras minúsculas indicam diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

A frequência de *A. polyanthus* danificados pelos herbívoros consumidores de estruturas reprodutivas (CER) não depende da densidade de indivíduos reprodutivos ($N = 7$; $Y = 92,9169 - 0,3827X$; $R^2 = 0,464$; $p = 0,092$).

3.3. Herbívoros associados às estruturas vegetativas e reprodutivas

3.3.1. Plantas na fase vegetativa

Entre as formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae) registraram-se duas espécies do gênero *Acromyrmex*: *A. striatus* (Anexo 2) e *A. hispidus fallax* (Anexo 3). As formigas geralmente cortam a totalidade das folhas (folhas adultas e jovens), podendo causar danos intensos até em torno de 90%, mas sem danificar os meristemas.

Na categoria de lagartas consumidoras de estruturas vegetais (CEV) foram encontradas uma borboleta, *Junonia evarete* (Nymphalidae) (Anexo 4), e quatro espécies de mariposas: *Clepsis* sp1 (Anexo 5) e *Clepsis* sp2 (Tortricidae) (Anexo 6), uma espécie não identificada da família Crambidae (Anexo 7) e outra de Psychidae (Anexo 8). As lagartas do gênero *Clepsis* sp2 são minadoras do caule de *A. polyanthus*, enquanto que as outras lagartas são folívoras. Sendo

assim, o 99,2% das plantas danificadas por este grupo de herbívoros foram causadas pelas lagartas folívoras, as quais foram observadas danificando principalmente as folhas jovens.

O pulgão não foi identificado e teve menos frequência de ataque.

3.3.2. Plantas na fase reprodutiva

O grupo de herbívoros que danificaram as estruturas reprodutivas também inclui as formigas (Hymenoptera: Formicidae) anteriormente já descritas. Nos indivíduos reprodutivos até a fenofase da floração, as formigas cortam todas as estruturas vivas aéreas da planta (folhas, brácteas, paracládios e capítulos). Nas plantas em frutificação, as formigas só cortam as inflorescências.

Entre as lagartas (Lepidoptera) foram registrados os herbívoros: *Recurvaria* sp. (Gelechiidae) (Anexo 9), uma espécie não identificada da família Pyralidae (Anexo 10), e uma espécie também não identificada de Noctuidae: Arctiinae (Anexo 11).

As lagartas de *Recurvaria* sp. e a espécie da família Pyralidae são pequenas (menos que 1 cm) e aparecem a partir da floração. A primeira se alimenta de flores e a segunda se observou com comportamento de brocador de capítulo, cortando na base das flores, e mantendo os outros órgãos reprodutivos que não são consumidos (como as anteras, por exemplo) no capítulo e possivelmente os usando como proteção contra os predadores. Entretanto, a lagarta da família Noctuidae é grande (cresce até 4 a 5 cm aproximadamente) e consome os capítulos em botão ou no início de floração. Esta lagarta devora todo o capítulo, apenas deixando os escapos da inflorescência. Este dano causado nos capítulos por esta lagarta é similar aos causados por formigas quando estas cortam os capítulos.

Em geral, as lagartas *Recurvaria* sp. e a espécie da família Pyralidae danificaram em 87,8% dos indivíduos de *A. polyanthus* reprodutivos e entre as formigas e a lagarta da família Noctuidae danificaram os restantes 12,2%.

3.4. Variação estacional da frequência plantas danificada segundo o tipo de herbívoros

Nas quatro estações do ano nas plantas no estágio vegetativa grandes de *A. polyanthus*, as formigas cortadeiras foram os herbívoros que mais danificaram (83,5%). As lagartas consumidoras de estruturas vegetais (CEV) foram o segundo grupo que mais frequentemente

danificaram (13,1%). Já os pulgões lesaram com menos frequência (3,4%). Nas plantas pequenas não se obteve dados suficientes para realizar as análises (tabela 3).

A frequência de ocorrência de *A. polyanthus* danificados por formigas não variou ao longo das estações (Teste de Friedman: $N = 7$; $gl = 3$; $\chi^2 = 1,4$; $p = 0,706$). Similarmente, não houve diferença significativa para os danos por pulgões (ANOVA de medidas repetidas: $F_{3;18} = 0,9026$; $p = 0,459$). Contrariamente, a ocorrência de plantas danificadas por lagartas CEV diferiu entre estações (ANOVA de medidas repetidas: $F_{3;18} = 2,3202$; $p = 0,033$); apresentando significativamente maior proporção no outono em relação ao inverno (47,8%; $p = 0,04$) e primavera (54,7%; $p = 0,032$) (Tabela 3).

Tabela 3. Frequência média \pm desvio padrão de *Actinocephalus polyanthus* danificados por distintos grupos de herbívoros: formigas, lagartas consumidoras de estruturas vegetativas (CEV) e pulgão. Este resultado corresponde a plantas grandes, as pequenas não se analisaram por falta de dados. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Estação	Formigas	Lagartas CEV	Pulgão
Inverno	15,9 (35,3) ^a	4,7 (7,9) ^a	0,6 (0,6) ^a
Primavera	17,3 (34,2) ^a	2,1 (1,7) ^a	1,1 (1,3) ^a
Verão	16,7 (36,0) ^a	4,6 (6,9) ^{ab}	0,8 (0,8) ^a
Outono	19,9 (32,7) ^a	7,3 (6,4) ^b	0,5 (0,7) ^a

3.5. Variação do dano segundo o porte da planta

Quanto ao tamanho das plantas e as chances destas sofrerem herbivoria, o diâmetro da roseta foliar viva de indivíduos de *A. polyanthus* danificados por formigas não diferiu daquele das plantas não danificadas (Mann Whitney teste; $n = 100$; $U = 4288,0$; $p = 0,082$). Ao contrário, nos indivíduos danificados por pulgões (Mann Whitney teste; $n = 50$; $U = 806,0$; $p = 0,002$) e nos danificados por lagartas consumidoras de estruturas vegetativas (CEV) (Mann Whitney teste; $n = 100$; $U = 3601,0$; $p = 0,001$) houve uma diferença significativa, sendo que os danificados tiveram maior tamanho de roseta foliar (diferença

média de diâmetros: lagartas CEV = 2,62 cm e pulgões = 3,86 cm) (figura 7).

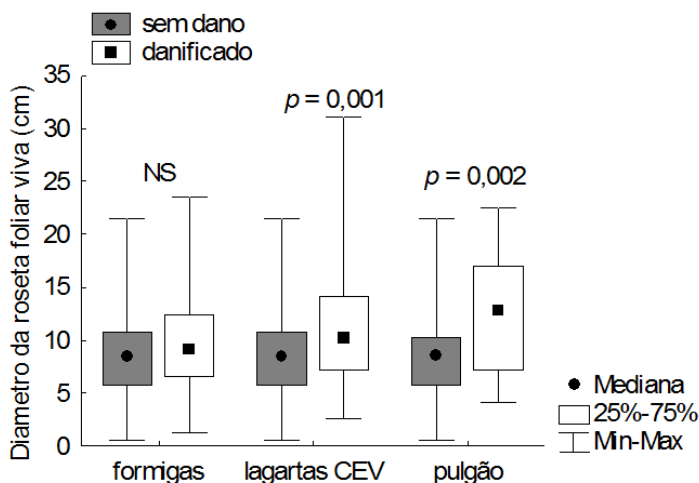


Figura 7. Diâmetro da roseta foliar viva dos indivíduos de *Actinocephalus polyanthus* na estação anterior à ocorrência da lesão pelos distintos grupos de herbívoros. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

O resultado da análise de regressão logística mostrou que há relação entre o número de umbelas e a probabilidade de ocorrência de herbívoros consumidores de estruturas reprodutivas ($p = 0,007$; $N = 131$), sendo que os indivíduos com maior número de umbelas tiveram maior ocorrência de herbívoros; assim, houve 21,4% mais ocorrência dos herbívoros nos indivíduos com mais que cinco umbelas com respeito aos indivíduos que apresentaram menor número de umbelas.

4. Discussão

4.1. Frequência de plantas danificadas e porcentagem de dano segundo a fase fenológica da planta

Nas plantas na fase vegetativa, a frequência de danificadas e a porcentagem de herbivoria foram similares entre as estações. Isto indica que *Actinocephalus polyanthus* estaria sofrendo uma pressão similar de

dano em todos os períodos, observando-se, na maioria das plantas, novos danos a cada período. Este resultado é contrário ao esperado, já que estudos realizados anteriormente nos ambientes litorâneos do sul do Brasil, encontraram uma variação estacional de forrageio para alguns dos principais herbívoros de *A. polyanthus*: a formiga cortadeira *Acromyrmex striatus* (Lopes, 2001 e 2005) e lagartas de *Junonia evarete* (Castellani *et al.*, 1995). É importante salientar que a semelhança estacional de herbivoria encontrada no presente estudo pode ser pela grande variação de valores que houve entre as parcelas.

O dano foliar não teve efeito sobre a mortalidade de *A. polyanthus*, apesar de ter ocorrido herbivoria de intensidade alta (em média de até 90%, por exemplo, na parcela com indivíduos danificados intensamente) e da planta ter sofrido danos repetidos. A arquitetura foliar rosetada e semi-amplexicaule desta planta poderia atuar como estratégia de proteção ao meristema nas plantas na fase vegetativas, tolerando assim o alto nível de herbivoria que sofrem e garantindo a sobrevivência da planta. Este resultado é consistente com os encontrados por Castellani *et al.* (1995) que afirmam que os danos causados por *J. evarete* e *A. striatus*, parecem não ter efeito sobre a mortalidade de *A. polyanthus*, mesmo em níveis altos. Ao contrário, para árvores do cerrado brasileiro, Mundim *et al.* (2012) mostraram, através de herbivoria simulada, que o dano gerado mensalmente e trimestralmente diminui significativamente a sobrevivência destas plantas.

A menor frequência de indivíduos de *A. polyanthus* danificados nas estruturas reprodutivas na estação de maior densidade de indivíduos reprodutivos e vice-versa, sugere que a reprodução sincrônica poderia fornecer à planta uma estratégia de “escape” contra os herbívoros. Esta estratégia refere-se a que as plantas produzem sincronicamente um recurso alimentar, estruturas reprodutivas neste caso, e em abundância para saciar os herbívoros, assim, a maioria escapando do dano (Feeny, 1976, Lieberman e Lieberman, 1984; Crone e Lesica, 2004) e garantindo a produção de sementes. Castellani e d’Eça-Neves (2000) encontraram que *A. polyanthus* que reproduziram no pico da floração tiveram menor probabilidade de serem danificados pelas lagartas de *Recurvaria* sp. Esta estratégia é consistente, uma vez que *A. polyanthus* é uma planta monocárpica que depende do esforço reprodutivo em uma única temporada e danos nas estruturas reprodutivas gerariam consequências drásticas (Verkaar, 1987; Brody *et al.*, 2007; West, 2012; ver capítulo 2).

4.2. Herbívoros associados às estruturas vegetativas e reprodutivas

Distintas estruturas disponíveis de acordo com a fase fenológica de uma planta podem ser consumidas por distintas espécies de herbívoros (García e Ehrlén, 2009; Ricklefs, 2010). *Atinocephalus polyanthus* interagiu com herbívoros de espécies diferentes segundo sua fase fenológica. Os principais herbívoros na fase vegetativa foram as formigas cortadeiras (*Acromyrmex striatus* e *A. hispidus fallax*). Entretanto, na fase reprodutiva foram as lagartas que danificam os capítulos (*Recurvaria* sp. e a espécie da família Pyralidae). A interação com as lagartas consumidoras de estruturas reprodutivas (CER) foi uma relação estrita, uma vez que a ocorrência destas lagartas se limitou ao período reprodutivo da planta.

4.3. Variação estacional da frequência de plantas danificadas segundo o tipo de herbívoros

A variação estacional dos fatores abióticos parece não ter influenciado nos padrões estacionais de atividade de formigas. Plantas de *A. polyanthus* herbivoradas por formigas cortadeiras ocorreram similarmente nas quatro estações. Ao contrário, na mesma área de estudo, Lopes (2005) mostrou que *Acromyrmex striatus* varia estacionalmente na sua atividade, apresentando maior coleta de folhas verdes no inverno e verão. Esta discrepância com os resultados encontrados por Lopes (2005) possivelmente seja porque no presente estudo os dados foram coletados e analisados em forma conjunta para as duas espécies de formigas cortadeiras (*A. striatus* e *A. hispidus*). Farji-Brener e Protomastro (1992) mostraram que, na floresta subtropical argentina (Chaco Argentino), *A. striatus* restringiu seu forrageamento à primavera, verão e outono (existindo diferença de forrageio entre as estações), enquanto que *A. hispidus* forrageiam de forma similar no outono e verão, mas não realiza atividade no inverno e primavera.

Por outro lado, as folhas de *A. polyanthus* estão disponíveis ao longo do ano, esta disponibilidade constante como recurso alimentar poderia ter influenciado também para que as formigas forrageiem com similar frequência nos quatro estações. No entanto, é importante considerar que as formigas cortadeiras encontradas (*A. striatus* e *A. hispidus*) apresentam características diferentes de padrão de forrageio, sendo que *A. striatus* possui uma estratégia mais oportunista, coletando de acordo com a abundância das espécies escolhidas (Farji-Brener e

Protomastro, 1992; Lopes, 2005), contrariamente *A. hispidus* é mais seletiva (Farji-Brener e Protomastro, 1992).

Foi comprovada a variação temporal da frequência de plantas com danos causados pelas lagartas consumidoras de estruturas vegetais (CEV), sendo que no outono foi maior. Este acréscimo no outono pode estar relacionado com os fatores climáticos favoráveis para o aumento da população deste grupo de herbívoros como encontrado por Castellani *et al.* (1995) para *Junonia evarete*. Esta época está caracterizada como período onde a precipitação diminui consideravelmente, e a temperatura varia em média entre 20 a 25 °C.

A ocorrência similar de plantas danificadas por pulgões nas quatro estações, deve ser porque as folhas de *A. polyanthus*, como recurso alimentar, estão disponíveis ao longo do ano. Segundo Schoonhoven *et al.* (2005), nos ambientes temperados, a variação estacional em várias espécies de pulgões está relacionada à estacionalidade do seu hospedeiro e é pronunciada em algumas espécies de afídeos que mostram um deslocamento obrigatório nas gerações sucessivas entre plantas hospedeiras.

4.4. Variação do dano segundo o porte da planta

Alguns autores indicam que as formigas cortadeiras selecionam o material vegetal a ser coletado de acordo as características físicas ou química favoráveis (Hubbell *et al.*, 1984; Farji-Brener e Protomastro, 1992; Vasconcelos e Cherrett, 1996; Mundim *et al.*, 2009), assim por exemplo, Farji-Brener e Protomastro (1992) mostraram que *A. hispidus* mostra uma tendência forrageira seletiva dirigida às folhas jovens. Ao contrario, no presente estudo as formigas não selecionaram quanto ao tamanho da planta utilizada nem à idade das folhas.

Alguns autores (Crawley, 1983; Coley e Barone, 1996; Arany *et al.*, 2005) mostraram que os herbívoros selecionam seu recurso alimentar segundo a qualidade nutricional das folhas, sendo esta característica diretamente relacionada ao tamanho maior das plantas. Similarmente, a seleção das folhas jovens pelos herbívoros esta relacionada por seu maior conteúdo nutricional (Owen-Smith, 2002), baixa proporção de celulose indigerível (Ricklefs, 2010), e características físicas como a menor dureza foliar (Coley e Barone, 1996). No presente estudo, encontrou-se que as lagartas consumidoras de estruturas vegetais (CEV) tiveram esse tipo de comportamento seletivo quanto ao substrato alimentar. Para *Junonia evarete*, Castellani *et al.* (1995) já tinham mostrado anteriormente que a ocorrência desta

lagarta estava relacionada às plantas de *A. polyanthus* de tamanho grande.

As lagartas CER atuam seletivamente sobre os indivíduos de *A. polyanthus* reprodutivos, selecionando plantas com maior número de umbelas o que pode ser atribuído à maior disponibilidade de recurso alimentar nestes indivíduos. A disponibilidade de recurso em um único indivíduo seria importante, uma vez que a maioria das lagartas CER que consomem as estruturas reprodutivas foram de tamanho pequeno. A esse respeito, Schoonhoven *et al.* (2005) citam que as fêmeas das borboletas e mariposas selecionam substratos com maior disponibilidade de recurso alimentar para a oviposição.

5. Conclusão

A frequência de ocorrência de dano e a porcentagem de herbivoria em *Actinocephalus polyanthus* não variaram entre as estações para as plantas na fase vegetativas. Já nas plantas na fase reprodutiva ocorreu maior frequência no outono. Os resultados sugerem que *A. polyanthus* na fase vegetativa sofre danos de intensidade e frequências similares em todas as estações. O dano foliar causado pelos herbívoros não teve efeito na mortalidade. Esta tolerância pode estar relacionada à arquitetura foliar da planta de proteção aos meristemas. Na fase reprodutiva, os indivíduos que reproduziram no pico da floração (primavera) tiveram menor probabilidade de sofrer o dano pelos herbívoros consumidores de estruturas reprodutivas (CER), isto pelo sincronismo na floração. Os que reproduziram tardiamente apresentaram uma alta frequência de dano.

No presente estudo se registram duas espécies de formigas, quatro espécies de lagartas consumidoras de estruturas vegetativas (CEV), três espécies de lagartas consumidoras de estruturas reprodutivas (CER) e pulgão. As formigas foram os principais herbívoros de *A. polyanthus* na fase vegetativa, estes herbívoros danificam intensamente até em torno de 90%, mas sem danificar os meristemas. Na fase reprodutiva as plantas mais frequentemente danificados foram pelas lagartas que danificam os capítulos (*Recurvaria* sp. e a espécie da família Pyralidae).

As plantas danificadas por lagartas CEV foram significativamente mais frequentes no outono em comparação às outras estações, enquanto que a ação das formigas e pulgões foi similar entre as estações. Assim, a variação estacional ocorre para alguns herbívoros e para outros não.

A atividade das formigas não foi seletiva quanto ao tamanho da planta nem quanto à idade das folhas para o forrageio. Entretanto, as lagartas CEV e os pulgões foram seletivos, apresentando maior probabilidade de ataque às plantas de maior tamanho de roseta foliar viva. Também, os herbívoros CER foram seletivos quanto ao substrato, ocorrendo com maior probabilidade nos indivíduos com maior número de umbelas. Portanto, só alguns herbívoros presentes em *A. polyanthus* apresentam um padrão seletivo para o forrageio.

Referências bibliográficas

- Arany, A. M.; Jong, T. J. e Meijden, E. 2005. Herbivory and abiotic factors affect population dynamics of *Arabidopsis thaliana* in a sand dune area. *Plant Biology*, 7: 549-556.
- Bale, J. S.; Masters, G. J.; Hodkinson, I. D.; Awmack, C.; Bezemer, T. M.; Brown, V. K.; *et al.* 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1): 1-16.
- Begon, M.; Townsend, C. R. e Harper, J. L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Quarta edição, Artmed, Porto Alegre, Brasil, 752 p.
- Boege, K. e Dirzo, R. 2004. Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpinaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology*, 175(1): 59-69.
- Brody, A. K.; Price, M. V. e Waser, N. M. 2007. Life-history consequences of vegetative damage in scarlet gilia, a monocarpic plant. *Oikos*, 116(6): 975-985.
- Castellani, T. T.; Scherer, K. Z. e Paula, G. D. S. 2001. Population ecology of *Paepalanthus polyanthus* (Bong.) Kunth: demography and life history of a sand dune monocarpic plant. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(2): 123-134.
- Castellani, T. T.; Scherer, K. Z.; Locatelli, L.M. e Lopes, B.C. 1995. The occurrence of *Junonia evarete* (Lepidoptera: Nymphalidae) and *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae) on *Paepalanthus polyanthus* (Eriocaulaceae). *Journal of the New York Entomological Society*, 103: 329-334.
- Castellani, T.T. e d'Êça-Neves, F. F. 2000. Population ecology of *Paepalanthus polyanthus*: predispersal hazards and seed production. *Acta Botanica Brasilica*, 14: 317-326.

- Coley, P. D. e Barone, J. A., 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 305–335.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal plant interactions*. Blackwell Scientific, Oxford, UK, 437 p.
- Crawley, M. J. 1997. Plant-herbivore dynamics, pp. 401 – 474. *In*: Crawley, M. J. (ed.) *Plant ecology*, second edition. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Crawley, M.J.; Pattrasudhi, R. 1988. Interspecific competition between insect herbivores: asymmetric competition between cinnabar moth and the ragwort seed-head fly. *Ecological Entomology*, 13(4): 243-249
- Crone, E. E. e Lesica, P. 2004. Causes of synchronous flowering in *Astragalus scaphoides*, an iteroparous perennial plant. *Ecology*, 85(7): 1944-1954.
- d'Eça-Neves, F. F. e Castellani, T. T. 1994. Fenologia e aspectos reprodutivos de *Paepalanthus polyanthus* (Bong.) Kunth (Eriocaulaceae) em baixada úmida entre dunas na Praia da Joaquina, Ilha de Santa Catarina, SC. *Insula*, 23: 121-149.
- Dirzo, R. e Domínguez, C.A. 1995. Plant herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests, 304-309 pp. *In*: Bullock S.H., Mooney A. and Medina E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Farji-Brener, A. G., e Protomastro, J. 1992. Patrones forrajeros de dos especies simpátricas de hormigas cortadoras de hojas (*Attini*, *Acromyrmex*) en un bosque subtropical seco. *Ecotropicos*, 5(1): 32-43.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51: 565–581.

- Filip, V.; Dirzo, R.; Maass, J. M. e Sarukhán, J. 1995. Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica*, 27: 78–86.
- García M.B. e Ehrlén, J. 2009. Evaluación de los efectos demográficos y evolutivos de las interacciones planta-animal mediante modelos matriciales, pp. 95-112. *In*: Medel, R., Aizen, M.A., Zamora, R (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- García, D.; Chacoff, N. P.; Herrera, J. M. e Amico, G. C. 2009. La escala espacial de las interacciones planta-animal, pp. 133-156. *In*: Medel, R., Aizen, M.A., Zamora, R (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Garibaldi, L.A.; Kitzberger, T. e Ruggiero, A. 2011. Latitudinal decrease in folivory within *Nothofagus pumilio* forests: dual effect of climate on insect density and leaf traits?. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 609–619.
- Gotelli, N. J. e Ellison, A. M. 2011. *Princípios de estatística em ecologia*. Artmed, Porto Alegre, Brasil, 528 p.
- Gurevitch, J.; Scheiner, S. M. e Fox, G. A. 2006. *Ecologia Vegetal*. Segunda edição, Artmed, Porto Alegre, Brasil, 592 p.
- Hubbell, S. P.; Howard, J. J. e Wiemer, D. F. 1984. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology*, 65(4): 1067-1076.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501-528.
- Lieberman, D. e Lieberman, M. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica*, 16(3): 193-201.

- Lopes, B. C. 2001. Ecologia comparativa de *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) e de *Cyphomyrmex morschii* Emery, 1887 (Formicidae, Myrmicinae, Attini) em dunas da praia da Joaquina, Florianópolis, SC. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 191 p.
- Lopes, B. C. 2005. Recursos vegetais usados por *Acromyrmex striatus* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae) em restinga da Praia da Joaquina, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil, 22(2): 372–382.
- Mazía, N.; Chaneton, E. J.; Dellacanonica, C.; Dipaolo, L. e Kitzberger, T. 2012. Seasonal patterns of herbivory, leaf traits and productivity consumption in dry and wet Patagonian forests. *Ecological Entomology*, 37(3): 193–203.
- Moldenke, H. N. e Smith, L. S. 1976. Eriocauláceas. In: Reitz, R. (ed.) *Flora Ilustrada Catarinense*. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, Brasil, 94 p.
- Mundim, F. M.; Bruna, E. M.; Vieira-Neto, E. H. M. e Vasconcelos, H. L. 2012. Attack frequency and the tolerance to herbivory of neotropical savanna trees. *Oecologia*, 168: 405–414.
- Mundim, F. M.; Costa, A. N. e Vasconcelos, H. L. 2009. Leaf nutrient content and host plant selection by leaf-cutter ants, *Atta laevigata*, in a Neotropical savanna. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 130(1): 47–54.
- Owen-Smith, R. N. 2002. Adaptive herbivore ecology: from resources to populations in variable environments. Cambridge University Press, 374 p.
- Rausher, M.D. e Feeny, P. 1980. Herbivory, plant density, and plant reproductive success: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. *Ecology*, 61: 905–917.
- Ricklefs, R.E. 2010. *A economia da natureza*. Sexta edição. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, Brasil, 546 p.
- Rico-Gray, V.; Oliveira, P.S.; Parra-Tabla, V.; Cautle, M. e Diaz-Castelazo, C. 2004. Ant-plant interactions: their seasonal

- variation and effects on plant fitness, pp. 221–239. *In*: Martínez, M. L. e Psuty, N. P. (eds.) Coastal dunes: ecology and conservation. Berlin Heidelberg, New York, USA.
- Rodriguez-Auad, K. e Simonetti, J.A. (2001). Evaluación de la folivoría: una comparación de dos métodos. *Ecología en Bolivia*, 36: 65-69.
- Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*) . *Ecological Monographs*, 43: 95–124
- Schoonhoven, L. M.; Loon, J. V. e Dicke, M. 2005. Insect-plant biology. Second edition, Oxford University Press, Oxford, UK, 421 p.
- Stiling, P. e Moon, D.C. 2005. Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia*, 142(3): 413-420.
- Taiz, L. e Zeiger, E. 2010. Plant physiology. Fifth edition, Sunderland – Massachusetts, USA, 782 p.
- Vasconcelos, H. L. e Cherrett, J. M. 1996. The effect of wilting on the selection of leaves by the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 78(2): 215-220.
- Verkaar, H. J. 1987. Population dynamics—the influence of herbivory. *New phytologist*, 106(s1): 49-60.
- Warton, D. I. e Hui, F. K. C. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92(1): 3-10.
- West, N. M. 2012. Herbivory affects patterns of plant reproductive effort and seed production. Dissertation, University of Nebraska-Lincoln, 147 p.

Capítulo 2

Efeitos da herbivoria na fase vegetativa e reprodutiva de *Actinocephalus polyanthus* e a resposta compensatória ao dano

Effects of herbivory on vegetative and reproductive stages of *Actinocephalus polyanthus* and compensatory response to damage

Resumo

Os efeitos da herbivoria na planta podem depender da fase de desenvolvimento da planta na qual o dano ocorre, da intensidade de herbivoria e as estruturas removidas da planta. *Actinocephalus polyanthus* é uma planta monocárpica perene que ocorre nas dunas costeiras do sul do Brasil, formando densos agrupamentos descontínuos. O presente trabalho teve como objetivos: a) determinar os efeitos de diferentes intensidades de folivoria na fase vegetativa da planta, b) determinar se estes efeitos diferem em plantas com diferentes estágios de desenvolvimento, e c) determinar os efeitos de diferentes tipos de dano nas estruturas reprodutivas da planta. Os experimentos foram conduzidos seguindo o delineamento experimental de blocos aleatorizados localizados em um transecto traçado paralelo ao mar de 800 m de comprimento e 40 m de largura. Nesta área foram procurados indivíduos amostra de *A. polyanthus* em microrrelevos de declive mínimo/homogêneo de $\leq 1,2 \text{ m}^2$ de área aproximadamente para cada bloco, totalizando 16 réplicas para cada tratamento. Plantas adultas e juvenis na fase vegetativa foram simuladas a herbivoria em duas intensidades (50% e 90%), e na fase reprodutiva se realizaram cortes mecânicos nas distintas estruturas da planta. Este estudo foi complementado com tratamentos de dano causadas pelos herbívoros. Indivíduos sem dano foram os controles. Não houve mortalidade de indivíduos danificados na fase vegetativa. A taxa de crescimento da roseta foliar (TCRF) após a simulação do dano, dependeu da intensidade de dano e do estágio do desenvolvimento da planta, sendo que os indivíduos danificados tiveram significativamente maior taxa de crescimento do que os controles tanto entre os adultos como entre os juvenis e, dentre os danificados, apresentaram significativamente menor crescimento os indivíduos juvenis. A TCRF nos diferentes tratamentos e controles se comportou similarmente através do tempo para adultos e para juvenis. Em relação ao efeito da herbivoria no sucesso reprodutivo de *A. polyanthus*, quando foram danificadas as folhas na fase vegetativa

as plantas sobrecompensaram e, quando foram danificadas na fase reprodutiva, compensaram efetivamente ou insuficientemente. A compensação efetiva ocorreu quando foram cortados o ápice do eixo central nas fenofases de emissão de paracládios e flor em botão, e a compensação insuficiente ocorreu nos indivíduos que conseguiram formar capítulos de todos os outros tratamentos. A tolerância ao dano diminui à medida que avança o desenvolvimento da planta, isto é, os indivíduos de *A. polyanthus* são mais tolerantes aos danos na fase vegetativa e esta vai diminuindo até que na fase de floração a tolerância é mínima ou nula.

Palavras-chave: efeitos da herbivoria, resposta compensatória, planta monocárpica, interação planta-herbívoros, tolerância, compensação insuficiente, sobrecompensação, compensação efetiva.

Abstrac

The effects of herbivory on the plant may depend on the stage of development of the plant in which the damage occurs, the intensity of herbivory and plant structures removed. *Actinocephalus polyanthus* is a monocarpic perennial plant that occurs in coastal dunes of southern Brazil, forming dense agglomerations and discontinuous. This study aimed to: a) determine the effects of different intensities folivory in the vegetative phase of the plant, b) determine whether these effects differ in plants with different stages of development, and c) determine the effects of different types of damage in structures reproductive plant. The experiments were conducted following the experimental design of randomized blocks located in a transect laid parallel to the sea 800 m long and 40 m wide. This area were sought plants sample of *A. polyanthus* in Micro-relief slope minimum / homogeneous $\leq 1.2 \text{ m}^2$ area around each block, totaling 16 replicates for each treatment. Juvenile and adult plants in the vegetative phase were simulated herbivory of the two intensities (50% and 90%), and the reproductive stage, were made mechanical cuts in different plant structures. This study was complemented with treatment of damage caused by herbivores. Plants without damage were controls. There was no mortality of damaged plants in the vegetative phase. The growth rate of the leaf rosette (GRLR) after simulation of the damage depended on the intensity of damage and the stage of plant development, and damaged plants had significantly higher growth rate than the controls, both among adults and among juveniles, and among the damageds had significantly lower growth the juveniles. The GRLR different treatments and controls behaved similarly over time for adults and juveniles. Regarding the effect of herbivory on the reproductive success of *A. polyanthus*, when the leaves were damaged in the vegetative phase plants overcompensated and when was damaged in the reproductive phase, undercompensated or full-compensated. The full compensation were when occurred cut the apex of the central axis in phenophases emission paraclades and flower buds, and undercompensation occurred in plants who were able to form inflorescences of all other treatments. The damage tolerance decreases with advancing development of the plant, this is, te plants of *A. polyanthus* are more tolerant to damage during the vegetative stage and this will decrease until the flowering stage tolerance is minimal or nil.

Keywords: effects of herbivory, compensatory response, monocarpic plant, plant-herbivore interaction, tolerance, undercompensation, overcompensation, full compensation.

1. Introdução

A herbivoria é uma interação com profundas implicações para as plantas, no nível do indivíduo, da população e da comunidade (Crawley, 1997; Gurevitch *et al.*, 2006). O dano gerado pelos herbívoros é muitas vezes um dos mais importantes fatores ambientais que afetam a aptidão da planta (Strauss e Agrawal, 1999).

Insetos herbívoros podem consumir quase todos os tipos de tecidos vivos vegetais, e os danos podem ocorrer em qualquer fase do ciclo de vida de uma planta (Rico-Gray *et al.*, 2004), portanto, uma planta pode, então, interagir com várias espécies de herbívoros que geram tipos distintos de dano (García e Ehrlén, 2009). Em consequência, os efeitos da herbivoria na planta podem depender de distintos fatores que agem nesta interação, tais como: a fase fenológica da planta em que é produzido o dano (Ramula, 2008; García e Ehrlén, 2009; Buckley e Avila-Sakar, 2013); o tipo e nível de intensidade da herbivoria (Verkaar, 1987; García e Ehrlén, 2009); a estrutura da planta consumida pelos herbívoros (Olejniczak, 2011; Puentes e Agren, 2012); e se o dano nas distintas estruturas da planta é combinado (Poveda *et al.*, 2003; Puentes e Agren, 2012). Inclusive, o momento do dano foliar em relação ao ciclo do desenvolvimento da planta são críticos na determinação dos efeitos sobre a reprodução ou permanência em estado vegetativo da planta (Begon *et al.*, 2007).

Um dos principais efeitos da herbivoria foliar é na fotossíntese, pela perda de área fotossintética e pelas alterações fisiológicas que geram nas folhas remanescentes (Zangerl *et al.*, 2002; Hayashi *et al.*, 2007). Entretanto, a herbivoria foliar ou folivoria é uma das mais frequentes interações toleradas por muitas plantas (García e Ehrlén, 2009). Na fase de reprodução das plantas, a herbivoria pode ter consequências drásticas se o dano acontece diretamente nas estruturas reprodutivas como flores, estruturas masculinas e/ou femininas (Strauss, 1997; Lethila e Strassus, 1999; Begon *et al.*, 2007) existindo uma redução inevitável da produção das sementes (Puentes e Agren, 2012), e pela predação das sementes, que gera a morte de embriões que originariam novos indivíduos (Janzen, 1971; Gurevitch *et al.*, 2006). Por outro lado, a herbivoria pode ter consequências indiretas na produção quantitativa e qualitativa de flores, frutos e sementes (Marquis, 1984; Louda *et al.*, 1990; Poveda *et al.*, 2003; Thomson *et al.*, 2004; Puentes e Agren, 2012), no atraso do período de floração (Poveda *et al.*, 2003; Lau e Strauss, 2005) e na viabilidade de germinação de

sementes produzidas em plantas danificadas (Marquis, 1984; Paige e Whitham, 1987; Olejniczak, 2011).

A tolerância é a capacidade das plantas para voltar a crescer e se reproduzir após danos decorrentes de herbívoros (Strauss e Agrawal, 1999; Stowe *et al.*, 2000; Turley *et al.*, 2013). Esta capacidade das plantas para tolerar o dano, são mecanismos de defesa que pode expressar a planta aos efeitos da herbivoria (Fornoni, 2011; Buckley e Avila-Sakar, 2013). Os mecanismos de tolerância à herbivoria podem variar de acordo com a estratégia de história de vida e modo de reprodução de uma determinada planta (Hendrix, 1984; Maron e Crone 2006). Portanto, o momento do dano em relação à fenologia da planta influencia na tolerância à herbivoria (Buckley e Avila-Sakar, 2013).

A compensação é um termo geralmente utilizado para se referir ao grau de tolerância à herbivoria apresentado pelas plantas. Tendo como referencia a produção de sementes por planta (aptidão), Strauss e Agrawal (1999) definem três principais respostas compensatórias que a planta danificada pode experimentar: (1) compensação insuficiente (*undercompensation*), quando as plantas danificadas apresentam menor aptidão do que os indivíduos sem dano; (2) compensação completa (*full compensation*), quando a planta danificada e sem dano tem a mesma aptidão; e (3) sobrecompensação (*overcompensation*), quando as plantas danificadas alcançam maior aptidão em comparação com as plantas não danificadas, existindo nesta última resposta, uma relação mutuamente benéfica entre as plantas e seus herbívoros.

Os três tipos de respostas compensatórias referidas acima, foram mostradas separadamente em muitas pesquisas, tanto nas plantas policárrpicas (p. ex. Marquis, 1984; Dangerfield e Modukanele, B. 1996; Buckley e Avila-Sakar, 2013) como nas monocárrpicas (p. ex., Paige e Whitham, 1987; Agrawal, 2000, Huhta *et al.*, 2000; Rautio *et al.*, 2006; Olejniczak, 2011). A sobrecompensação apresenta uma estratégia particular de compensação que merece ser mencionado. Esta estratégia sobrecompensatória se associa, principalmente, com a arquitetura da dominância apical da planta, sendo que a ativação dos meristemas latentes laterais é estimulada como resposta à eliminação do ápice principal, aumentando o sucesso reprodutivo destes indivíduos (Aarssen, 1995; Cline, 1997; Strauss e Agrawal, 1999; Agrawal, 2000; Rautio *et al.*, 2006). Contudo, em algumas espécies de plantas, a sobrecompensação pode também ocorrer pelo dano gerado nas folhas (MacDonald e Kotanen, 2010).

Considerando que as plantas monocárpicas apresentam um único evento reprodutivo, o momento do dano causado em uma determinada fase fenológica da planta deve ser um fator importante para entender o efeito real da herbivoria. Assim, por exemplo, a herbivoria pode ter um efeito mais crítico quando o dano ocorre nas estruturas reprodutivas da planta em comparação ao dano foliar na fase vegetativa, pelo que estudos considerando um único estágio do desenvolvimento possivelmente estariam subestimando o efeito do dano, assim como a resposta da planta.

O presente estudo trabalha com a hipótese de que, em uma mesma população de planta, a herbivoria pode gerar efeitos negativos, não gerar efeito nenhum, ou pode favorecer para a maior produção de sementes de melhor qualidade (aptidão). Esta hipótese implica que o efeito da herbivoria e a resposta da planta dependem de três principais variáveis consideradas no presente estudo: 1) estágio do desenvolvimento da planta na qual o dano ocorre, 2) intensidade do dano, e 3) estrutura da planta na qual a lesão ocorre. O objetivo deste estudo foi avaliar o efeito da herbivoria no sucesso reprodutivo de uma espécie monocárpica de vida curta, com as seguintes abordagens: a) determinar os efeitos de diferentes intensidades de folivoria na fase vegetativa da planta, b) determinar se estes efeitos diferem em plantas com diferentes estágios do desenvolvimento, e c) determinar os efeitos de diferentes tipos de dano nas estruturas reprodutivas da planta.

2. Material e Métodos

2.1. Espécie em estudo

Complementando à informação já fornecida sobre este item, pode se indicar que as formigas cortadeiras (*Acromyrmex striatus* e *A. hispidus fallax*) são os que danificam mais frequentemente as plantas de *A. polyanthus* na fase vegetativa. Estes herbívoros danificam intensamente removendo até aproximadamente 90% da roseta foliar viva, mas sem lesar os meristemas nos indivíduos na fase vegetativa. Na fase reprodutiva as plantas foram mais frequentemente danificadas pelas lagartas *Recurvaria* sp. e por lagartas de uma espécie da família Pyralidae, estes herbívoros atacam os capítulos. As formigas cortadeiras também forrageiam as plantas na fase reprodutiva de *A. polyanthus*. Até a fenofase da floração, as formigas cortam todas as estruturas vivas aéreas da planta (folhas, brácteas, paracládios e capítulos), e nas plantas em frutificação só cortam os capítulos. A lagarta da família Noctuidae:

Arctiinae consume os capítulos em botão ou no início de floração. Esta lagarta devora todo o capítulo, apenas deixando os escapos da inflorescência, sendo que este dano é similar aos causados por formigas quando estas cortam os capítulos (Capítulo 1).

2.2. Delineamento amostral

No presente estudo se trabalhou com tratamentos de herbivoria simulada e com plantas danificadas naturalmente pelos herbívoros. Hjältén (2004) recomenda experimentos de herbivoria simulada para desenvolver pesquisas referentes aos efeitos do dano sobre o crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas. A herbivoria simulada apresenta grandes vantagens na pesquisa, tais como controlar o tipo, tempo e intensidade de dano nas plantas experimentais. Além disso, é mais simples e requer menos tempo do que trabalhar com indivíduos de herbivoria natural, permitindo utilizar tamanho amostral maior (Baldwin, 1990; Hjältén, 2004).

O experimento foi conduzido seguido o delineamento experimental de blocos aleatorizados, de modo a minimizar a heterogeneidade ambiental existente na área de estudo. Ao longo de um transecto paralelo ao mar de 800 m de comprimento e 40 m de largura, localizado a 800 m aproximadamente para o interior da praia, foram procurados indivíduos de *A. polyanthus* em microrrelevos de declive mínimo e homogêneo de $\leq 1,2$ m² de área aproximadamente. Cada bloco continha indivíduo controle e danificados em uma área $\leq 1,2$ m² aproximadamente, totalizando 16 repetições de blocos para cada tratamento. A distância mínima entre as réplicas foi de 2 metros. Detalhe das condições para a escolha dos indivíduos em cada bloco estão indicadas nos próximos itens dos experimentos.

2.2.1. Herbivoria simulada em plantas na fase vegetativa

As simulações de herbivoria foram feitas para verificar os efeitos da herbivoria em *Actinocephalus polyanthus* e a resposta compensatória destas plantas. As categorias de tamanho de plantas usadas nesta experimentação foram: indivíduos nas classes de 15,1 cm a 21 cm de diâmetro (ora designados adultos) e indivíduos nas classes de 9,1 cm a 15 cm (designados juvenis). Estas categorias foram escolhidas segundo as probabilidades de reprodução, indivíduos com diâmetro da roseta foliar ≥ 15 cm apresentam maiores probabilidades reprodução (Castellani *et al.*, 2001).

Para a seleção das amostras, para as duas categorias de tamanho,

se consideraram: plantas no mesmo estágio de desenvolvimento (tendo como base o diâmetro da roseta foliar e altura), a ocupação do mesmo microrrelevo, e indivíduos que não apresentavam nenhum vestígio de lesão anterior.

As simulações de herbivoria (ou folivoria) foram feitas também em duas categorias de danos (50% e 90% de remoção da área foliar viva da roseta vegetativa) para cada categoria de tamanho de planta. Indivíduos sem lesão foram marcados e acompanhados para controle (Figura 1). A designação do indivíduo a ser danificado em uma réplica foi obtida através de sorteio.

A simulação de herbivoria correspondeu a uma única remoção foliar feita com a utilização de uma tesoura. O dano foi feito de forma similar aos causados pelas formigas cortadeiras, sem afetar o meristema apical. Escolheu-se assemelhar o dano aos gerados pelas formigas pela ocorrência comum destes herbívoros na área do estudo (Figura 1, Capítulo 1).



Figura 1. Herbivoria natural por formigas cortadeiras, Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

A simulação em 90% foi feita cortando todas as folhas vivas de *A. polyanthus* e deixando-se apenas a base das folhas. A simulação em 50% foi feita nas folhas apicais mais novas, sendo este um padrão comumente observado em campo (Figura 2).

Para todos os indivíduos neste experimento foi avaliado mensalmente o diâmetro da roseta foliar viva. Para isto, teve-se como referência a projeção das folhas vivas maiores. Também, foram

avaliadas a sobrevivência e a ocorrência de reprodução após o dano ser gerado.



Figura 2. *Actinocephalus polyanthus*: (a) planta sem dano por herbivoria – controle, (b) herbivoria foliar simulada em 50%, e (c) herbivoria simulada em 90%. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

No momento da simulação e nas duas categorias de tamanho, os indivíduos controle e os com simulação de 50% de herbivoria foram marcados com um fio metálico revestido de plástico colorido, em forma de anel envolvendo a roseta foliar, separando as folhas vivas das secas (Figura 3). Como nos indivíduos que sofreram simulação de 90% de herbivoria todas as folhas vivas foram cortadas, o nível do corte foi considerado como esta marcação. Padronizou-se assim pela impossibilidade metodológica de marcar a última folha, pela característica foliar rosetada desta planta, sendo que as folhas novas ficam fechadas e bem protegidas pela bainha das folhas mais desenvolvidas. Depois de cinco meses de avaliação em campo, todos os

indivíduos vegetativos foram coletados e transportados ao laboratório, onde se contou o número total de folhas presentes depois da marcação.

Pela padronização de tamanho envolvido na escolha dos indivíduos amostrados, se considerou que os indivíduos em cada tratamento (controle e danificados) teriam número similar de folhas no momento da simulação. Portanto, o número total de folhas presentes no final do experimento representaria também as folhas produzidas após o momento da simulação.



Figura 3. Marcação em anel (fio laranja) envolvendo a roseta foliar e separando as folhas vivas das secas de *Actinocephalus polyanthus*, Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

As estruturas reprodutivas, das plantas que se reproduziram, com maturação de sementes (antes da dispersão) foram coletadas em sacolas de papel e transportadas ao laboratório para avaliar o número de capítulos produzidos por umbela, o número de sementes por capítulo e a capacidade de germinação das sementes.

A produção de capítulos por umbela foi avaliada no laboratório, em uma amostra $\geq 50\%$ das umbelas produzidas pelo indivíduo. Não foi possível amostrar dos 100% das umbelas porque em algumas delas dispersaram antes do que amadureçam os capítulos das outras umbelas. Nas umbelas amostradas foi quantificado o total dos capítulos produzidos. Os capítulos foram classificados como desenvolvidos e não desenvolvidos. Os capítulos não desenvolvidos foram aqueles que ficaram em botão (fechados) ou ficaram imersos dentro da bainha do capítulo.

A avaliação da produção de sementes foi feita em uma amostra aleatória de 30 capítulos por planta. Esta amostra foi obtida a partir dos capítulos desenvolvidos amostrados em cada planta. A contagem das sementes foi feita com ajuda de um microscópio estereoscópio e as mesmas foram classificadas em desenvolvidas (aspecto saudável, sem murchamento) e não desenvolvidas (murchas).

Para teste de germinação as sementes foram obtidas de uma amostra aleatória de aproximadamente 15% do total dos capítulos desenvolvidos de cada indivíduo. O total destas sementes obtidas para cada indivíduo foi misturado com sementes de todos os indivíduos do tratamento respectivo. Desta mistura, utilizou-se um total de 300 sementes aleatoriamente obtidas, que foram distribuídas em 10 repetições com 30 sementes cada tratamento.

Os testes de germinação foram conduzidos em placas de Petri plásticas (com uma divisão no meio) de 8,5cm de diâmetro. Em cada divisão da placa foram distribuídas as 30 sementes sobre uma folha de papel filtro esterilizada. Na primeira vez, as sementes foram umedecidas com 2,5 ml de água destilada diluída com 0.5% de Benlate (antifúngico) e a cada quatro dias, ao longo do experimento, foram adicionados 1,5 ml de água. As réplicas foram aleatoriamente distribuídas na bancada. O experimento foi conduzido em um ambiente climatizado com condições constantes de temperatura a 25°C e sob 12 horas de luz ($8,16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e 12 horas de escuro. A avaliação foi diária pelo período de 85 dias após a montagem do teste. Finalizou-se o experimento quando por cinco dias contínuos não germinaram. Registraram-se: as sementes germinadas, a sobrevivência de plântulas e no final do experimento, avaliou-se o número de folhas produzidas pelas plântulas. Considerou-se semente germinada quando ocorreu a protrusão da raiz primária (Brasil, 1992).

2.2.2. Herbivoria simulada em plantas na fase reprodutiva

Em novembro de 2011 foram simulados danos de herbivoria em distintas estruturas das plantas (roseta foliar e estruturas associadas à reprodução) e em diferentes fenofases reprodutivas (tabela 1 e figura 4). Para a montagem de cada experimento em cada réplica (bloco), foram utilizadas plantas que tivessem diâmetro similar de roseta foliar, quantidade similar de paracládios (variação máxima de ± 1 paracládio entre indivíduos da réplica em um determinado tratamento), estar em mesma fenofase de reprodução (emissão de paracládios, capítulos com flores em botão ou capítulos com flores abertas), encontrar-se no mesmo

microrrelevo, e que não apresentavam nenhum vestígio de lesão anterior. Cada bloco continha um indivíduo controle e um danificado, totalizando 16 repetições de blocos para cada tipo de tratamento. A designação do indivíduo a ser danificado em uma réplica foi obtida através de sorteio. O dano foi feito uma única vez com o uso de uma tesoura, sendo de padrão similar ao dano causado por formigas cortadeiras e/ou pelas lagartas da família Noctuidae. Escolheu-se assemelhar o dano aos gerados por estes herbívoros pela ocorrência natural na área do estudo (Capítulo 1).

Tabela 1. Fenofase e estruturas removidas dos indivíduos reprodutivos de *Actinocephalus polyanthus* em experimento de simulação de herbivoria. As letras minúsculas entre parêntese indicam a estrutura danificada segundo a Figura 4. Cada tratamento tem seu próprio controle (sem lesão). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Fenofase	Tratamentos	Estruturas removidas (corte mecânico com tesoura)
Emissão de paracládios (EP)	EP-I	Folhas (a), brácteas (b), paracládios (c) e ápice do eixo central (d)
	EP-II	Folhas (a), brácteas (b) e paracládios (c)
	EP-III	Ápice do eixo central (d)
Flor em botão (FB)	FB-I	Folhas (a), brácteas (b), paracládios (c) e ápice do eixo central (d)
	FB-II	Folhas (a), brácteas (b) e paracládios (c)
	FB-III	Ápice do eixo central (d)
Flor aberta (FA)	FA-I	Folhas (a), brácteas (b), capítulos das co-florescências (e) e ápice do eixo central (d)
	FA-II	Folhas (a), brácteas (b) e capítulos (e)

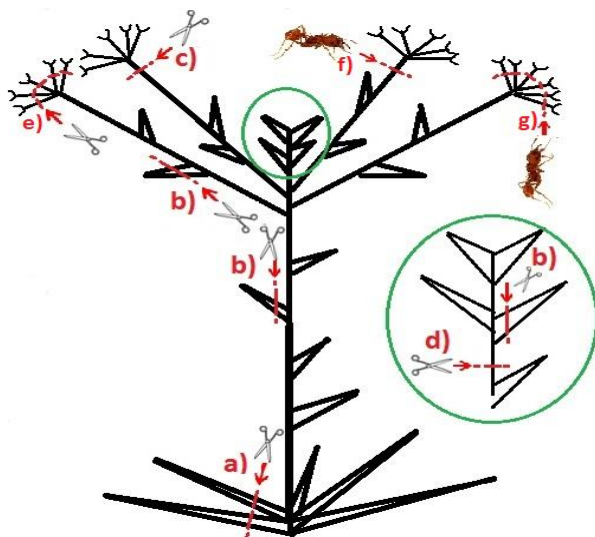


Figura 4. Representação esquemática de danos causados nas distintas estruturas de *Actinocephalus polyanthus* na fase de reprodução. A tesoura mostra os danos gerados no experimento de herbivoria simulada: (a) folhas da roseta basal, (b) brácteas, (c) paracládios, (d) ápice do eixo central, e (e) capítulos das co-florescências; e a formiga mostra danos gerados por formigas cortadeiras e/ou lagartas da família Noctuidae: (f) paracládios e (g) capítulos das co-florescências. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Quando as estruturas reprodutivas destes indivíduos apresentavam-se com maturação de sementes (antes da dispersão) estas foram coletadas em sacolas de papel e transportadas ao laboratório para avaliar o número de capítulos produzidos por umbela, o número de sementes por capítulo e a capacidade de germinação das sementes. Esta coleta foi feita de dezembro de 2011 até junho de 2012 conforme os indivíduos fossem apresentando as umbelas na fase de maturação desejada e através de visitas realizadas a cada dois dias. Ao longo deste período foi registrada a mortalidade e o número de rebrote de paracládios secundários. Foram consideradas mortas pelo efeito da herbivoria causada, aquelas plantas que morreram na fase de desenvolvimento de paracládios e flores em botão, isto é, aquelas que não conseguiram produzir flores abertas. Já quando conseguiram produzir flores abertas e frutificaram foram avaliadas quanto aos parâmetros antes mencionados. Os indivíduos tanto danificados e

controles que morreram após a produção de sementes foram retirados da estimativa de porcentagem da mortalidade. Na última coleta (junho de 2012), para os indivíduos danificados que não entraram em fase de formação de capítulos e que continuavam vivos, foram registrados o número de rebrote de paracládios secundários e diâmetro de rebrote foliar.

A avaliação de produção de capítulos e sementes foi feita para os indivíduos que frutificaram. Para o teste de germinação, os indivíduos cuja produção foi menor que 30 sementes do total dos capítulos, foram excluídos do experimento. Das plantas danificadas que se excluíram destas avaliações seus controles respectivos também foram retirados da avaliação.

Nas plantas controles e nos tratamentos EP-III e FB-III, a produção de capítulos por umbela foi avaliada, em uma amostra $\geq 50\%$ das umbelas produzidas pelo indivíduo. Não foi possível amostrar dos 100% das umbelas porque em algumas delas dispersaram antes do que amadureçam os capítulos das outras umbelas. Nestas umbelas todos os capítulos produzidos foram contados. Em todos os demais tratamentos de herbivoria simulada foi quantificada a produção total por planta, porque foi possível coletar as umbelas antes da dispersão dos capítulos. Os capítulos foram classificados como desenvolvidos e não desenvolvidos. Os capítulos não desenvolvidos foram aqueles que ficaram em botão (fechados) ou ficaram imersos dentro da bainha do capítulo.

A avaliação da produção de sementes e a obtenção das sementes para teste de germinação foram feitas mediante procedimentos explicados no experimento de herbivoria simulada em plantas na fase vegetativa. No entanto, nas plantas danificadas nos tratamentos EP-II e FB-II, não se obtiveram suficiente quantidade de sementes dos 15% dos capítulos, razão pela qual se amostraram dos 50% ou dos 100% dos capítulos desenvolvidos. Para tratamentos EP-II e FB-II utilizou-se um total de 150 sementes aleatoriamente obtidas, que foram distribuídas em cinco repetições com 30 sementes cada. Já para os tratamentos restantes utilizaram-se 300 sementes aleatoriamente obtidas, que foram distribuídas em 10 repetições com 30 sementes cada.

O teste de germinação foi feito mediante procedimento explicado no experimento de herbivoria simulada em plantas na fase vegetativa.

2.2.3. Herbivoria por formigas e/ou por lagartas em plantas na fase reprodutiva

Na área de estudo, 16 indivíduos em reprodução cortados por formigas e/ou lagartas da família Noctuidae apenas nos paracládios (f na Figura 3) e outros 16 indivíduos cortados nos seus capítulos (g na Figura 3), e cada tratamento com seus controles respectivos, foram procurados e etiquetados em dezembro de 2011. Para a amostragem de réplicas seguiram-se os mesmos critérios utilizados nos experimentos de herbivoria simulada em plantas na fase reprodutiva.

Pelo tipo de dano, pode-se assegurar para os indivíduos em que foram cortados os paracládios que estes foram danificados na fenofase de emissão de paracládios ou flor em botão e para os indivíduos herbivorados nos capítulos que possivelmente foram danificados na fenofase de flor aberta ou frutificação (Capítulo 1).

A coleta de estruturas reprodutivas, a produção de capítulos e sementes, assim como a obtenção das sementes para o teste de germinação foi feita mediante procedimentos explicados no experimento de herbivoria simulada em plantas na fase reprodutiva.

O teste de germinação foi feito mediante procedimento explicado no experimento de herbivoria simulada em plantas na fase vegetativa.

2.2.4. Proteção contra ação de herbívoros nos experimentos realizados

Em todos os experimentos antes descritos, todas as plantas em estudo foram protegidas para evitar a ação das formigas. Para isso, estas plantas foram isoladas por um círculo feito de polietileno transparente, com 6,0 cm de altura aproximadamente (1 cm foi introduzido no solo, ficando 5,0 cm fora do solo) (Figura 5). Na parte interior deste círculo foi colocada a substância “tangle-trap adhesive” (The Tanglefoot Company, Grand Rapids, MI), para evitar o acesso de formigas. O círculo de polietileno foi colocado a uma distância de 10 cm, medidos a partir do final da roseta foliar da planta em estudo.

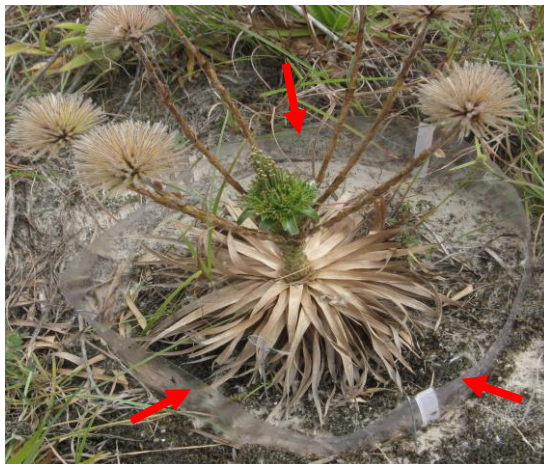


Figura 5. Círculo de proteção contra a ação de formigas cortadeiras utilizado em estudo com plantas de *Actinocephalus polyanthus* (indicado pelas setas vermelhas). Na parte interior do círculo, feito de polietileno, foi colocado a substância “tangle-trap adhesive”. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

2.3. Análise estatística dos dados

Os dados foram testados a normalidade com teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade de variâncias com teste de Levene's, dados que não cumpriam com os pressupostos para realizar análises paramétricas foram transformados: para dados expressos em porcentagem, a logit ($\text{logit} = \log [p / (1 - p)]$, sendo p = proporção) foi aplicada como sugerido por Warton e Hui (2011); para os demais dados foi aplicada a transformação pelo cálculo de raiz quadrada, como sugerido por Gotelli e Allison (2004). Os dados que cumpriam com as premissas foram analisados com testes paramétricos e os que não, foram analisados com testes não paramétricos.

A taxa de crescimento da roseta foliar (TCRF) foi determinada como: variação do diâmetro foliar entre duas observações, dividido pelo número de dias deste período de tempo. Para determinar a variação de crescimento ao longo do tempo e entre os tratamentos se utilizou ANOVA fatorial de medidas repetidas.

Para avaliar a variação entre tratamentos e controles quanto ao número de folhas presentes (depois da marcação no momento da simulação) foi empregado o teste de ANOVA.

Os menores valores de coeficiente de velocidade de germinação (CVG) indica que as sementes são mais vigorosas (Maguire, 1962). Portanto, o vigor das sementes se determinou mediante o cálculo do CVG utilizando a fórmula abaixo, segundo Nichols e Heydecker (1968)

$$CVG = \frac{\sum_{i=1}^k f_i}{\sum_{i=1}^k f_i x_i} 100$$

sendo que:

f_i : número de sementes germinadas no i -ésimo dia;

x_i : número de dias contados da semeadura até o dia da leitura

(i);

k : último dia da observação.

Para todos os tratamentos, a sobrevivência de plântulas foi calculada como a porcentagem de plântulas que sobreviveram até o final do experimento em relação ao total das germinadas. A produção de folhas por dia foi determinada como o número total de folhas produzidas no final do experimento dividido pelo tempo médio de germinação para cada tratamento. O tempo médio de germinação foi obtido pela equação proposto por Labouriau (1983):

$$\bar{t} = \frac{\sum_{i=1}^k n_i t_i}{\sum_{i=1}^k n_i} 100$$

em que:

t_i : tempo entre o início do experimento e a i -ésima observação (dia);

n_i : número de sementes que germinaram no tempo t_i ;

k : último tempo de germinação das sementes.

Para determinar a diferença quanto à produção de capítulos e sementes, porcentagem de germinação, CVG, sobrevivência de plântulas e produção de folhas das plântulas adotaram-se os seguintes testes: os tratamentos de herbivoria simulada na fase vegetativa foram analisados através de ANOVA de uma via; e nos tratamentos de herbivoria na fase reprodutiva foi aplicado o teste t para dados com variância homogênea e teste de Mann-Whitney para dados não homocidásticos.

Nos análises de ANOVA, utilizou-se o teste de Student-Newman-Keuls (SNK) para comparações múltiplas *a posteriori*.

3. Resultados

3.1. Plantas na fase vegetativa (herbivoria simulada)

Dos 16 indivíduos em cada tratamento, não houve mortalidade de indivíduos vegetativos e, entre os adultos, ocorreu a reprodução em cinco plantas com danos simulados em 50%, em seis a 90% e em cinco plantas controles.

A taxa de crescimento da roseta foliar (TCRF) mostrou depender do estágio da planta, sendo que os juvenis tiveram significativamente menor crescimento (Tabela 2; Figura 6). Quando feito o teste de comparação *a posteriori*, a TCRF dos indivíduos controles (adulto e juvenil) foi similar ao longo dos cinco meses ($p > 0,05$). A TCRF também dependeu do nível de dano gerado na planta e, assim, os indivíduos danificados tiveram significativamente maior crescimento do que os controles tanto nos adultos como nos juvenis; já os distintos níveis de dano foliar afetaram de maneira significativamente diferente os adultos e os juvenis (Tabela 2; Figura 5).

A TCRF foi significativamente diferente para cada mês, mas houve um comportamento similar da curva de crescimento entre adultos e juvenis ao longo dos cinco meses ($p = 0,296$). No entanto, a TCRF dependeu da intensidade de dano para variar no tempo ($p < 0,001$), nos indivíduos com simulação de herbivoria foi elevada até o segundo mês após o dano ser gerado e depois foi diminuindo, enquanto que os controles tiveram uma TCRF baixa ao longo dos cinco meses e apenas os juvenis mostraram um leve pico de crescimento no terceiro mês. Em geral, a TCRF nos diferentes tratamentos e controles se comportou similarmente através do tempo para adultos e para juvenis ($p = 0,152$) (Tabela 2; Figura 6).

Tabela 2. Resultados da análise de ANOVA fatorial de medidas repetidas para a taxa diária de crescimento da roseta foliar (TCRF) de indivíduos segundo o estágio do desenvolvimento de *Actinocephalus polyanthus* (adultos e juvenis), após ser submetida a diferentes intensidades de herbivoria simulada (50%, 90% e controle). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC.

	gl	SQ	QM	F	<i>p</i>
Estágio da planta	1	0,050	0,050	37,030	<0,001
Intensidade de dano simulado	2	0,296	0,148	110,469	<0,001
Estágio da planta x intensidade de dano simulado	2	0,013	0,006	4,764	0,011
Tempo	4	0,381	0,095	26,314	<0,001
Tempo x estágio da planta	4	0,018	0,004	1,236	0,296
Tempo x intensidade de dano simulado	8	0,265	0,033	9,130	<0,001
Tempo x estágio da planta x grau de dano simulado	8	0,044	0,005	1,513	0,152

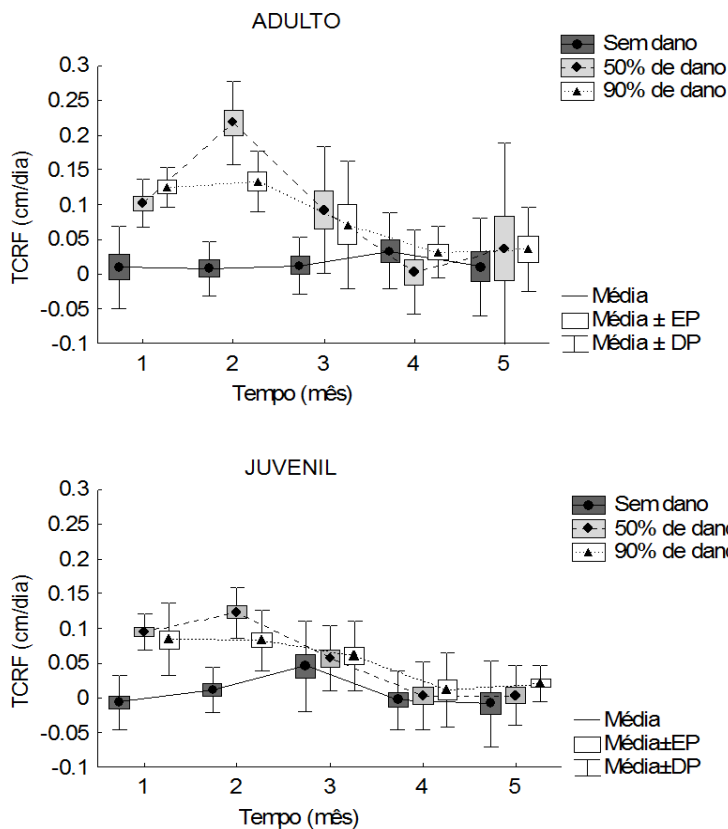


Figura 6. Taxa de crescimento da roseta foliar (TCRF, cm/dia) em diâmetro, do primeiro mês após a simulação do dano até o quinto mês. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

A produção do número de folhas por planta foi similar entre os tratamentos, mas significativamente diferente para adultos e juvenis, sendo que os adultos tiveram maior quantidade de folhas (Tabela 3; Figura 7).

Tabela 3. Resultados da análise de ANOVA para o número total de folhas presentes após a marcação (no momento de simulação) na roseta de indivíduos adultos e juvenis de *Actinocephalus polyanthus* cinco meses após serem submetidos a diferentes intensidades de herbivoria simulada (50%, 90% e sem dano). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

	gl	SQ	QM	F	p
Estágio da planta	1	4,533	4,533	150,528	< 0,001
Intensidade de dano simulado	2	0,009	0,004	0,143	0,867
Estágio da planta x intensidade de dano simulado	2	0,017	0,008	0,277	0,759

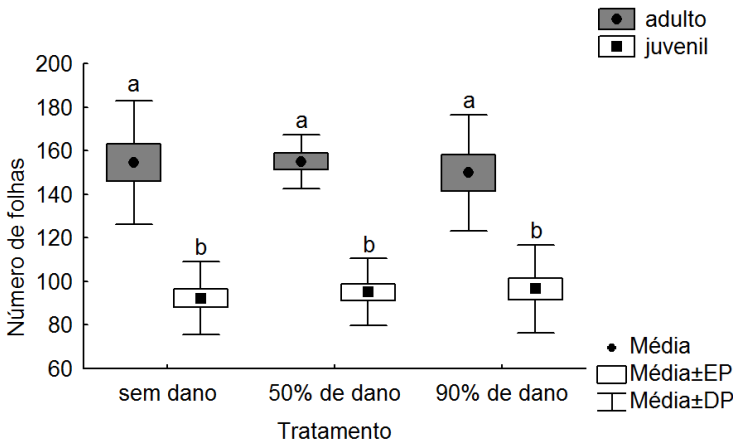


Figura 7. Número de folhas presentes após a marcação (no momento de simulação) na roseta de indivíduos adultos e juvenis de *Actinocephalus polyanthus*, cinco meses após serem submetidos a diferentes intensidades de herbivoria simulada (50%, 90% e sem dano). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

A produção total de umbelas e capítulos por planta foi similar entre as plantas submetidas a diferentes intensidades de herbivoria e o controle. No entanto, as plantas danificadas produziram significativamente maior quantidade de capítulos desenvolvidos em comparação com os controles (24,9% a mais nas plantas com simulação de 50% e 34% a mais nos danificados em 90%) (Tabela 4). A produção

de sementes por capítulo foi similar, portanto, a produção de sementes por planta também foi significativamente maior nas plantas danificadas ($F_{2,12} = 4,279$; $p = 0,040$). A porcentagem de germinação foi similar para sementes provenientes dos três tratamentos. Entretanto, as sementes produzidas por plantas danificadas em 90% tiveram menor velocidade de germinação em comparação com as provenientes de plantas com 50% de dano e controles. A porcentagem de sobrevivência das plântulas e a produção de folhas foram similares entre os tratamentos (Tabela 4).

Tabela 4. Efeitos da herbivoria simulada na fase vegetativa de *Actinocephalus polyanthus*: média \pm desvio padrão da produção de umbelas e capítulos (total e desenvolvido) por planta, número de sementes (total e desenvolvido) por capítulo, Germinação (percentagem de germinação e coeficiente de velocidade de germinação – CVG), sobrevivência das plântulas germinadas e produção de folhas por dia dessas plântulas. Letras minúsculas diferentes indicam diferença estatisticamente significativa ($p \leq 0,05$). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Tratamentos	Umbelas/ planta	Capítulos por planta		Sementes por capítulo		Germinação		Plântula	
		Total	Desenvolvido	Total	Desenvolvido	% G	CVG (%)	Sobrevivência (%)	Produção de folhas/dia
Sem dano	8,6 \pm 2,4 ^a	1570 \pm 436 ^a	1232 \pm 470 ^a	6,4 \pm 3,4 ^a	6,0 \pm 3,3 ^a	45,0 \pm 10,1 ^a	5,0 \pm 1,2 ^a	96,7 \pm 4,5 ^a	0,130 \pm 0,012 ^a
50% de dano	9,4 \pm 4,0 ^a	2623 \pm 1134 ^a	2061 \pm 371 ^b	5,7 \pm 2,0 ^a	5,5 \pm 2,0 ^a	44,3 \pm 13,3 ^a	4,4 \pm 1,8 ^{ab}	98,0 \pm 4,4 ^a	0,131 \pm 0,011 ^a
90% de dano	9,6 \pm 2,1 ^a	3082 \pm 984 ^a	2503 \pm 773 ^b	5,4 \pm 2,2 ^a	5,2 \pm 2,2 ^a	36,3 \pm 9,6 ^a	3,6 \pm 0,7 ^b	91,6 \pm 20,8 ^a	0,130 \pm 0,016 ^a
Análise estatística	$F_{2;12} = 0,16$; $p = 0,855$	$F_{2;12} = 3,70$; $p = 0,056$	$F_{2;12} = 6,53$; $p = 0,012$	$F_{2;12} = 0,17$; $p = 0,842$	$F_{2;12} = 0,13$; $p = 0,877$	$F_{2;12} = 1,88$; $p = 0,173$	$F_{2;27} = 3,38$; $p = 0,049$	$F_{2;27} = 0,73$; $p = 0,493$	$F_{2;12} = 0,02$; $p = 0,983$

3.2. Plantas na fase reprodutiva

Plantas danificadas através da simulação como nas plantas danificadas naturalmente pelos herbívoros, segundo o tipo de dano, produziram estruturas reprodutivas secundárias definidas como: umbelas secundárias laterais, que brotaram a partir do eixo central; e umbelas secundárias centrais que brotaram a partir de uma umbela do eixo central, conjuntamente com os capítulos desta umbela (Tabela 6; Anexo 12). A figura 8 mostra um exemplo destas estruturas secundárias para dois tipos de tratamento detalhadas na legenda da figura. Todas as plantas danificadas que produziram capítulos morreram depois de madurecer.

Todos os indivíduos controles de todos os tratamentos formaram inflorescências apenas nas co-florescências, onde produziram sementes e só depois morreram. Estes não produziram estruturas reprodutivas secundárias (Figura 8). Do total dos indivíduos controles ($N = 165$), só 13,3% (22 indivíduos) produziram capítulos na umbela do eixo central e estes não produziram estruturas reprodutivas secundárias.

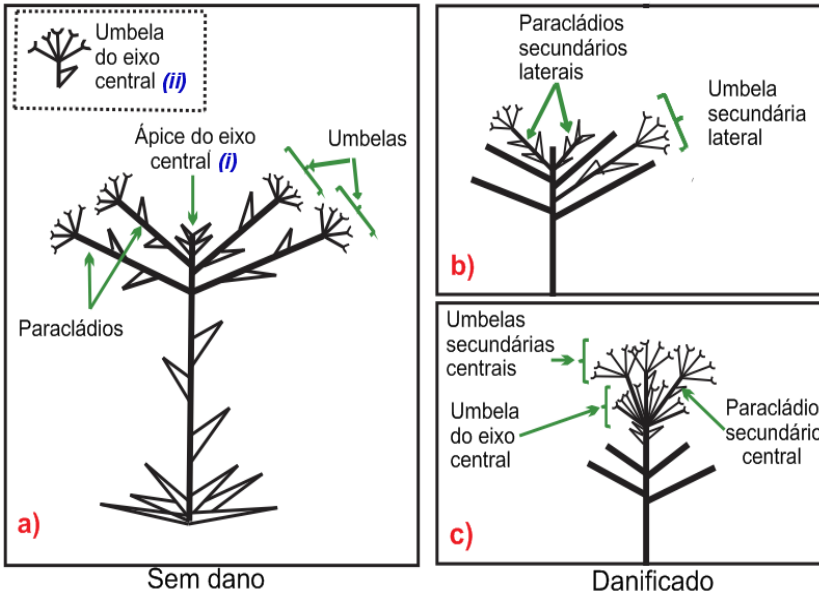


Figura 8. Representação esquemática de *Actinocephalus polyanthus*: a) planta sem dano com umbelas e ápice do eixo central: [(i) sem formar capítulos e (ii) umbela do eixo central com capítulos]; b) planta com dano produzido nos paracládios, folhas, brácteas e ápice do eixo central, evidenciando a produção de paracládios e umbelas secundárias laterais; e c) planta com dano produzido nos paracládios, folhas e brácteas, evidenciando a formação de uma umbela do eixo central e paracládios e umbelas secundárias centrais associadas. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

3.2.1. Herbivoria simulada

Conforme as condições descritas na metodologia, as variáveis reprodutivas só foram avaliadas para os tratamentos das fenofases de emissão de paracládios e flor em botão com danos promovidos: em folhas, brácteas e paracládios (EP-II e FB-II); e em ápice do eixo central (EP-III e FB-III). Para os outros tratamentos não foram avaliadas porque os indivíduos danificados não produziram capítulos e sementes ou os que produziram foram menores que cinco indivíduos.

3.2.1.1. Emissão de paracládios (EP)

EP-I – Danos promovidos em folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central

Dos 16 indivíduos danificados, 94% morreram por causa do dano e só 6% sobreviveu até sete meses após a simulação (Tabela 5). Em relação à produção de estruturas reprodutivas secundárias, quatro indivíduos conseguiram rebrotar paracládios secundários laterais (1 a 7), mas nenhum deles produziu capítulos (Tabela 6).

EP-II- Danos promovidos em folhas, brácteas e paracládios

Das 16 plantas danificadas, uma (6%) morreu por causa do dano, sete (44%) produziram capítulos e sementes e a metade (50%) continuava viva sete meses após a simulação (Tabela 5). Em relação à produção de estruturas reprodutivas secundárias, três formaram paracládios secundários laterais (dois produziram capítulos e sementes) e quatro indivíduos formaram umbelas secundárias centrais que produziram capítulos e sementes (Tabela 6).

Nas sete plantas danificadas, a produção de capítulos por planta, a produção de sementes por capítulo e a porcentagem de germinação foram significativamente menores do que os controles. Já o CVG das sementes, porcentagem de sobrevivência e a produção de folhas de plântulas foram similares aos controles (Tabela 7).

EP-III- Plantas danificadas no ápice do eixo central

As 16 plantas danificadas só morreram após a reprodução (Tabela 5) ao igual que os controles. Não houve brotamento de estruturas reprodutivas secundárias e a produção de capítulos e sementes ocorreu nas umbelas primárias laterais (Tabela 6). A produção de capítulos, sementes e a porcentagem de germinação das sementes foram similares quando comparados os indivíduos danificadas com os controles. Igualmente, a sobrevivência e a produção de folhas das plântulas foram similares. Entretanto, o CVG foi menor nas sementes provenientes de plantas danificadas (Tabela 7).

3.2.1.2. Flor em botão (FB)

FB-I- Plantas danificadas nas folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central

Das 16 plantas com dano simulado, 12 (75%) morreram sem resposta evidente ao dano, três (19%) produziram capítulos e sementes e um indivíduo continuava vivo, sete meses após a simulação (Tabela 5).

Em relação à produção de estruturas reprodutivas secundárias, seis indivíduos danificados rebrotaram paracládios secundários laterais (de 1–5), sendo que só três produziram capítulos e sementes (Tabela 6).

FB-II- Danos promovidos em folhas, brácteas e paracládios

Das 16 plantas danificadas, sete (44%) morreram e nove (56%) produziram capítulos e sementes (Tabela 5). A produção de capítulos ocorreu na umbela do eixo central. Em relação à produção de estruturas reprodutivas secundárias, quatro plantas rebrotaram paracládios secundários laterais (1 – 4 paracládios por planta; só uma planta produziu capítulos e sementes) e um indivíduo danificado produziu umbelas secundárias centrais onde também produziu capítulos e sementes (Tabela 6).

Dos nove plantas que produziram inflorescências, a produção de capítulos e sementes foi significativamente menor do que nos controles. Contudo, a germinação das sementes foi similar, mas a CVG foi maior nas sementes provenientes das plantas danificadas. Já a sobrevivência e produção de folhas das plântulas foram similares (Tabela 7).

FB-III- Danos promovidos no ápice do eixo central

Dos 16 plantas, nenhum indivíduo danificado morreu tendo o dano como causa, só após ter ocorrido a reprodução (Tabela 5). O mesmo foi registrado para os controles. Não houve brotamento de estruturas reprodutivas secundários e a produção de capítulos e sementes ocorreu nas umbelas primárias laterais (Tabela 6)

A produção de capítulos por planta foi similar. A produção total de sementes nas plantas controles foi significativamente maior do que nos danificados, mas a produção de sementes desenvolvidas foi similar. A porcentagem de germinação foi significativamente maior nas sementes que foram produzidas pelas plantas danificadas. Já o CVG das sementes, sobrevivência e produção de folhas das plântulas foram similares (Tabela 7).

3.2.1.1. Flor aberta (FA)

FA-I – Danos em folhas, brácteas, capítulos das umbelas e ápice do eixo central

Dos 16 indivíduos danificados, 100% morreram devido ao dano (Tabela 5). Em relação à produção de estruturas reprodutivas secundárias, um indivíduo morreu produzindo dois paracládios secundários laterais, mas sem produzir capítulos (Tabela 6).

FA-II - Danos em folhas, brácteas e capítulos das umbelas

Doze (75%) das 16 plantas com simulação da herbivoria morreram devido ao dano gerado, três (19%) produziram capítulos e sementes na umbela do eixo central e uma (6%) permaneceu viva até sete meses após o dano (Tabela 5). Em relação ao rebrote de estruturas secundárias, três produziram paracládios secundários (1–4 por planta), mas nenhum deles formou capítulos (Tabela 6).

Tabela 6. Principais respostas de *Actinocephalus polyanthus* aos distintos tratamentos de dano simulado na fase reprodutiva, número de indivíduos que mostraram distintas respostas correspondentes. Todos os indivíduos controles de todos os tratamentos produziram capítulos e sementes nas umbelas principais laterais. Cada tratamento tem 16 indivíduos réplica. Fenofase emissão de paracládios (EP), danos promovidos: folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central (EP-I); folhas, brácteas e paracládios (EP-II); ápice do eixo central (EP-III). Fenofase flor em botão (FB), danificados: folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central (FB-I); folhas, brácteas e paracládios (FB-II); ápice do eixo central (FB-III). Fenofase flor aberto (FA), danificados: folhas, brácteas, capítulos das umbelas e ápice do eixo central (FA-I); e folhas, brácteas e capítulos das umbelas (FA-II). Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Reposta da planta ao dano	Tratamentos								
	EP-I	EP-II	EP-III	FB-I	FB-II	FB-III	FA-I	FA-II	
Morreram									
Sem resposta nenhuma	12	1	-	10	4	-	15	10	
Com rebrote de paracládios secundários laterais	3*	-	-	2	3	-	1	2	
Produziram capítulos e sementes									
Nas umbelas secundárias laterais	-	3	-	3	1	-	-	-	
Na umbela do eixo central	-	-	-	-	7	-	-	3	
Na umbela do eixo central e nas umbelas secundárias centrais	-	4	-	-	1	-	-	-	
Nas umbelas laterais	-	-	16	-	-	16	-	-	
Permaneceram vivos									
Sem formar capítulos	-	8	-	-	-	-	-	-	
Com rebrote de paracládios secundários laterais e sem formar capítulos	1	-	-	1	-	-	-	1	

* Um indivíduo morreu com flor em botão

Tabela 7. Efeitos da herbivoria simulada na fase reprodutiva de *Actinocephalus polyanthus*: média \pm desvio padrão da produção de capítulos (total e desenvolvido) por planta, número de sementes (total e desenvolvido) por capítulo, germinação (percentagem de germinação e coeficiente de velocidade de germinação – CVG), sobrevivência das plântulas germinadas e produção de folhas por dia dessas plântulas. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Tratamentos	Capítulos por planta		Sementes por capítulo		Germinação		Plântulas	
	Total	Desenvolvido	Total	Desenvolvido	% G	CVG	% sobrevivência	Produção de folhas por dia
EP-II – Danos promovidos em folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central								
Sem dano	2219 \pm 848	1647 \pm 500	3,84 \pm 3,46	3,74 \pm 3,46	32,67 \pm 10,38	3,87 \pm 0,97	87,5 \pm 25,0	0,132 \pm 0,021
Danificado	1027 \pm 446	591 \pm 435	0,64 \pm 0,46	0,61 \pm 0,45	5,33 \pm 3,8	3,05 \pm 2,38	83,3 \pm 15,0	0,125 \pm 0,007
Análise estatística	$t=3,29; gl=12; p=0,001$	$t=4,76; gl=12; p<0,001$	$t=2,90; gl=12; p=0,013$	$t=2,47; gl=12; p=0,019$	$t=-5,55; gl=8; p=0,001$	$t=-0,71; gl=8; p=0,500$	$t=-0,06; gl=8; p=0,952$	$t=0,75; gl=7; p=0,479$
EP-III – Danos promovidos em folhas, brácteas e paracládios								
Sem dano	2624 \pm 819	1912 \pm 609	5,00 \pm 2,69	4,81 \pm 2,63	50,33 \pm 10,94	5,11 \pm 0,94	88,3 \pm 13,5	0,124 \pm 0,011
Danificado	2694 \pm 1341	1960 \pm 948	3,76 \pm 2,81	3,64 \pm 2,87	53,67 \pm 9,22	3,99 \pm 0,93	92,4 \pm 11,2	0,127 \pm 0,011
Análise estatística	$t=0,09; gl=30; p=0,931$	$t=0,02; gl=30; p=0,981$	$t=1,27; gl=30; p=0,213$	$t=1,20; gl=30; p=0,238$	$t=0,74; gl=18; p=0,608$	$t=-2,66; gl=18; p=0,016$	$t=-0,74; gl=18; p=0,472$	$t=-0,77; gl=18; p=0,450$
FB-II – Danos promovidos em folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central								
Sem dano	2471 \pm 830	1738 \pm 594	4,49 \pm 3,02	4,28 \pm 2,92	39,33 \pm 9,83	3,61 \pm 0,18	64,2 \pm 44,7	0,120 \pm 0,018
Danificado	799 \pm 498	193,4 \pm 186,5	1,06 \pm 0,87	0,74 \pm 0,52	31,33 \pm 10,7	4,23 \pm 0,33	79,0 \pm 21,7	0,122 \pm 0,008
Análise estatística	$t=5,18; gl=16; p<0,001$	$t=7,44; gl=16; p<0,001$	$t=3,21; gl=16; p=0,001$	$t=3,79; gl=16; p=0,002$	$t=-1,23; gl=8; p=0,253$	$t=3,67; gl=8; p=0,006$	$U=11,0; n=5; p=0,754$	$t=-0,33; gl=8; p=0,751$
FB-III – Danos promovidos em folhas, brácteas e paracládios								
Sem dano	2311 \pm 910	2296 \pm 908	6,10 \pm 3,02	5,90 \pm 3,08	31 \pm 6,3	3,92 \pm 1,36	89,2 \pm 19,0	0,125 \pm 0,009
Danificado	2533 \pm 994	2512 \pm 984	4,39 \pm 1,72	4,21 \pm 1,63	38,67 \pm 5,49	4,3 \pm 1,31	92,1 \pm 11,8	0,122 \pm 0,014

Análise	$t = -0,45; g/30;$	$t = -0,45; g/30;$	$t = 2,03; g/30;$	$t = 1,96; g/30;$	$t = 2,90; g/18;$	$t = 0,76; g/18;$	$t = -0,41; g/18;$	$t = 0,61; g/18;$
estatística	$p = 0,655$	$p = 0,654$	$p = 0,051$	$p = 0,061$	$p = 0,010$	$p = 0,456$	$p = 0,686$	$p = 0,547$

3.2.2. Herbivoria natural por formigas e/ou lagartas da família Noctuidae

Paracládios cortados

As 16 plantas danificadas produziram capítulos e sementes na umbela do eixo central. Nove destes indivíduos produziram umbelas secundárias centrais onde também desenvolveram capítulos e sementes.

A produção de capítulos nas plantas danificadas foi significativamente menor do que os controles, contudo, a produção de sementes por capítulo foi similar. Já a porcentagem de germinação nas sementes produzidas por plantas danificadas foi menor do que dos controles, mas o CVG foi similar. No que se refere às plântulas, a sobrevivência foi similar, mas a produção de folhas foi significativamente menor (Tabela 8).

Capítulos cortados

Os 16 indivíduos danificados produziram capítulos e sementes na umbela do eixo central, mas não produziram umbelas secundárias centrais. A produção de capítulos foi significativamente menor nas plantas danificadas do que as plantas sem dano, enquanto que a produção de sementes nos capítulos foi similar. As sementes de plantas danificadas germinaram em menor porcentagem, mas a CVG foi similar aos controles, assim como também foi similar a sobrevivência e produção de folhas das plântulas (Tabela 8).

Tabela 8. Efeitos da herbivoria natural na fase reprodutiva de *Actinocephalus polyanthus*: média \pm desvio padrão da produção de capítulos (total e desenvolvido) por planta, número de sementes (total e desenvolvido) por capítulo, germinação (percentagem de germinação e coeficiente de velocidade de germinação – CVG), sobrevivência das plântulas germinadas e produção de folhas por dia dessas plântulas. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Tratamentos	Capítulos por planta		Sementes por 30 capítulos		Germinação		Plântulas	
	Total	Desenvolvido	Total	Desenvolvido	% G	CVG	% sobrevivência	Produção de folhas por dia
Paracládios cortados								
Sem dano	3005 \pm 1342	2248 \pm 977	4,25 \pm 1,75	4,13 \pm 1,75	48 \pm 5,92	4,98 \pm 1,8	76,3 \pm 33,7	0,152 \pm 0,015
Danificado	1475 \pm 697	935 \pm 510	4,24 \pm 4,92	3,56 \pm 5,05	35 \pm 12,79	4,36 \pm 1,56	96,4 \pm 7,1	0,124 \pm 0,010
Análise estatística	$t = 4,80; gI=30; p < 0,001$	$t = 4,77; gI=30; p < 0,001$	$t = 0,01; gI=30; p = 0,989$	$t = 0,43; gI=30; p = 0,674$	$t = -2,92; gI=18; p = 0,009$	$t = -0,82; gI=18; p = 0,421$	$U = 34,5; n=0; p = 0,241$	$t = 4,93; gI=18; p < 0,001$
Capítulos cortados								
Sem dano	2555 \pm 912	1812 \pm 722	4,52 \pm 2,28	4,25 \pm 2,15	55,33 \pm 13,98	4,73 \pm 0,85	84,8 \pm 27,8	0,141 \pm 0,023
Danificado	520 \pm 338	315 \pm 266	3,83 \pm 4,89	3,52 \pm 4,87	29,33 \pm 9,66	4,21 \pm 1,26	96,3 \pm 7,3	0,129 \pm 0,007
Análise estatística	$t = 5,12; gI=10; p = 0,001$	$t = 4,77; gI=10; p < 0,001$	$t = 0,31; gI=10; p = 0,761$	$t = 0,34; gI=10; p = 0,743$	$t = -4,84; gI=18; p < 0,001$	$t = 1,33; gI=18; p = 0,200$	$t = -1,26; gI=18; p = 0,223$	$U = 30,0; n=10; p = 0,131$

4. Discussão

Este estudo mostra o modo como os diferentes níveis de dano geram efeitos distintos de acordo com as fases do desenvolvimento da planta em que estes ocorrem, assim como de acordo às estruturas danificadas (Figura 9).

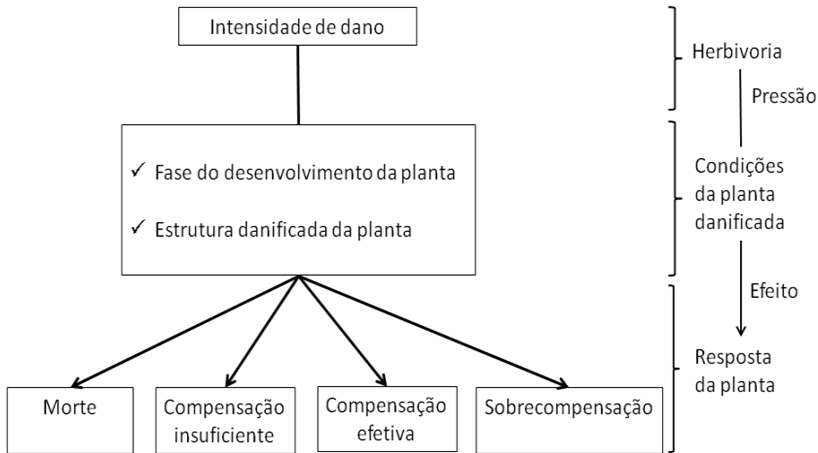


Figura 9. Esquema do efeito da herbivoria em *Actinocephalus polyanthus*. A pressão da herbivoria, dependendo da intensidade de herbivoria que ocorre em determinada fase do desenvolvimento da planta e danificando determinadas estruturas da planta, gera: efeito fatal (morte da planta) ou a planta responde compensando insuficientemente, efetivamente ou sobrecompensando. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

4.1. Plantas na fase vegetativa

Nenhum indivíduo lesionado na fase vegetativa morreu, pelo contrário, os adultos que se reproduziram mostraram sobrecompensação, aumentando o número de sementes produzidas. Sugere-se, portanto, que o *Actinocephalus polyanthus* é tolerante à folivoria, mesmo quando o dano foliar for intenso (50% e 90%).

Indistintamente ao estágio do desenvolvimento de *A. polyanthus*, o dano simulado (50% e 90%) estimulou um maior taxa de crescimento da roseta foliar. Este resultado positivo quanto ao crescimento não foi encontrado para *Sinapis arvensis* (Brassicaceae), esta espécie anual,

mostrou efeito negativo no crescimento quando danificados em 30-50% de sua área foliar (Poveda *et al.*, 2003).

Puentes e Agren (2012) mostraram que a redução do crescimento da roseta foliar de *Arabidopsis lyrata* (Brassicaceae) estava diretamente relacionada com o grau de herbivoria. A relação inversa entre o grau de herbivoria e crescimento da planta, também é mostrada para o crescimento em altura de *Piper arieianum* (Piperaceae) (Marquis, 1984). Ao contrário do esperado, em *A. polyanthus* danos promovidos em 50 e 90% estimularam de maneira similar o crescimento da roseta foliar. Por outro lado, em relação ao estágio do desenvolvimento, o maior efeito do dano mostrado nos indivíduos juvenis de *A. polyanthus* em comparação aos adultos, é encontrado também para *P. arieianum*. Em indivíduos pequenos e medianos de *P. arieianum*, danos $\geq 30\%$ diminuíram o crescimento, já as plantas grandes danificados em 10, 30 e 50% cresceram similarmente aos controles (Marquis, 1984).

Buckley e Avila-Sakar (2013) encontraram que indivíduos de *Ilex glabra* (Aquifoliaceae) parcialmente desfolhados produziram significativamente maior quantidade de folhas por indivíduo e quando completamente desfolhados produziram igual aos controles. No presente estudo, resultados mostraram que *A. polyanthus* danificados apresentou similar quantidade de folhas que os controles, tanto nos adultos como nos juvenis. Alguns autores (Mattson, 1980; Verkaar, 1987; Meyer, 1998; Thomas *et al.*, 2008) relacionam a pequena produção de folhas das plantas danificadas (o que estaria gerando a similar produção entre os indivíduos danificados e sem dano) à maior longevidade que apresentam as folhas remanescentes ou produzidas após o dano.

A produção quantitativamente maior de sementes nas plantas danificadas nos dois tratamentos de dano (adultos 50% e 90%) em comparação aos controles indica a sobrecompensação como resposta ao dano foliar. Esta sobrecompensação reprodutiva foi porque indivíduos danificados de *A. polyanthus* investiram alocar maior energia para a produção maior de capítulos desenvolvidos na mesma quantidade total de paracládios e capítulos produzidos como nos controles, diminuindo desta forma a quantidade de capítulos não desenvolvidos. Esta sobrecompensação das plantas danificadas, ainda é apoiada pela qualidade das sementes produzidas, uma vez que a porcentagem de germinação foi similar e as plântulas sobreviveram e produziram folhas similarmente aos dos controles. Também, plantas com simulação de herbivoria em 90% apresentaram maior vigor das sementes com respeito aos do controle.

No entanto, a ideia de compensação reprodutiva ao dano foliar é contraditória entre espécies. Como exemplos, a produção de flores e frutos em *Ilex glabra* (Aquifoliaceae), quando parcialmente desfolhada tende a sobrecompensar a planta, enquanto que com desfolhação total, a compensação foi insuficiente (Buckley e Avila-Sakar, 2013). Em *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae), uma planta anual, a herbivoria foliar simulada em 5% e 25% não aumentou, nem reduziu a produção de sementes, mas com dano de 75% houve uma diminuição significativa (MacDonald e Kotanen, 2010). Poveda *et al.* (2003) encontraram que, em *Sinapis arvensis* (Brassicaceae) danificadas em 30-50% de área foliar, houve similar produção de sementes do que em plantas controle. Efeito negativo quanto à produção de frutos foi encontrado em *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae) (Avila-Sakar e Stephenson, 2006) quando a área foliar desta planta foi removida em 5–15%. Similarmente, o dano $\geq 10\%$ de área foliar diminuiu a aptidão (produção das sementes) nas plantas de *Piper arieianum* (Piperaceae) (Marquis, 1984). Isto indica que a resposta da planta ao dano foliar tem um caráter específico.

4.2. Plantas na fase reprodutiva

A mortalidade da maioria (93,8%) dos indivíduos danificados no tratamento EP-I (Danos promovidos em folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central) indica que o efeito do dano foi letal. Já quando o ápice do eixo central não foi cortado (tratamento EP-II) aconteceu o contrário. Porém, a produção de paracládios secundários laterais e de umbelas secundárias centrais não foram suficientes para compensar reprodutivamente o dano. Quando apenas o ápice do eixo central foi cortado (tratamento EP-III) a compensação do dano foi efetiva, uma vez que todas as variáveis reprodutivas avaliadas no estudo foram similares em comparação aos controles.

A maioria dos indivíduos danificados (75%) segundo o tratamento FB-I (danificadas nas folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central) morreu, portanto o efeito do dano causado também foi negativo. Já quando não foi cortado o ápice do eixo central (tratamento FB-II), a mortalidade após o dano diminuiu para menos da metade (43,8%) dos indivíduos danificados. A resposta compensatória em relação à produção de sementes das plantas danificadas segundo o tratamento FB-II foi insuficiente, embora as sementes produzidas apresentaram comportamento germinativo similar às de plantas controle. Os indivíduos de *A. polyanthus* danificados apenas o ápice do eixo central (tratamento FB-III), apesar de produzirem similar quantidade de

capítulos que os indivíduos controles, não conseguiram compensar quanto à produção quantitativa das sementes. No entanto, a compensação ao dano ocorreu na produção com melhor qualidade de sementes (maior porcentagem de germinação). Portanto, a menor produção de sementes nas plantas danificadas estaria sendo compensada por sua vez pela maior porcentagem de germinação.

Nos dois tratamentos, indivíduos danificadas nas folhas, brácteas, paracládios e ápice do eixo central (tratamento FA-I) e em folhas, brácteas e paracládios (tratamento FA-II) o efeito do dano simulado foi drástico, morrendo 100% dos indivíduos em FA-I e 75% em FA-II. Com tratamento de lesão semelhante à FA-II no presente estudo, mas sem danificar os meristemas apicais, Buckley e Avila-Sakar (2013) encontraram que *Ilex glabra*, quando desfolhada durante a floração, mostra compensação mínima na produção de flores. Essa compensação mínima quanto à produção de capítulos e sementes também se encontrou para *A. polyanthus*.

Nas plantas com herbivoria natural, apesar de que a maioria dos indivíduos danificados com corte nos paracládios produziram umbelas secundárias centrais, estas não compensaram em relação à produção de sementes. Também, plantas danificadas nos seus capítulos mostraram uma compensação insuficiente.

Considerando o conjunto de tratamentos

Em geral, plantas com dano simulado e danificados naturalmente pelos herbívoros mostraram padrão de resposta compensatória similar, o que valida o experimento da simulação do dano realizada.

Para estudos feitos mediante experimentos de dano gerado no ápice do eixo central das plantas monocárpicas na fase vegetativa (antes da floração), vários autores (Paige e Whitham, 1987; Fernandes e Ribeiro, 1990; Agrawal 1998; Agrawal, 2000; Rautio, 2006; Olejniczak, 2011) encontraram uma sobrecompensação mediante a produção de ramos e inflorescências secundárias laterais. No presente estudo, nos tratamentos EP-III (emissão de paracládios) e FB-III (flor em botão) que foram promovido o corte no ápice do eixo central, se esperavam respostas similares aos encontrados pelos autores antes mencionados. No entanto, em *A. polyanthus*, isto não aconteceu e pode ser explicado, por um lado, porque possivelmente a espécie não apresenta a sensibilidade fisiológica ao dano apical para ativar as gemas laterais como sugerido por Huhta *et al.* (2000) para a planta monocárpica

Gentianella campestris (Gentianaceae) e, por outro lado, os trabalhos que mostraram a sobrecompensação ao dano apical estudaram espécies em que o ápice do eixo central se torna reprodutivo. Ao contrário, em *A. polyanthus* as estruturas principais de reprodução são as umbelas laterais (co-florescências) e o eixo central geralmente seca sem produzir inflorescências e muito poucas plantas mostram umbelas em desenvolvimento no ápice do eixo central (13,3%), sendo estas produzidas tardiamente em comparação às co-florescências. Além disso, os capítulos e sementes produzidos são significativamente em menor número e com menor viabilidade do que as co-florescências (Anexo 13). Esta estratégia reprodutiva de *A. polyanthus* sugere que isso ocorra porque o ápice do eixo central se comporta como uma reserva de meristemas latentes para que, quando danificadas as co-florescências, estes meristemas são ativados para se reproduzir.

A produção de paracládios secundários desenvolvidos pelos indivíduos danificados, não foi uma resposta adequada para o sucesso reprodutivo da planta como compensação ao dano, uma vez que a maioria destas estruturas secundárias morreram sem formar inflorescências.

Os resultados do presente estudo salientam a importância do ápice do eixo central de *A. polyanthus* para reagir e compensar reprodutivamente após a herbivoria na fase reprodutiva, embora esta compensação sempre tenha sido insuficiente. O ápice do eixo central que formou umbela do eixo central nas plantas danificadas, em sua maioria, produziu outras umbelas secundárias centrais a esta associada. Quando foi comparada a produção nestas umbelas secundárias centrais com a umbela do eixo central do mesmo indivíduo, todas as variáveis reprodutivas avaliadas foram similares (Anexo 14). Então, a produção de umbelas secundárias centrais foi uma estratégia favorável para que a planta danificada aumentasse relativamente sua produção de sementes da mesma qualidade que nos capítulos da umbela do eixo central.

É interessante resaltar, que se uma única população como o *Actinocephalus polyanthus* pode experimentar estes diferentes efeitos mostrados no presente estudo (morte, compensação insuficiente, compensação efetiva e sobrecompensação), estudos focais abordando apenas alguns dos três principais variáveis considerados neste estudo (fase de desenvolvimento da planta, intensidade do dano, estruturas da planta na qual a lesão ocorre), poderiam gerar conclusões equivocadas a partir desses resultados. Além disso, os resultados indicam que a planta não mostra um padrão definido de resposta ao efeito do dano,

5. Conclusão

Actinocephalus polyanthus é tolerante à folivoria, mesmo quando o dano foliar é intenso (50% e 90%). No entanto, o dano gerou aos juvenis danificados uma taxa de crescimento foliar (TCRF) menor em comparação aos adultos. O dano estimulou o maior crescimento nos indivíduos danificados, sendo que o pico de crescimento foi no segundo mês. Contudo, o TCRF teve um padrão similar entre os tratamentos ao longo dos cinco meses após a simulação.

Em relação ao efeito da herbivoria no sucesso reprodutivo de *A. polyanthus*, quando foram danificadas as folhas na fase vegetativa as plantas sobrecompensaram e, quando foram danificadas na fase reprodutiva, compensaram efetivamente ou insuficientemente. A compensação efetiva ocorreu quando as plantas foram cortados o ápice do eixo central nas fenofases de emissão de paracládios e flor em botão, e a compensação insuficiente ocorreu nos indivíduos que conseguiram formar capítulos de todos os outros tratamentos.

Em geral, encontrou-se que a tolerância ao dano diminui à medida que avança o desenvolvimento da planta, isto é, os indivíduos de *A. polyanthus* são mais tolerantes aos danos na fase vegetativa e esta vai diminuindo até que na fase de floração a tolerância é mínima ou nula.

Referências bibliográficas

- Aarssen, L.W. 1995. Hypotheses for the evolution of apical dominance in plants: implications for the interpretation of overcompensation. *Oikos*, 74: 149–156.
- Agrawal A. A. 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in Plant Science*, 5: 309–313.
- Agrawal, A. A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, 279: 1201-1202.
- Avila-Sakar , G. , And A. G. Stephenson. 2006. Effects of the spatial pattern of leaf damage on growth and reproduction: Whole plants. *International Journal of Plant Sciences*, 167: 1021–1028.
- Baldwin, I. T. 1990. Herbivory simulations in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 5: 91–93.
- Begon, M.; Towsend, C. R. e Harper, J. L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Quarta edição, Artmed, Porto Alegre, Brasil, 752 p.
- BRASIL. 1992. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. Regras para análise de sementes. SNDA/DNDV/CLAV, Brasília.
- Buckley, N. E. e Avila-Sakar, G. 2013. Reproduction, growth, and defense trade-offs vary with gender and reproductive allocation in *Ilex glabra* (Aquifoliaceae). *American journal of botany*, 100(2): 357-364.
- Castellani, T. T.; Scherer, K. Z. e Paula, G. D. S. 2001. Population ecology of *Paepalanthus polyanthus* (Bong.) Kunth: demography and life history of a sand dune monocarpic plant. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(2): 123-134.
- Cline, M. G. 1997. Concepts and terminology of apical dominance. *American Journal of Botany*, 84(9): 1064-1069
- Crawley, M. J. 1997. Plant-herbivore dynamics, pp. 401 – 474. *In*: Crawley, M. J. (ed.) *Plant ecology*, second edition. Blackwell Science, Oxford, UK.

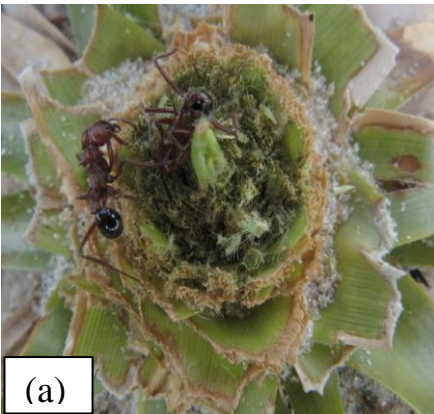
- Dangerfield, J.M. e Modukanele, B. 1996. Over compensation by *Acacia erubescens* in response to simulated browsing. *Journal of Tropical Ecology*, 12(6): 905-908.
- Fernandes, G. W. e Ribeiro, S.P. 1990. Plant response to herbivory: two examples from the neotropics. *Ecotropicos*, 3(2): 77-86.
- Fornoni, J. 2011. Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology*, 25(2): 399-407.
- García M.B. e Ehrlén, J. 2009. Evaluación de los efectos demográficos y evolutivos de las interacciones planta-animal mediante modelos matriciales, pp. 95-112. *In*: Medel, R., Aizen, M.A., Zamora, R (eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Gotelli, N. J. e Ellison, A. M. 2011. Princípios de estatística em ecologia. Artmed, Porto Alegre, Brasil, 528 p.
- Gurevitch, J.; Scheiner, S. M. e Fox, G. A. 2006. *Ecologia Vegetal*. Segunda edição, Artmed, Porto Alegre, Brasil, 592 p.
- Hayashi, M., Fujita, N. e Yamauchi, A. 2007. Theory of grazing optimization in which herbivory improves photosynthetic ability. *Journal of theoretical biology*, 248(2): 367-376.
- Hendrix, S. D. 1984. Reactions of *Heracleum lanatum* to floral herbivory by *Depressaria pastinacella*. *Ecology*, 65: 191-197.
- Hjälten, J., 2004. Simulating herbivory: problems and possibilities. *Insects and Ecosystem Function*, 173: 243-255.
- Huhta, A.; Lennartsson, T.; Tuomi, J.; Rautio, P. e K. Laine, K. 2000. Tolerance of *Gentianella campestris* in relation to damage intensity: an interplay between apical dominance and herbivory. *Evolutionary Ecology*, 14: 373-392.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review Ecology and Systematics*, 2: 465-492.
- Labouriau, L. G. 1983. A germinação das sementes. Organização dos Estados Americanos. Programa Regional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. Série de Biologia. Monografia 24.
- Lau, J. e Strauss, S. 2005. Insect herbivores drive important indirect effects of exotic plants on native communities. *Ecology*, 86: 2990-2997.
- Lethila, K. e Strauss, S. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology*, 80: 116-124.
- Louda, S. M., K. H. Keeler, and R. D. Holt. 1990. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. Pages 413-

- 444 *in*: Grace, J. B. e Tilman, D. (eds) Perspectives on plant competition. Academic Press, New York, New York, USA.
- MacDonald, A. A. M. e Kotanen, P. M. 2010. Leaf damage has weak effects on growth and fecundity of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Botany*, 88(2): 158-164.
- Maguire, J. D. 1962. Speed of germination - aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science* 2: 176-177.
- Maron, J. L., e Crone, E. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B*, 273(1601): 2575–2584.
- Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226: 537-539.
- Mattson, W. J. Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and systematics*, 11: 119-161.
- Meyer, G. A. 1998. Mechanisms promoting recovery from defoliation in goldenrod (*Solidago altissima*). *Canadian Journal of Botany*. 76: 450–459.
- Nichols, M. A. e Heydecker, W. 1968. Two approaches to the study of germination data. *Proceedings of the International Seed Testing Association* 33: 531-540.
- Olejniczak, P. 2011. Overcompensation in response to simulated herbivory in the perennial herb *Sedum maximum*. *Plant Ecology*, 212: 1927–1935
- Paige, K. N., e Whitham, T. G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129: 407-416.
- Poveda, K.; Steffan-Dewenter, I.; Scheu, S. e Tschardtke, T. 2003. Effects of below- and above-ground herbivores on plant growth, flower visitation and seed set. *Oecologia*, 135: 601-605
- Puentes, A., e Ågren, J. 2012. Additive and non-additive effects of simulated leaf and inflorescence damage on survival, growth and reproduction of the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. *Oecologia*, 169(4): 1033–42.
- Ramula, S. 2008. Population dynamics of a monocarpic thistle: simulated effects of reproductive timing and grazing of flowering plants. *Acta Oecologica*, 33(2): 231–239.
- Rautio, P.; Huhta, A. P.; Piippo, S.; Tuomi, J.; Juenger, T; Saari, M. e Aspi, J. 2006. Overcompensation and adaptive plasticity of apical dominance in *Erysimum strictum* (Brassicaceae) in response to

- simulated browsing and resource availability. *Oikos* 111: 179–191
- Rico-Gray, V.; Oliveira, P.S.; Parra-Tabla, V.; Cuautle, M. e Diaz-Castelazo, C. 2004. Ant–plant interactions: their seasonal variation and effects on plant fitness, pp. 221–239. *In*: Martinez, M. L. e Psuty, N. P. (eds.) Coastal dunes: ecology and conservation. Berlin Heidelberg, New York, USA.
- Stowe, K. A.; Marquis, R. J.; Hochwender, C. G. e Simms, E. L. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31: 565–595.
- Strauss, S. Y. 1997. Floral character link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology*, 78: 1640-1645.
- Strauss, S. Y. e Agrawal, A. A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14:179-185.
- Thomas, M. M.; Watt, M. S.; Turnbull, M. H.; Peltzer, D. e Whitehead, D. 2008. Compensation in seasonal leaf area dynamics and leaf longevity after defoliation in *Buddleja davidii*. *Weed Research*, 48: 340-348.
- Thomson, V. P., Nicotra, A. B., e Cunningham, S. A. 2004. Herbivory differentially affects male and female reproductive traits of *Cucumis sativus*. *Plant biology*, 6(5): 621–628.
- Turley, N. E.; Godfrey, R. M. e Johnson M. T. J. 2013. Evolution of mixed strategies of plant defense against herbivores. *New Phytologist*, 197: 359-361.
- Verkaar, H. J. 1987. Population dynamics – the influence of herbivory. *New Phytologist*, 106(s): 49-60.
- Warton, D. I. e Hui, F. K. C. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92(1): 3-10.
- Zangerl, A. R.; Hamilton, J. G.; Miller, T. J.; Crofts, A. R.; Oxborough, K.; Berenbaum, M. R. e De Lucia, E. H. 2002. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(2): 1088-1091.

Anexos

Anexo 1. *Actinocephalus polyanthus*. Na imagem se observa plantas na fase vegetativa, flor em botão e flor aberta. Dunas do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

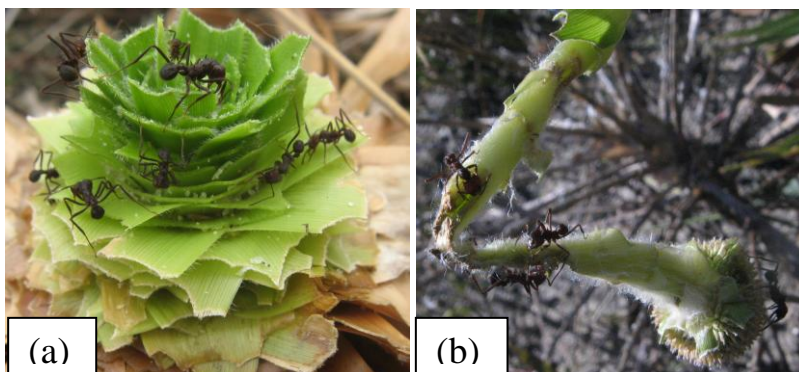


(a)

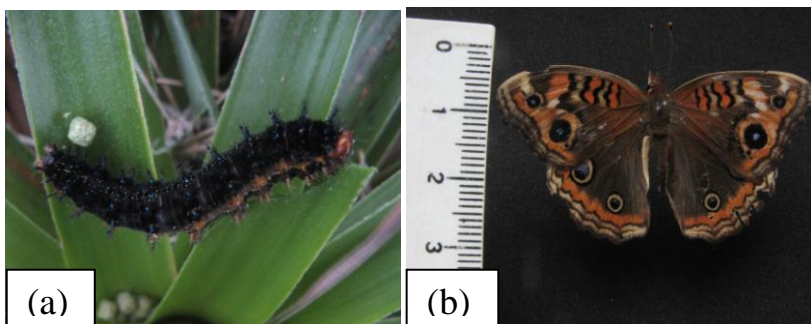


(b)

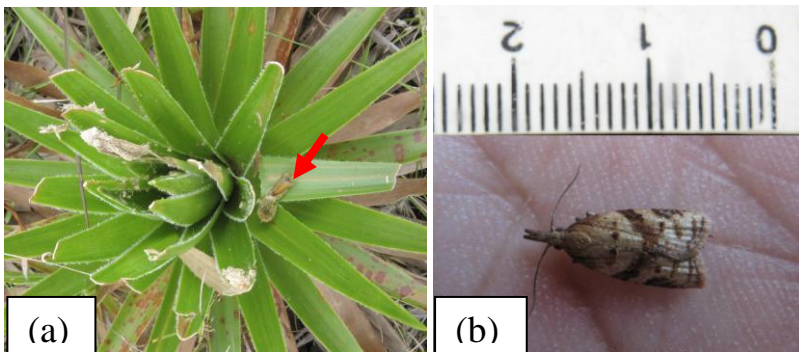
Anexo 2. *Acromyrmex striatus*: (a) cortando folhas e (b) cortando os paracládios de *Actinocephalus polyanthus*. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.



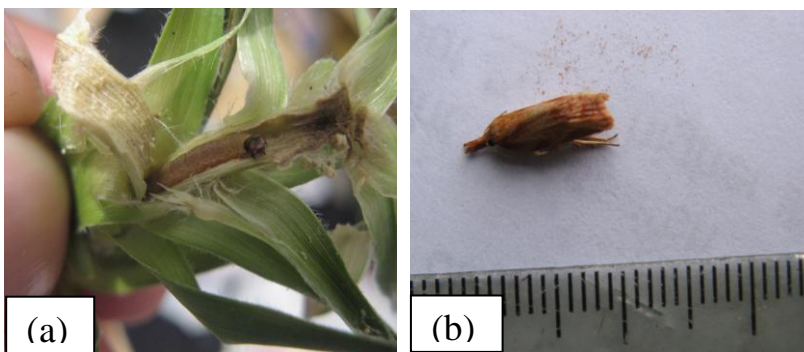
Anexo 3. *Acromyrmex hispidus fallax*: (a) cortando folhas e (b) cortando os paracládios de *Actinocephalus polyanthus*. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.



Anexo 4. *Junonia evarete* (Nymphalidae): (a) lagarta, (b) indivíduo adulto. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.



Anexo 5. *Clepsis* sp1 (Tortricidae): (a) Dano foliar causado pelas lagartas e o casulo (seta vermelha), e (b) indivíduo adulto. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.



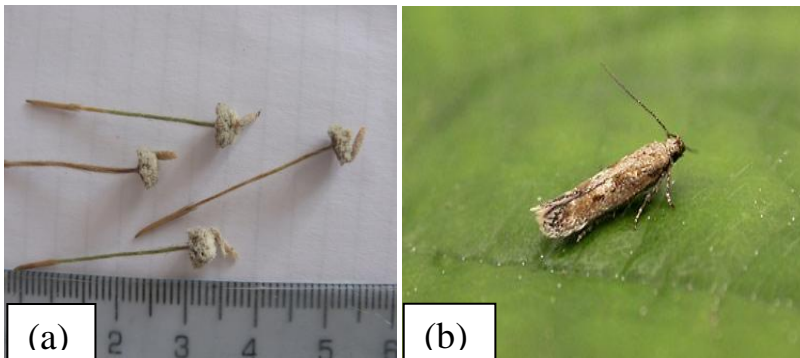
Anexo 6. *Clepsis* sp2 (Tortricidae): (a) lagarta e (b) indivíduo adulto. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.



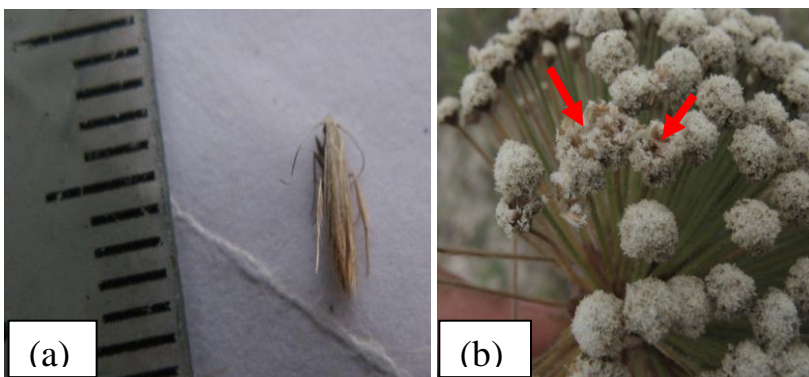
Anexo 7. Mariposa da família Crambidae. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.



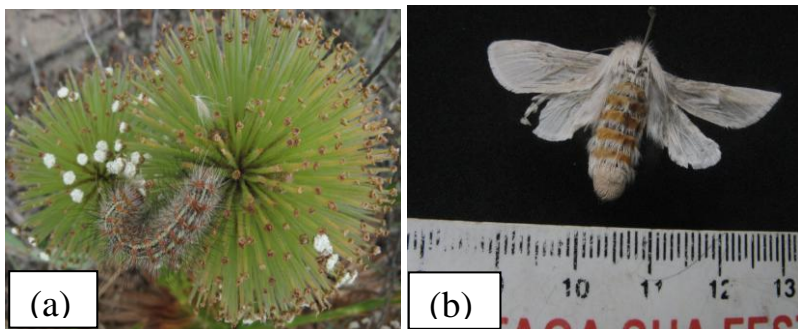
Anexo 8. Lagarta da família Psychidae. Na imagem se observa a lagarta dentro do casulo e apenas está saindo a cabeça para consumir as folhas de *Actinocephalus polyanthus*. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.



Anexo 9. *Recurvaria* sp. (Gelechiidae): (a) casulo das lagartas nos capítulos de *Actinocephalus polyanthus* e (b) indivíduo adulto. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.



Anexo 10. Mariposa da família Pyralidae: (a) indivíduo adulto e (b) capítulos de *Actinocephalus polyanthus* danificados (indicado pelas setas vermelhas) pelas lagartas desta mariposa. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.



Anexo 11. Noctuidae: Arctiinae. (a) lagartas consumindo capítulos em início de floração de *Actinocephalus polyanthus* e (b) indivíduo adulto. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.



Anexo 12. Umbela do eixo central reprodutiva de *Actinocephalus polyanthus* danificada onde produziu a umbelas secundárias centrais. Estas estruturas estão indicadas por setas vermelhas. Na imagem se mostra que a maioria dos capítulos e umbelas secundárias centrais já foram retiradas. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Anexo 13. Comparação das estruturas reprodutivas, umbelas de co-florescências (laterais) *versus* umbela do eixo central de *Actinocephalus polyanthus* sem dano: média \pm desvio padrão de capítulos (total e desenvolvido) por planta, número de sementes (total e desenvolvido) por capítulo, Germinação (percentagem de germinação e coeficiente de velocidade de germinação – CVG), sobrevivência das plântulas germinadas e produção de folhas por dia dessas plântulas. Para o análise de comparação de médias usou-se teste t pareado. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Tratamentos	Capítulos por planta		Sementes por capítulo		Germinação		Plântulas	
	Total	Desenvolvido	Total	Desenvolvido	% G	CVG (%)	% sobrevivência	Produção de folhas por dia
Umbela de co-florescência	2226 \pm 871	1707 \pm 872	5,15 \pm 2,31	4,93 \pm 2,19	58 \pm 8,49	4,18 \pm 0,58	91,3 \pm 15,7	0,116 \pm 0,044
Umbela do eixo central	267,1 \pm 154,4	142,7 \pm 66,7	2,83 \pm 2,14	2,37 \pm 1,91	20,67 \pm 11,2	3,834 \pm 2,14	95,7 \pm 4,6	0,130 \pm 0,013
<i>Análise estatística</i>	<i>t</i> = 13,44; <i>gl</i> = 30; <i>p</i> < 0,001	<i>t</i> = 15,35; <i>gl</i> = 30; <i>p</i> < 0,001	<i>t</i> = 2,95; <i>gl</i> = 30; <i>p</i> < 0,001	<i>t</i> = 3,53; <i>gl</i> = 30; <i>p</i> = 0,001	<i>t</i> = -8,40; <i>gl</i> = 18; <i>p</i> < 0,001	<i>t</i> = -0,49; <i>gl</i> = 18; <i>p</i> = 0,629	<i>t</i> = -1,03; <i>gl</i> = 18; <i>p</i> = 0,317	<i>t</i> = -0,29; <i>gl</i> = 17; <i>p</i> = 0,776

Anexo 14. Comparação das estruturas reprodutivas, umbela do eixo central *versus* umbela secundária do eixo central de *Actinocephalus polyanthus* danificados: média \pm desvio padrão de capítulos (total e desenvolvido) por planta, número de sementes (total e desenvolvido) por capítulo, Germinação (percentagem de germinação e coeficiente de velocidade de germinação – CVG), sobrevivência das plântulas germinadas e produção de folhas por dia dessas plântulas. Para o análise de comparação de médias usou-se teste t pareado. Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Brasil.

Tratamentos	Capítulos por planta		Sementes por 30 capítulos		Germinação		Plântulas	
	Total	Desenvolvido	Total	Desenvolvido	% G	CVG	% sobrevivência	Produção de folhas por dia
Umbela do eixo central	502 \pm 265	390,4 \pm 221,7	1,88 \pm 0,94	1,71 \pm 1,04	14 \pm 4,35	3,84 \pm 1,09	61,7 \pm 26,1	0,095 \pm 0,030
Umbela secundária do eixo central	699 \pm 489	378 \pm 313	1,33 \pm 1,89	1,23 \pm 1,91	16,67 \pm 6,67	3,73 \pm 1,65	57,3 \pm 45,8	0,133 \pm 0,020
<i>Análise estatística</i>	<i>t = 0,79; gl=8; p = 0,451</i>	<i>t = -0,07; gl=8; p = 0,946</i>	<i>t = -1,51; gl=8; p = 0,169</i>	<i>t = -0,50; gl=8; p = 0,629</i>	<i>t = 0,75; gl=8; p = 0,475</i>	<i>t = -0,12; gl=8; p = 0,910</i>	<i>t = 0,18; gl=8; p = 0,859</i>	<i>t = -2,17; gl=7; 0,067</i>