

RESPOSTA MORFOLÓGICA DE *Solanum lycocarpum* AOS EFEITOS DA HERBIVORIA E ESTRESSE HÍDRICO

PEDRO BRAUNGER DE VASCONCELOS¹; CECÍLIA LOMÔNACO DE PAULA²;
HERALDO LUIS DE VASCONCELOS³

RESUMO: As plantas desenvolveram estratégias de defesa em resposta à herbivoria, como a produção de tricomas e espinhos ou alocando biomassa de acordo com a necessidade. Além disso, podem desenvolver estratégias contra o estresse hídrico aumentando a densidade de tricomas, produzindo folhas menores e alocando biomassa para as raízes. Caso tais estruturas possuam papel importante para as plantas do Cerrado, espera-se que as mesmas produzam tricomas e espinhos em resposta à herbivoria. Além disso, como o Cerrado possui periodicidade pluviométrica acentuada, espera-se que haja uma maior produção de tricomas não-glandulares, redução na área foliar e alocação de biomassa às raízes em resposta ao estresse hídrico. Para se testar essas hipóteses, frutos de *Solanum lycocarpum* coletados em área de Cerrado tiveram suas sementes plantadas em 48 vasos de plástico. Foi estabelecido um experimento tomando como fatores o estresse hídrico (com dois níveis) e a herbivoria (com dois níveis). Após os tratamentos foram feitas as seguintes medidas nas plantas experimentais: densidade de tricomas não-glandulares, biomassa, comprimento e largura das folhas e densidade de espinhos. Os resultados mostraram que as plantas produziram folhas maiores em situações hídricas favoráveis e em decorrência do dano foliar. Já a altura das plantas e a biomassa radicular não alteraram entre os tratamentos. Os tricomas não-glandulares foram produzidos em menor densidade sob estresse hídrico e a densidade de espinhos foi maior nas plantas que não receberam água. Portanto, de acordo com este estudo, *Solanum lycocarpum* responde morfológicamente à indução por herbivoria e estresse hídrico.

Palavras-chave: biomassa, defesa induzida, espinhos, lobeiras e tricomas.

ABSTRACT: Plants had developed strategies in response to the insect herbivory pressure, like the production of trichomes and thorns or by allocating biomass through it needs. Besides, they may develop strategies against the hydric stress by increasing the trichomes density, producing smaller leaves and allocating biomass to the roots. If those structures possess an important rule for the Cerrado plants, we expect that they produce more trichomes and thorns in response to herbivory. Furthermore, as the Cerrado possess a high periodic pluviosity, we expect a high non glandular trichomes production, reduction on leaf area and biomass allocation to it roots in response to the hydric stress. To test those hypotheses, field collected fruits of *Solanum lycocarpum* had their seeds removed and planted in 48 plastic vases. A two factorial composed experiment was established considering herbivory (with two levels) and water stress (with two levels) as factors. After the treatments, the following measures in the experimental plants had been made: density of non-glandular trichomes, biomass, length and width of leaves and density of thorns. The results show that the plants produced larger leaves in favorable water conditions and after herbivore attack. Plant height

1 – Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas, Universidade Federal de Uberlândia, Rua Ceará s/n, Jardim Umuarama, Uberlândia, 38400902, pedrobraunger@yahoo.com.br

2 - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Rua Ceará s/n, Jardim Umuarama, Uberlândia, 38400902, lomonaco@ufu.br

3 - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Rua Ceará s/n, Jardim Umuarama, Uberlândia, 38400902, heraldo@umuarama.ufu.br

and root biomass does not differ among the treatments. Non-glandular trichomes had been produced in fewer numbers in conditions of water stress. The density of thorns was significantly larger in the plants that had not received water. Therefore, in accordance with this study, *Solanum lycocarpum* answers morphologically to the induction for herbivory and to hydric stress.

Keywords: biomass, induced defense, lobeiras, thorns and trichomes.

INTRODUÇÃO

Diversos estudos mostraram que os tricomas podem ter sua produção induzida e que a perda foliar por herbivoria pode atuar como um ativador desta produção (Pullin, Gilbert, 1989; Agrawal, 1999; 2000; Traw, Dawson, 2002), minimizando os impactos negativos sobre a aptidão das plantas (Pullin, Gilbert, 1989; Zangerl, Bazzaz, 1992; Strauss, Agrawal, 1999; Rautio et al., 2002).

A produção de tricomas é uma estratégia defensiva porque os pêlos podem formar uma barreira mecânica que impede a alimentação e locomoção dos insetos herbívoros (Levin, 1973; Stipanovic, 1983; Southwood, 1986; Baur, Binder, Benz, 1991). Além disto, algumas espécies de plantas possuem tricomas glandulares com células excretoras que podem produzir compostos repelentes voláteis (Duffey, 1986) ou substâncias pegajosas (Stipanovic, 1983). Algumas espécies possuem tanto tricomas glandulares quanto os não-glandulares, apresentando assim

tanto defesas mecânicas quanto químicas (Mauricio, Rausher, 1997).

Os tricomas podem também proteger as plantas contra o estresse hídrico (Gates, 1980; Schuepp, 1993) e o superaquecimento, diminuindo a incidência solar através do sombreamento (Ehleringer, 1976) e aumentando a camada de ar estagnada na superfície foliar, que reduz a quantidade de água perdida por evapotranspiração (Gates, 1980; Schuepp, 1993). Assim, pode-se esperar uma maior resposta dos tricomas da face superior ao estresse hídrico do que os da face inferior.

Outros trabalhos determinaram que quando a quantidade de espinhos variou localmente, os mamíferos herbívoros se alimentaram preferencialmente dos indivíduos com menos espinhos (Supnick, 1983; Pollard, Briggs, 1984). Como os espinhos são estruturas de defesa, é possível que possa ser induzida.

Além disso, um modo como as plantas podem se adaptar a ambientes secos é reduzindo a perda de água através da produção de folhas menores (Givnish,

1979; Dudley, 1996) reduzindo assim a transpiração na superfície da área foliar.

Herbívoros podem também alterar o crescimento das plantas consumindo folhas e raízes (Hendrix, 1988). Geralmente os efeitos são negativos para as plantas (Obeso, 1993), mas em alguns casos há compensação para a biomassa perdida (McNaughton, 1983). Nestes casos, plantas consumidas por herbívoros produzem mais biomassa vegetativa ou mais sementes do que as plantas intactas (Paige, Whitham, 1987; Alward, Joen, 1993; Hjalten, Danell, Ericson, 1993; Paige, 1994). Mesmo assim, o número de casos registrados é baixo e sujeito a controvérsia.

As plantas também podem alocar a biomassa para as raízes com um baixo nível de recursos no solo, como água e nutrientes (Brenchley, 1916; Maximov, 1929). Essas mudanças poderiam ser vistas como adaptativas, já que elas permitem às plantas capturar mais desses recursos que fortemente limitam o crescimento da planta.

Dos tipos de variações ambientais que as plantas tipicamente experimentam, a alteração nos níveis de umidade e temperatura são provavelmente as mais críticas para a sua sobrevivência e reprodução (Lambers, Chapin, Pons, 1998; Nobel, 2005). Isso é especialmente verdade para plantas que crescem em habitats

sazonalmente áridos, como o Cerrado, onde extremos de disponibilidade de água e temperatura podem ser comuns (Fischer, Turner, 1978; Schwinning et al., 2004).

Como as forças bióticas seletivas que atuam nas defesas das plantas podem variar espacialmente (Marquis, 1992; Thompson, 1994; 1997), as defesas das plantas, especificamente presença de tricomas e espinhos, e a alocação direcionada de recursos, podem ser alteradas de acordo com tais variações (Van Dam, Hare, Elle, 1999; Hare, Elle, 2001). Um mecanismo que contribui para essa variação é a indução, definido nesse contexto como um aumento nos níveis de defesa em resposta ao meio (Adler, Karban, 1994). Defesas induzidas têm sido postuladas como um mecanismo pelo qual as plantas reduzem o custo das defesas, porque não são produzidas na ausência de herbivoria (Karban, Myers, 1989; Karban, Baldwin, 1997).

Porém, grande parte dos estudos de respostas fenotípicas se concentra na Europa e América do Norte. O Cerrado, que é a maior e mais diversa extensão de savanas do mundo, possui diversas espécies de plantas com potenciais estruturas defensivas. No entanto, pouco se sabe sobre os valores adaptativos destas estruturas foliares e seu potencial plástico nesse bioma.

Caso tais estruturas possuam papel importante nas defesas das plantas do Cerrado, espera-se que as mesmas produzam mais tricomas e espinhos em resposta à perda foliar causada pelos herbívoros. Além disso, como o Cerrado é um bioma que possui periodicidade pluviométrica muito acentuada, espera-se também, que haja uma maior produção de tricomas não-glandulares, redução na área foliar e alocação de biomassa às raízes em resposta ao estresse hídrico experimentado durante a estação seca.

OBJETIVOS

Este estudo teve por objetivo geral verificar se *Solanum lycocarpum* responde ao estresse hídrico e à herbivoria. Os objetivos específicos foram:

(a) determinar se a planta produz mais tricomas e espinhos foliares e/ou reduz a sua área foliar em resposta à escassez de água ou ação dos herbívoros;

(b) determinar se a planta modifica a alocação de biomassa radicular e aérea em resposta ao dano foliar por herbívoros e ao estresse provocado pela desidratação.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo, conduzido em um jardim experimental no município de Uberlândia, teve início em novembro de 2007 e foi

concluído em fevereiro de 2009. O clima da região é do tipo Aw megatérmico, com duas estações bem definidas. A estação seca é um pouco mais fria e dura de três a quatro meses (junho a setembro), podendo apresentar geadas eventuais. A estação chuvosa apresenta temperaturas mais altas (podendo exceder 35 °C). Nessa estação, durante os meses de novembro, dezembro e janeiro, ocorre metade da precipitação anual (ca. 1600 mm/ano).

A planta selecionada para o estudo foi a *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), conhecida popularmente como “lobeira”. Essa espécie foi selecionada, pelo fácil acesso aos seus frutos e por ser bastante abundante na região, além de possuir os dois tipos de tricomas foliares, os glandulares e os não-glandulares.

Solanum lycocarpum possui porte arbustivo, e está distribuída por todo o cerrado brasileiro. A sua frutificação ocorre principalmente de julho a janeiro, constituindo fonte alimentar para mamíferos que ocorrem nesse ambiente (Dietz, 1984; Lorenzi, 1998; Dalponte; Lima, 1999). Esta espécie pode ser útil na recuperação de áreas degradadas, pois a produção de mudas pode ser facilmente conseguida através dos frutos que possuem grandes quantidades de sementes (Silva et al., 1994). Além disso, a germinação de sementes é rápida, com alta taxa de

emergência de plântulas (Vidal, Stacciarini-Seraphin, Câmara, 1999).

Frutos de *Solanum lycocarpum* foram coletados e suas sementes retiradas e plantadas em uma prancha de isopor. Dentre as sementes que germinaram 48 foram selecionadas, após cinco meses, para serem transplantadas para vasos plásticos de 18 litros (28 cm de diâmetro e 28 cm de altura). Os vasos foram arranjados de modo a formar quatro fileiras de 12 vasos, sendo que cada fileira foi submetida a um tipo de tratamento.

Em março de 2008, foi então estabelecido um experimento combinando a ação de dois fatores: estresse hídrico (com dois níveis) e herbivoria (com dois níveis), resultando na aplicação de quatro tratamentos: (1) com estresse hídrico e com herbivoria, (2) com estresse hídrico e sem herbivoria, (3) sem estresse hídrico e sem herbivoria, (4) sem estresse hídrico e com herbivoria (Figuras 1 e 2).

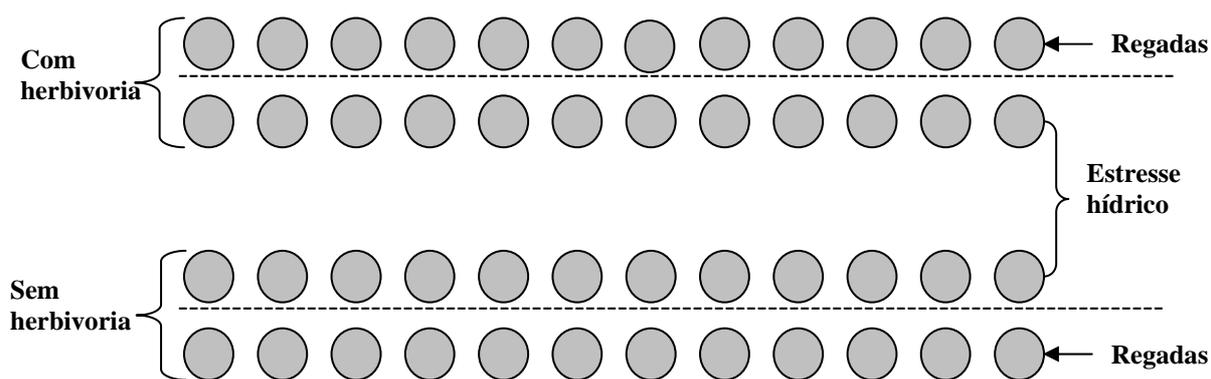


Figura 1. Esquema ilustrando a disposição das plantas e seus respectivos tratamentos..



Figura 2. Disposição geral das plantas de *Solanum lycocarpum*.

As plantas que não foram submetidas ao tratamento de estresse hídrico, receberam água todos os dias.

Enquanto as plantas submetidas ao estresse hídrico recebiam água suficiente apenas para a manutenção de sua turgidez. O que

de acordo com as nossas observações era a cada quatro dias, na estação úmida, e a cada dois dias na estação seca.

No decorrer do experimento, ovos de Lepidópteros não identificados foram depositados sobre as plântulas, desenvolvendo lagartas (Figura 3), o que nos fez optar por utilizar este tipo de herbivoria natural. Para tal, os herbívoros foram mantidos somente em plantas que deveriam sofrer dano foliar.

As lagartas consumiram em torno de 75% de cada folha de cada uma das plantas dos tratamentos de herbivoria. Para o tratamento sem herbívoros, as lagartas foram removidas manualmente das plantas-controle.

Quatro meses após o início dos tratamentos, foram feitas as seguintes medidas nas plantas experimentais: número de folhas produzidas no período, densidade de tricomas adaxiais e abaxiais, comprimento e largura das folhas, densidade e número de espinhos encontrados em cada folha.



Figura 3. Lagartas predando folhas de *Solanum lycocarpum*..

As “lobeiras” possuem espinhos no seu caule e por toda área foliar, mas se concentram principalmente na nervura central. Assim, para a contagem do número de espinhos foram registradas as quantidades encontradas nas nervuras centrais de ambas as faces foliares. A densidade de espinhos foi calculada dividindo-se a quantidade encontrada pelo comprimento da folha.

Para a contagem dos tricomas foliares, foi utilizado um perfurador de papel para extrair dois discos equivalentes a um centímetro quadrado de cada folha adulta. Para se obter um padrão, um dos discos era originado do centro da folha, e o outro, do terço distal. O número de tricomas analisado foi igual a média encontrada nos dois discos.

Em laboratório, os discos foliares foram analisados, com o auxílio de uma lupa, para a contagem do número de tricomas não-glandulares nas regiões abaxiais e adaxiais (Figura 4). Contudo, os tricomas glandulares não puderam ser contabilizados por serem muito pequenos e impossíveis de visualizar em uma lupa.

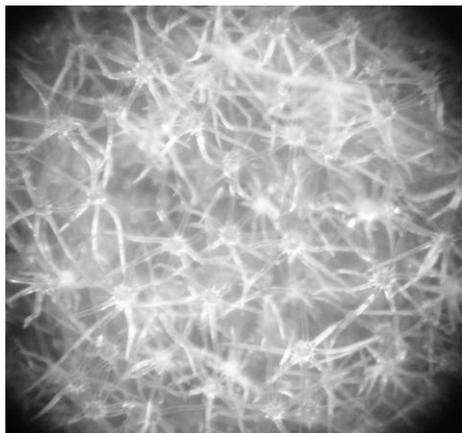


Figura 4. Disco foliar, com tricomas não-glandulares, visualizado sob microscópio estereoscópico.

Com o desaparecimento dos herbívoros naturais, o tratamento de dano por herbívoros passou a ser simulado artificialmente. Assim, para manter a mesma intensidade de dano foliar causado pelos herbívoros, cortou-se 75% da área de cada uma das folhas de cada planta sem danificar a nervura central (Figura 5).



Figura 5. Folha ilustrando o dano foliar simulado.

Seis meses após o início dos experimentos foram realizadas novas contagens de espinhos e tricomas não-glandulares. Antes de finalizar os experimentos, as plantas tiveram as suas

alturas (distância do ponto mais alto da planta ao solo) medidas. Em seguida foram retiradas dos vasos para a determinação das biomassas radiculares e aéreas (folhas e caules) secas. Para isso, a parte radicular foi lavada e todo o material biológico foi mantido em estufa por três dias para eliminar toda a água armazenada (Figura 6). Na Tabela 1 estão representadas as principais atividades realizadas no trabalho de acordo com as condições de umidade.

Tabela 1 - Ordem cronológica das principais eventos do trabalho e a respectiva estação do ano

Mês	Evento	Estação
Mar	Início dos tratamentos	Úmida
Jun	1ª coleta de dados	Úmida – Seca
Jul	Substituição da herbivoria natural pela simulada	Seca
Out	2ª coleta de dados	Seca
Nov	Coleta de dados de biomassa e altura	Seca

Para verificar o efeito da água e do dano foliar sobre a produção de tricomas e na determinação da área foliar foram feitos testes de Kruskal-Wallis comparando controles e tratamentos, utilizando ainda o teste de Tukey-type para realizar as comparações múltiplas. A análise do efeito dos tratamentos sobre a altura, densidade de espinhos e biomassas radiculares e aéreas foi feita com uso de ANOVA para

dois fatores. Com os dados obtidos, foram elaborados box-plots com mediana, quartil, amplitude e possíveis outliers.



Figura 6. Indivíduo desvasado para análise da biomassa.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os testes de Kruskal-Wallis indicaram que os tratamentos de estresse hídrico tiveram efeitos no comprimento ($H = 19,654$; $P < 0,001$) e largura ($H = 13,681$; $P = 0,003$) das folhas, aumentando o seu tamanho. A produção de folhas menores pelas plantas estressadas hidricamente era esperado (Figura 7), pois constitui uma estratégia adaptativa para minimizar a perda de água por evapotranspiração (Givnish, 1979; Dudley, 1996).

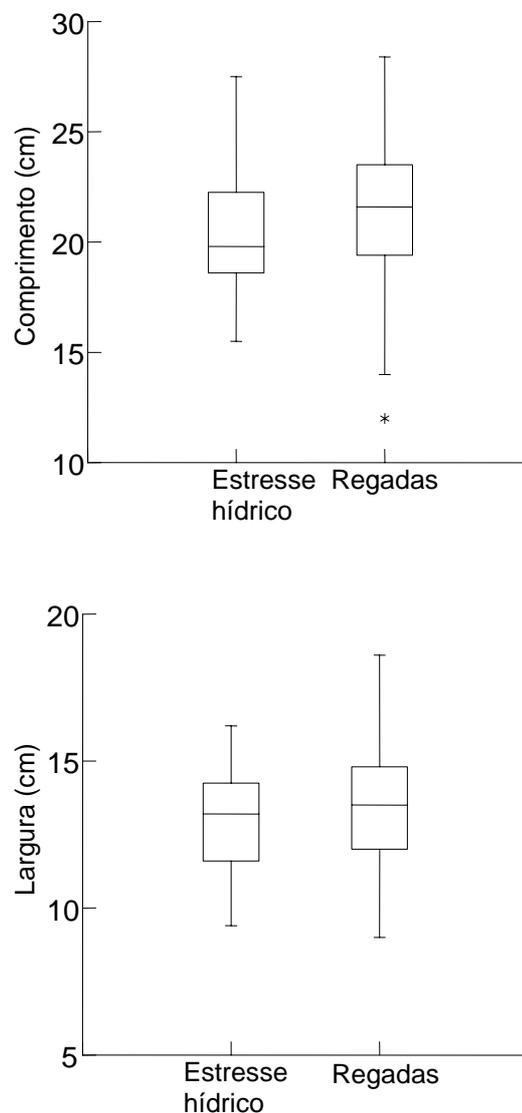


Figura 7. Comprimento e largura das folhas, em centímetros, de *Solanum lycocarpum* produzidas após os tratamentos hídricos.

Os danos por herbívoros também influenciaram o comprimento ($H = 19,654$; $P < 0,001$) e a largura ($H = 13,681$; $P = 0,0003$) das folhas. As plantas que sofreram dano foliar produziram folhas com área significativamente maior do que as que não foram danificadas (Figura 8).

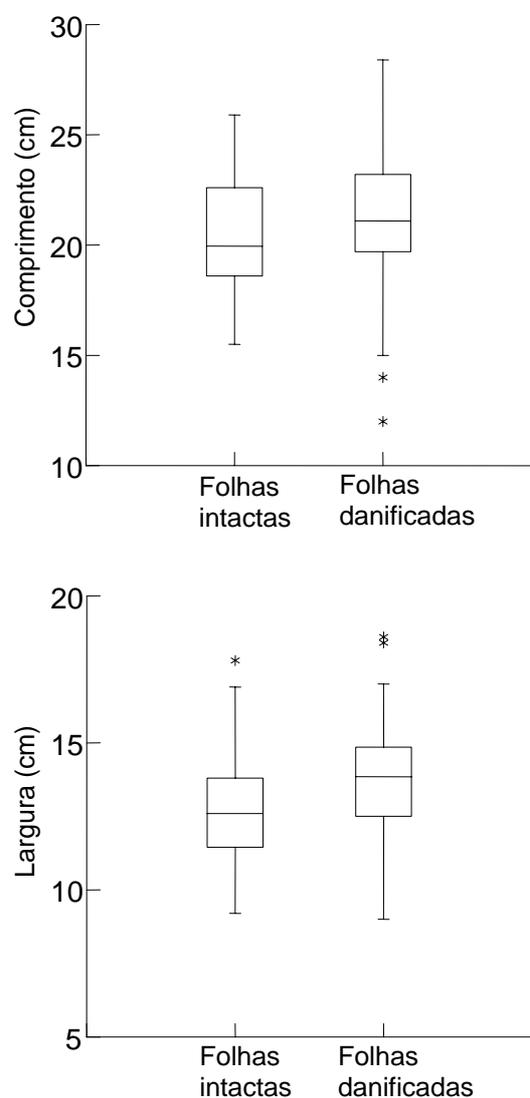


Figura 8. Comprimento e largura das folhas, em centímetros, de *Solanum lycocarpum* produzidas após os tratamentos com e sem danos foliares.

As folhas das plantas que sofreram estresse hídrico, mas não foram submetidas à herbivoria, apresentaram larguras e comprimentos menores que as folhas dos outros tratamentos. Isto parece indicar que a presença de água e os danos foliares intensificam o desenvolvimento das folhas.

Os tricomas não-glandulares foram encontrados em maior número na face inferior das folhas do que na superior (Tabela 2). Porém, não houve diferença significativa na resposta da produção de tricomas não-glandulares entre as faces quanto aos tratamentos. Pois tanto os tricomas não-glandulares da face adaxial ($H = 78,206$; $P < 0,001$) quanto os da face abaxial ($H = 69,316$; $P < 0,001$), diminuiram na ausência de água (Figuras 9 e 10).

Tabela 2 - Número de espinhos, tricomas não-glandulares adaxiais e abaxiais caracterizadores de 124 folhas amostradas após os tratamentos de estresse hídrico e herbivoria natural em *Solanum lycocarpum*

	Espinhos	Tricomas adaxiais	Tricomas abaxiais
N	124	124	124
Mínimo	6	11	17
Máximo	42	300	500
Amplitude	36	289	483
Mediana	19	125	200
Média	19.18	125.10	266.51

A não diferenciação entre as faces talvez tenha ocorrido pela ausência de um tratamento em que as plantas fossem protegidas da ação direta do sol. Visto que os tricomas não-glandulares criam uma camada de proteção foliar que reflete os raios solares incidentes (Ehleringer,

Mooney, 1978; Ehleringer, Werk, 1986), servindo para aumentar a área de sombreamento da folha, evitando uma

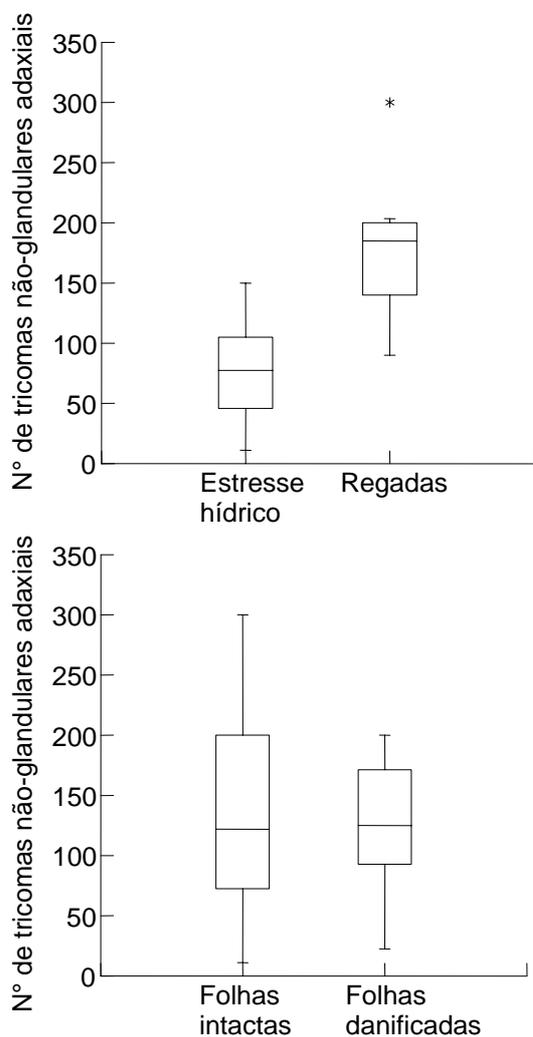


Figura 9. Número de tricomas não-glandulares adaxiais produzidos em *Solanum lycocarpum* após os tratamentos de dano foliar e estresse hídrico.

As plantas que recebiam água produziram significativamente mais tricomas do que as plantas submetidas ao estresse hídrico. Isso sugere que a ausência de água pode aumentar a susceptibilidade da planta a herbivoria, por induzir a redução de tricomas úteis à defesa da planta.

maior perda de água.

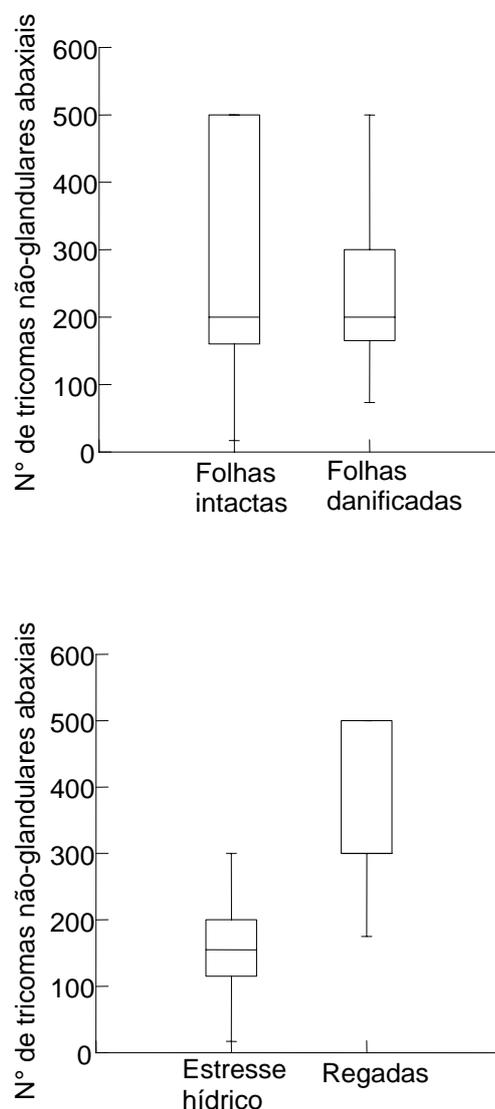


Figura 10. Número de tricomas não-glandulares abaxiais produzidos em *Solanum lycocarpum* após os tratamentos de dano foliar e estresse hídrico.

A herbivoria não tem efeito direto na produção de tricomas não-glandulares por *Solanum lycocarpum*, talvez porque eles não estão relacionados somente à defesa de herbívoros, mas, sobretudo, à redução na perda de água. Assim, em

Solanum lycocarpum, tais estruturas seriam mais importantes para evitar a perda de água em um ambiente seco como o Cerrado do que evitar a herbivoria.

Por outro lado, os tricomas glandulares também encontrados em *Solanum lycocarpum*, por possuírem compostos químicos (Duffey, 1986) ou substâncias pegajosas (Stipanovic, 1983) podem também repelir herbívoros. Porém, tais tricomas não puderam ser contabilizados por serem muito pequenos.

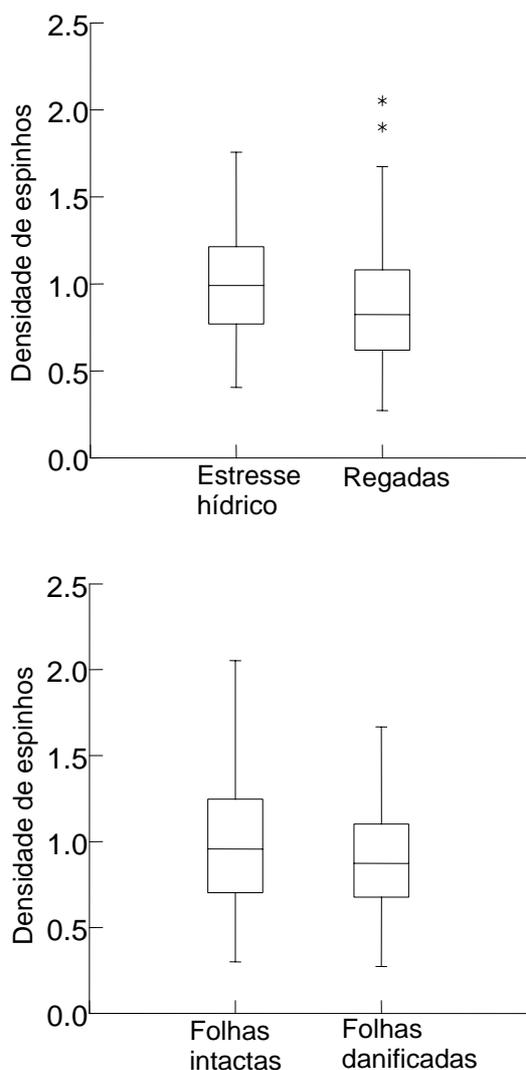


Figura 11. Densidade de espinhos encontrada na nervura central das folhas de *Solanum lycocarpum* produzidas após os tratamentos de dano foliar e estresse hídrico.

A densidade de espinhos não diferiu significativamente em resposta à herbivoria ($F = 3,884$; $P = 0,051$). Mas diferiu entre os tratamentos hídricos, sendo significativamente maior nas plantas que não receberam água ($F = 5,688$; $P = 0,019$) (Figura 11).

Não se sabe muito bem qual a função destes espinhos em um ambiente como o Cerrado, que é desprovido de grandes herbívoros, a não ser que lobos-guarás (*Chrysocyon brachyurus*), usuais predadores de frutos das lobeiras, e veados-catingueiros (*Mazama gouazoubira*) e catetos (*Tayassu tajacu*), consomem também porções foliares (com. pes. A. S. Oliveira). Assim, na ausência de água, a planta se porta como se estivesse na estação seca, época em que o consumo de folhas pelos lobos-guarás, veados-catingueiros e catetos seria maior, dada a ausência de frutos na planta.

A altura das plantas respondeu de acordo com o esperado (Figura 12). As plantas que recebiam água tiveram uma altura maior ($F = 8,781$; $P = 0,005$) e as que sofreram danos foliares se desenvolveram menos ($F = 5,812$; $P = 0,021$). Portanto, a falta de nutrientes e os

constantes danos na planta diminuem significativamente a eficiência de seu desenvolvimento e conversão de energia em biomassa.

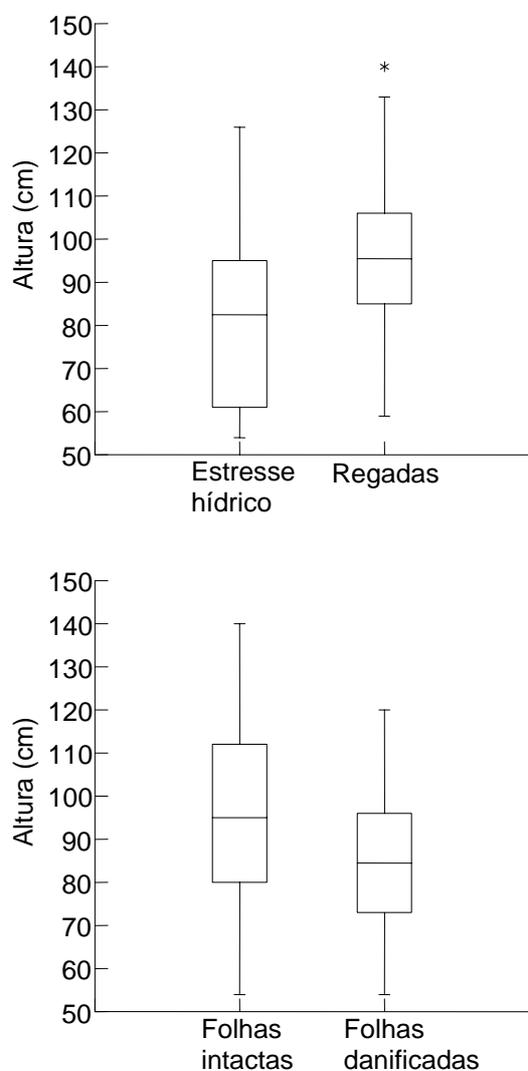


Figura 12. Altura, em centímetros, da parte aérea de *Solanum lycocarpum* após os tratamentos de dano foliar e estresse hídrico.

A biomassa aérea não diferiu entre os tratamentos ($F = 3,737$; $P = 0,06$) (Figura 13). A não diferenciação da biomassa aérea pode estar associada ao fato do caule ter mostrado pequena

variação entre os tratamentos, ao contrário das folhas que diferiram bastante em resposta aos fatores testados.

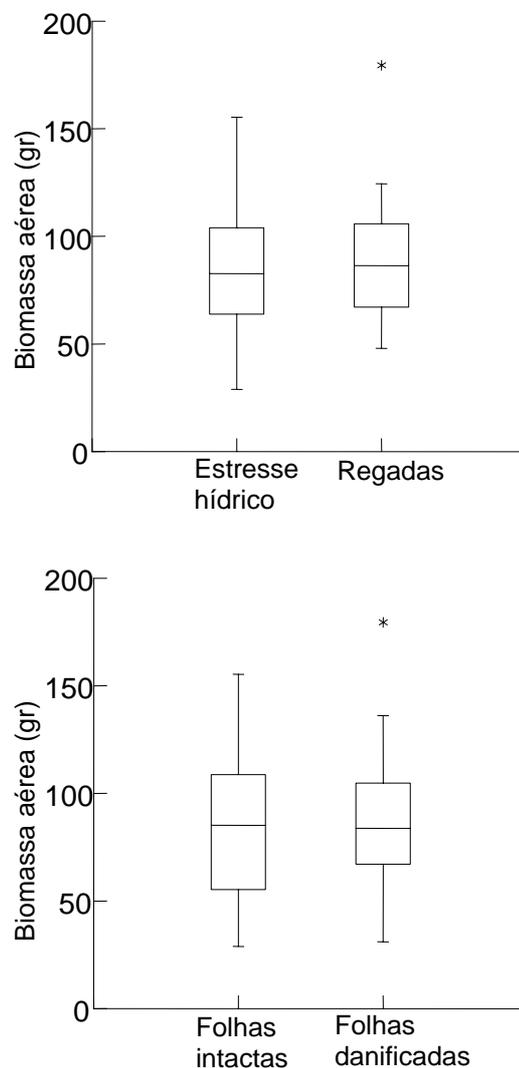


Figura 13. Biomassa aérea, em gramas, de *Solanum lycocarpum* após os tratamentos de dano foliar e estresse hídrico.

O efeito da herbivoria reduziu o efeito da hidratação no ganho da biomassa radicular ($F = 6,072$; $P = 0,018$) (Figura 14). Seguindo o mesmo argumento utilizado anteriormente, pode-se supor que a resposta das lobeiras aos tratamentos é a de que sem a hidratação e com o ataque às suas folhas, as suas raízes tendem a se

atrofiar (Agrawal, 2000). Assim, a alocação de biomassa para as raízes em situações críticas de água, descrito por Brenchley (1916) e Maximov (1929) não ocorreu em *Solanum lycocarpum*.

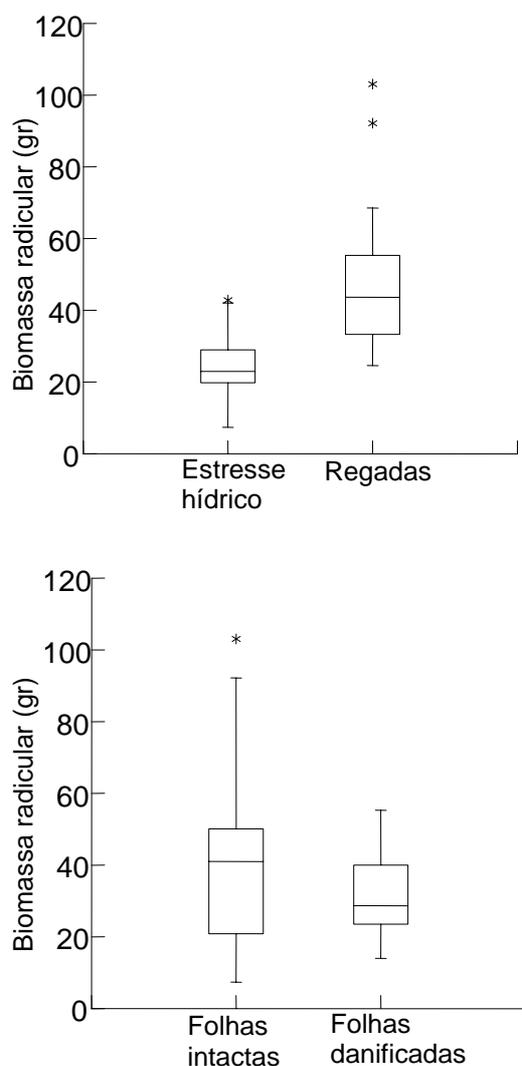


Figura 14. Biomassa radicular, em gramas, de *Solanum lycocarpum* após os tratamentos de dano foliar e estresse hídrico.

CONCLUSÃO

De acordo com este estudo, *Solanum lycocarpum* responde morfológicamente à indução por herbivoria

e ao estresse hídrico. O comprimento e a largura de folhas tendem a aumentar em situações hídricas favoráveis ou após o ataque de herbívoros. Por outro lado, a altura das plantas e a biomassa radicular tendem a diminuir em situações de falta de água e dano foliar. A variação de espinhos nas folhas precisa ser mais bem investigada, pois não foi possível descrever com clareza sua resposta aos fatores bióticos e abióticos.

Os dados sugerem ainda que as “lobeiras” produzem menos tricomas não-glandulares na escassez de água, evidenciando que estas estruturas podem não ter grande papel preventivo contra a desidratação, como inicialmente suposto. Sugere-se que trabalhos com tricomas glandulares sejam realizados para investigar a efetividade de seu papel defensivo contra herbívoros. Outra possibilidade de investigação seria a de considerar tratamentos em que plantas fossem protegidas da ação direta do sol para melhor compreensão da funcionalidade dos tricomas não-glandulares.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo apoio na pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADLER, F.R.; KARBAN, R. Defend fortresses or moving targets? Another model of inducible defenses inspired by military metaphors. *American Naturalist*, v. 144, p. 813-832, 1994.
- AGRAWAL, A.A. Induced responses to herbivory in wild radish: Effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology*, v. 80, p. 1713-1723, 1999.
- AGRAWAL, A.A. Benefits and costs of induced plant defense for *Lepidium virginicum* (Brassicaceae). *Ecology*, v. 81, p. 1804-1813, 2000.
- ALWARD, R.D., JOERN, A. Plasticity and overcompensation in grass responses to herbivory. *Oecologia*, v. 95, p. 358-364, 1993.
- BAUR, R.; BINDER, S.; BENZ, G. Nonglandular leaf trichomes as short-term inducible defense of the grey alder, *Alnus incana* (L.), against the chrysomelid beetle, *Agelastica alni* L. *Oecologia*, v. 87, p. 219-226, 1991.
- BRENCHLEY, W.E. The effect of the concentration of the nutrient solution on the growth of barley and wheat in water cultures. *Annals of Botany*, v. 30, p. 77-91, 1916.
- DALPONTE, J.C.; LIMA, E.S. Disponibilidade de frutos e a dieta de *Lycalopex vetulus* (Carnivora) em um cerrado do Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 22, p. 325-332, 1999.
- DIETZ, J.M. Ecology and social organization of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). *Smithsonian Contributions to Zoology*, v. 392, p. 1-51, 1984.
- DUDLEY, S.A. The response to differing selection on plant physiological traits: evidence for local adaptation. *Evolution*, v. 50, p. 103-110, 1996.
- DUFFEY, S.S. Plant glandular trichomes: their partial role in defense against insects. In: *Insects and the plant surface* (eds JUNIPER, B.; SOUTHWOOD, R.), Edward Arnold Publishers: London, 1986. p. 151-172.
- EHLERINGER, J. Leaf pubescence: effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. *Science*, v. 192, p. 376-377, 1976.
- EHLERINGER, J.; MOONEY, H.A. Leaf pubescence: effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. *Oecologia*, v. 37, p. 183-200, 1978.

- EHLERINGER, J.; WERK, K.S. Modifications of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: *On the economy of plant form and function* (ed GIVNISH, T.J.), Cambridge University Press: Cambridge, 1986. p. 57-81.
- FISCHER, R.A.; TURNER, N.C. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annual Review of Plant Physiology*, v. 29, p. 277-317, 1978.
- GATES, D.M. *Biophysical ecology*. Springer, New York, 1980.
- GIVNISH, T.J. On the adaptative significance of leaf form. In: *Topics in plant population biology*. (eds Solbrig, O.T.; Jain, S.; Johnson, G.B.; Raven, P.H.), Columbia University Press: New York, 1979. P. 375- 407.
- HARE, J.D.; ELLE, E. Geographic variation in the frequencies of trichome phenotypes of *Datura wrightii* and correlations with annual water deficit. *Madronõ*, v. 48, p. 33-37, 2001.
- HENDRIX S.D. Herbivory and its impact on plant reproduction. In: *Plant reproductive ecology: Patterns and strategies* (ed. LOVETT, J.; LOVETT, L.). Oxford University Press: Oxford, 1988. p. 246-263.
- HJALTEN, J.; DANELL, K.; ERICSON, L. Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. *Ecology*, v. 74, p. 1136-1142, 1993.
- KARBAN R.; MYERS, J. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 20, p. 331-348, 1989.
- KARBAN, R.; BALDWIN, I.T. *Induced responses to herbivory*. University of Chicago Press: Chicago, Illinois, 1997. p. 319.
- LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. *Plant physiological ecology*. 1st ed. Springer, New York, 1998.
- LEVIN, D.A. The role of trichome in plant defense. *Quarterly Review of Biology*, v. 48, p. 3-15, 1973.
- LORENZI, H. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. v. 2, 2a ed. Editora Plantarum, Nova Odessa, 1998.
- MARQUIS, R.J. The selective impact of herbivores. In: *Plant resistance to herbivores and pathogens, ecology, evolution and genetics* (eds FRITZ, R.S.; SIMMS, E. L.), University of Chicago Press: Chicago, Illinois, 1992. p. 301-325.

- MAURICIO, R.; RAUSHER, M.D. Experimental manipulation of putative selective agents provides evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defence. *Evolution*, v. 51, p. 1435-1444, 1997.
- MAXIMOV, N.A. 'the plant in relation to water.' allen and unwin: london, 1929.
- MCNAUGHTON S.J. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, v. 40, p. 329-336, 1983.
- NOBEL, P. *Physiochemical and environmental Plant physiology*. 3^a ed. Academic Press: San Diego, California, 2005.
- OBESO J.R. Does defoliation affect reproductive output in herbaceous perennials and woody plants in different ways? *Functional Ecology*, v. 7, p. 150-155, 1993.
- PAIGE, K.N.; WHITHAM, T.G. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist*, v. 129, p. 407-416, 1987.
- PAIGE, K.N. Herbivory and *Ipomopsis aggregata*: differences in responses, differences in experimental protocol: a reply to Bergelson and Crawley. *American Naturalist*, v. 143, p. 739-749, 1994.
- POLLARD A.J.; BRIGGS D. Genecological Studies of *Urtica dioica*: Stinging Hairs and Plant-Herbivore Interactions. *New Phytologist*, v. 97, p. 507-522, 1984.
- PULLIN, A.S.; GILBERT, J.E. The stinging nettle, *Urtica dioica*, increases trichome density after herbivore and mechanical damage. *Oikos*, v. 54, p. 275-280, 1989.
- RAUTIO, P.; MARKKOLA, A.; MARTEL, J.; TUOMI, J.; HÄRMÄ, E. Developmental plasticity in birch leaves: defoliation causes a shift from glandular to non-glandular trichomes. *Oikos*, v. 98, p. 437-446, 2002.
- SCHUEPP, P.H. Tansley review no. 59 Leaf boundary-layers. *New Phytologist*, v. 125, p. 477-507, 1993.
- SCHWINNING, S.; SALA, O.E.; LOIK, M.E.; EHLERINGER, J.R. Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia*, v. 141, p. 191-193, 2004.
- SILVA, J.A.; SILVA, D.B.; JUNQUEIRA, N.T.V.; ANDRADE, L.R.M. *Frutas nativas do cerrado*. Embrapa, Planaltina, 1994.

- SOUTHWOOD, R. Plant surfaces and insects – an overview. In: *Insects and the plant surface* (eds JUNIPER, B.; SOUTHWOOD, R.), Arnold: London, 1986. p. 1-22.
- STIPANOVIC, R.D. Function and chemistry of plant trichomes and glands in insect resistance. In: *Plant resistance to insects* (ed HEDIN, P.A.), American Chemical Society: Washington, 1983. p. 69-100.
- STRAUSS, S.Y.; AGRAWAL, A.A. The Ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 14, p. 179-185, 1999.
- SUPNICK, M. On the function of leaf spines in *Ilex opaca*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, v. 110, p. 228-230, 1983.
- THOMPSON, J.N. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press: Chicago, Illinois, 1994. p.376
- THOMPSON, J.N. Evaluating the dynamics of coevolution among geographically structured populations. *Ecology*, v. 78, p. 1619-1623, 1997.
- TRAW, M.B.; DAWSON, T.E. Differential induction of trichomes by three herbivores of Black Mustard. *Oecologia*, v. 131, p. 526-532, 2002.
- VAN DAM, N.M.; HARE, J.D.; ELLE, E. Inheritance and distribution of trichome phenotypes in *Datura wrightii*. *Journal of Heredity*, v. 90, p. 220-227, 1999.
- VIDAL, M.C.; STACCIARINI-SERAPHIN, E.; CÂMARA, H.H.L.L. Crescimento de plântulas de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (lobeira) em casa de vegetação. *Acta Botanica Brasílica*, v. 13, p. 271-275, 1999.
- ZANGERL, A.R.; BAZZAZ, F.A. Theory and pattern in plant defense allocation. In: *Plant resistance to herbivores and pathogens, ecology, evolution and genetics* (eds FRITZ, R.S.; SIMMS, E.L.), University of Chicago Press: Chicago, Illinois, 1992. p. 363-391.