

PLASTICIDADE FENOTÍPICA DE UMA ESPÉCIE INVASORA COMO RESPOSTA A ESTRESSE E COMPETIÇÃO

Mateus de Oliveira Silva^{1*}; Rafael Carvalho da Costa²;

^{1,2}Universidade Federal do Ceará; *E-mail para contato: mts.o.sr@gmail.com

INTRODUÇÃO

A plasticidade fenotípica de espécies invasoras é relevante para o sucesso de invasão em diferentes habitats, sob condições favoráveis ou não, e poderia aumentar a amplitude de habitats propensos a serem invadidos (BAKER et al., 1965; CALLAWAY; PENNINGS; RICHARDS, 2003; RICHARDS et al., 2006; FUNK, 2008; REJMÁNEK; RICHARDSON; PYŠEK, 2013). Traços como altura (PYSEK; RICHARDSON, 2007) e características foliares (NIINEMETS; VALLADARES; CEULEMANS, 2003) apresentam plasticidade fenotípica que explica parte do sucesso das espécies na invasão (FUNK et al., 2008). O estresse nutricional em plantas induz respostas plásticas nos traços foliares, seja por realocação de biomassa (POORTER et al., 2012) ou pela falta de moléculas essenciais para as estruturas foliares (GIVNISH, 1987; POORTER et al., 2009). Características arquiteturais também mostram plasticidade em resposta ao estresse, com investimentos variáveis para a obtenção de nutrientes escassos, como a redução do crescimento caulinar em prol do sistema radicular (BLOOM; CHAPIN; MOONEY, 1995). Trabalhos com plantas sujeitas a estresse de vento apontam uma realocação de biomassa para o sistema radicular, além da redução da altura e da área foliar. Essas respostas plásticas são observadas em táxons diferentes sob condições semelhantes de estresse (NIKLAS, 1998; TAMASI et al., 2005; GARCÍA-VERDUGO, 2011). Sellier & Fourcaud (2009) destacam a importância da arquitetura das plantas para lidar com o estresse do vento, ressaltando que pequenas alterações geométricas desempenham um papel crucial na redução de danos causados por esse estresse. A competição é um contribuinte para ajustes plásticos, levando a mudanças nos traços foliares para melhorar a captura de luz em condições de sombreamento (BEAUDET; MESSIER, 1998; COBLE; CAVALERI, 2015) e alterações arquiteturais, como o investimento em crescimento vertical (WEINER, 1996; BLOOM; CHAPIN; MOONEY, 1995) e no número de folhas (FRECKLETON; WATKINSON, 2001; MORRIS; WALCK; HIDAYATI, 2002; IPONGA; MILTON; RICHARDSON, 2008) é influenciado pela restrição de carbono, mostrando plasticidade em função de taxas fotossintéticas reduzidas. Dessa maneira, o trabalho pretendeu contribuir para a compreensão da importância da plasticidade fenotípica em *Calotropis procera* (Aiton) W.T.Aiton (Gentianales: Apocynaceae) para o seu sucesso de invasão em habitats com diferentes níveis de estresse de nutrientes, vento e competição.

METODOLOGIA

A espécie *C. procera* é um arbusto perene, pouco ramificado, de casca esponjosa, variando de 1,5 a 3,5 m de altura. Possui folhas subcoriáceas, de 15 a 30 cm de comprimento, inflorescências fasciculadas terminais de tom branco arroxeado e frutos em cápsulas globosas, grandes e deiscentes com sementes providas de paina; tem sua origem provável na Ásia (LORENZI et al., 2002) e pode ter sido introduzida no Brasil no início do século passado (KISSMANN; GROTH, 1992). *Calotropis procera* apresenta estágio vegetativo de crescimento em altura e diâmetro caulinar, com início da fase reprodutiva aproximadamente 150 dias após germinar (ALMEIDA et al., 2019). A espécie invade principalmente os estados do nordeste do País, em que há sazonalidade das chuvas e a predominância de clima semiárido (IBGE, 2002; MELISSA et al., 2013). O estudo foi realizado no litoral do município de Caucaia/CE. A área apresenta clima sub-úmido/úmido, com precipitação média anual de 1317,5 mm concentrada nos meses de fevereiro a maio (FUNCEME, 2019). Os solos da região são caracterizados como Neossolos Quartzênicos, apresentando baixa pedogênese (JACOMINE et al., 1973). As áreas de estudo foram escolhidas objetivando selecionar três populações ou núcleos de invasão distintos em dunas (D) e planícies de deflação com vegetação rasteira perene (F). Altura, diâmetro, número de folhas, área foliar (LA), área foliar específica (SLA) foram os parâmetros utilizados para mensurar a plasticidade da espécie. Foram selecionados 10 indivíduos de cada população/núcleo de invasão, e para cada um foram mensurados: altura do ramo mais alto; número de folhas; diâmetro a 30 cm do solo de todos os caules e número de caules vivos e mortos. Para cada feição de relevo foram selecionados 5 indivíduos e de cada um foram coletadas 5 folhas. Em laboratório, as folhas foram reidratadas por saturação durante 6h e pesadas em balança de precisão. A área foliar foi coletada com medidor de área foliar portátil. A massa seca foi obtida por desidratação das folhas em estufa. Protocolos de Perez-Harguindeguy et al. (2013). Para os traços foliares foram feitos testes t, a fim de verificar a existência de diferenças nas médias dos grupos. Para altura máxima e número de folhas utilizamos análise de covariância (ANCOVA), tendo como variável preditor a área (D ou F) e o diâmetro total como co-variável. Para a proporção de caules vivos foi feito o teste de Wilcoxon. As análises foram feitas no software livre R, versão 4.2.2 (R Core Team 2022).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O estresse por limitação de nutrientes afeta a redistribuição de biomassa das plantas para a raiz, principalmente da biomassa foliar (POORTER et al., 2012). A disponibilidade reduzida de nitrogênio é o principal fator para a diminuição do crescimento foliar e aumento do carbono não estrutural na folha (POORTER et al., 2009). SLA foi menor em áreas com déficit de nitrogênio no solo ($t=-2,829$; $p=0,008$; $GL=34,633$) (Figura 1), indicando um *tradeoff* entre taxa fotossintética e sobrevivência das folhas (WRIGHT; WESTOBY; REICH, 2002). LA foi maior em solos mais desenvolvidos ($t=-2,581$; $p=0,013$; $GL=47,505$) (Figura 1) devido às demandas de proteínas estruturais, enzimas e pigmentos (GIVNISH, 1987). Esses resultados confirmam diferenças esperadas entre indivíduos de dunas e planícies de deflação, pois dunas são presumidamente pobres em nutrientes (DONG et al., 2009). Os valores de SLA e LA podem refletir uma resposta plástica das plantas à competição por luz solar, aumentando a área foliar para obter esse recurso em ambientes sombreados (BEAUDET; MESSIER, 1998; COBLE; CAVALERI, 2015). A redução da área foliar diminui o efeito de arrasto sobre as plantas (HENRY; THOMAS, 2002; ANTEM et al., 2010). Plantas expostas ao estresse do vento mostraram redução de SLA, indicando uma resposta fenotípica comum (ABE; YAMADA, 2008). No entanto, não houve

diferença significativa em LDMC ($t=-0,513$; $p=0,611$; $GL=42,009$), possivelmente devido ao estresse nutricional que limita o investimento de biomassa nas dunas (CHOONG et al., 1992; NIKLAS, 1998).

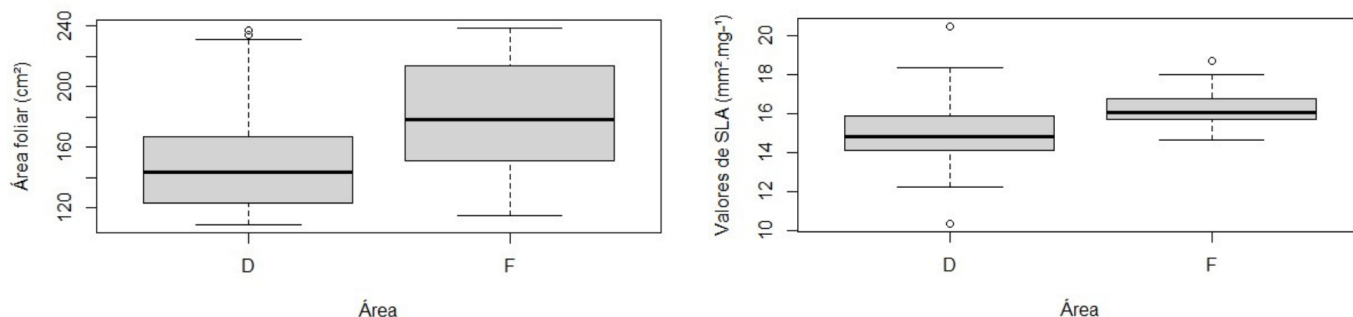


Figura 1 – Gráficos boxplot com valores de área foliar e SLA para indivíduos em dunas e planícies de deflação.

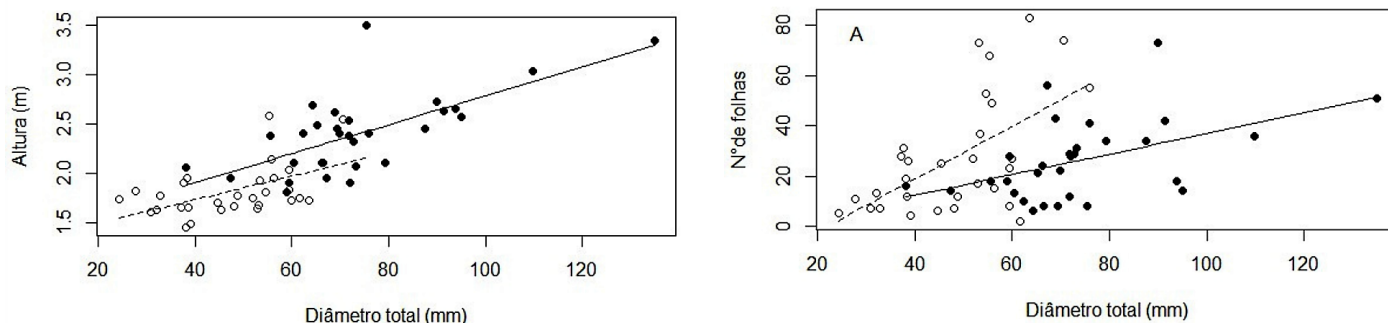


Figura 2 – Gráficos de regressão linear para altura máxima (m) x diâmetro total (mm) e N° de folhas x diâmetro total, em que círculos vazios indicam indivíduos em áreas de duna e círculos preenchidos indivíduos em planícies de deflação.

Plantas sob estresse do vento apresentam menor altura e alocação de biomassa para o sistema radicular e base do caule em detrimento de folhas, caules e ramos, tornando-as mais resilientes (NIKLAS, 1998). O estresse do vento influencia principalmente a redução da altura máxima em áreas com pouco sombreamento (HENRY; THOMAS, 2002). Essas condições são observadas nas plantas das dunas em comparação com as planícies de deflação ($F_{2,57}=52,6$; $P < 0,001$, $R^2=0,64$) (Figura 2). No entanto, a proporção de caules vivos é menor nas dunas ($W=606$; $p=0,012$), contrariando as expectativas de menor estresse pelo vento. Isso indica um *tradeoff* em que as plantas das planícies de deflação investem em caules maiores para competir por luz, aumentando o risco de quebra (POORTER et al., 2003; KING et al., 2006). A disponibilidade de nutrientes nas planícies de deflação pode facilitar o crescimento vertical inicial, mas pode não se sustentar a longo prazo devido ao maior gasto necessário para manter ramos maiores (BLOOM; CHAPIN; MOONEY, 1985; GERLACH; RICE, 2003; FUNK, 2008). A invasora também pode estar utilizando de forma mais eficiente os recursos disponíveis, especialmente N, sob competição, iniciando uma depleção no solo (FUNK, 2013). Os resultados indicam que em planícies de deflação, nos estágios iniciais de desenvolvimento, há maior número de folhas ($F_{3,56}=8,022$; $p<0,001$; $R^2=0,26$) (Figura 2), sugerindo plasticidade para lidar com a competição por luz solar (FRECKLETON; WATKINSON, 2001; MORRIS; WALCK; HIDAYATI, 2002; IPONGA; MILTON; RICHARDSON, 2008). Em indivíduos maiores em dunas, isso se inverte, contrariando as expectativas para plantas sob estresse nutricional e pelo vento (NIKLAS, 1998; POORTER et al., 2012). O menor número de folhas em planícies de deflação em indivíduos maiores pode estar relacionado ao investimento no crescimento do caule, como *tradeoff* de biomassa para lidar com a competição por luz (GIVNISH, 1987). A redução do número de folhas em caules longos e frágeis também pode estar relacionado com a redução de riscos de ruptura devido à carga (POORTER et al., 2003). O maior tamanho foliar pode compensar parte da redução fotossintética nessas áreas.

CONCLUSÕES

Os fatores de estresse presumidos geraram uma resposta plástica nos traços foliares e na arquitetura da planta. Além disso, a plasticidade de arquitetura observada parece ser condicionada principalmente pelas variações nutricionais e pela competição por luz nas fases iniciais de desenvolvimento. Tais características explicariam, em parte, o sucesso de invasão da espécie para as condições estudadas, mas estudos avaliando quantitativamente o *fitness* associado à plasticidade são necessários para afirmar com clareza que as variações observadas são definitivas para o sucesso de invasão da espécie.

Palavras-chave: espécies invasoras; plasticidade fenotípica; *Calotropis procera*.

Referências

- BAKER, Herbert G. et al. Characteristics and modes of origin of weeds. **Characteristics and modes of origin of weeds**, p. 147-172, 1965.
- BLOOM, Arnold J.; CHAPIN III, F. Stuart; MOONEY, Harold A. Resource limitation in plants-an economic analogy. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 1, p. 363-392, 1985.
- CALLAWAY, Ragan M.; PENNING, Steven C.; RICHARDS, Christina L. Phenotypic plasticity and interactions among plants. **Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1115-1128, 2003.
- FUNK, Jennifer L. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 6, p. 1162-1173, 2008.
- GIVNISH, Thomas J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. **New phytologist**, v. 106, p. 131-160, 1987.
- NIINEMETS, Ü.; VALLADARES, F.; CEULEMANS, R. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 6, p. 941-956, 2003.
- NIKLAS, Karl J. Effects of vibration on mechanical properties and biomass allocation pattern of *capsella bursa-pastoris* (cruciferae). **Annals of Botany**, v. 82, n. 2, p. 147-156, 1998.
- POORTER, Hendrik et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30-50, 2012.
- POORTER, Hendrik et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New phytologist**, v. 182, n. 3, p. 565-588, 2009.
- PYŠEK, Petr; RICHARDSON, David M. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?. **Biological invasions**, p. 97-125, 2007.
- REJMANEK, Marcel; RICHARDSON, David M.; PYŠEK, Petr. Plant invasions and invasibility of plant communities. **Vegetation ecology**, p. 387-424, 2013.
- RICHARDS, Christina L. et al. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. **Ecology letters**, v. 9, n. 8, p. 981-993, 2006.
- TAMASI, Elisabetta et al. Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (*Quercus robur* L.) seedlings. **Trees**, v. 19, p. 374-384, 2005.
- GARCÍA-VERDUGO, Carlos. Intracanopy plasticity under strong wind conditions in the wild olive tree (*Olea europaea* L.): a conserved response between closely related taxa?. **Trees**, v. 25, n. 3, p. 509-518, 2011.
- SELLIER, Damien; FOURCAUD, Thierry. Crown structure and wood properties: influence on tree sway and response to high winds. **American journal of botany**, v. 96, n. 5, p. 885-896, 2009.
- BEAUDET, Marilou; MESSIER, Christian. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. **Canadian Journal of forest research**, v. 28, n. 7, p. 1007-1015, 1998.
- COBLE, Adam P.; CAVALERI, Molly A. Light acclimation optimizes leaf functional traits despite height-related constraints in a canopy shading experiment. **Oecologia**, v. 177, p. 1131-1143, 2015.
- WEINER, Jacob. How competition for light and nutrients affects size variability in *Ipomoea tricolor* populations. **Ecology**, v. 67, n. 5, p. 1425-1427, 1986.
- FRECKLETON, R. P.; WATKINSON, A. R. Asymmetric competition between plant species. **Functional Ecology**, v. 15, n. 5, p. 615-623, 2001.
- MORRIS, Lorna L.; WALCK, Jeffrey L.; HIDAYATI, Siti N. Growth and reproduction of the invasive *Ligustrum sinense* and native *Forestiera ligustrina* (Oleaceae): implications for the invasion and persistence of a nonnative shrub. **International Journal of Plant Sciences**, v. 163, n. 6, p. 1001-1010, 2002.
- IPONGA, Donald M.; MILTON, Suzanne J.; RICHARDSON, David M. Superiority in competition for light: a crucial attribute defining the impact of the invasive alien tree *Schinus molle* (Anacardiaceae) in South African savanna. **Journal of Arid Environments**, v. 72, n. 5, p. 612-623, 2008.
- WRIGHT, Ian J.; WESTOBY, Mark; REICH, Peter B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. **Journal of ecology**, v. 90, n. 3, p. 534-543, 2002.
- DONG, X. W. et al. Spatial distribution of soil nutrients after the establishment of sand-fixing shrubs on sand dune. **Plant, Soil and Environment**, v. 55, n. 7, p. 288-294, 2009.
- ABE, Natsuko; YAMADA, Toshihiro. Variation in allometry and tree architecture among *Symplocos* species in a Japanese warm-temperate forest. **Journal of Plant Research**, v. 121, p. 155-162, 2008.
- CHOONG, M. F. et al. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. **New Phytologist**, v. 121, n. 4, p. 597-610, 1992.
- HENRY, Hugh AL; THOMAS, Sean C. Interactive effects of lateral shade and wind on stem allometry, biomass allocation, and mechanical stability in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae). **American Journal of Botany**, v. 89, n. 10, p. 1609-1615, 2002.
- ANTEN, Niels PR et al. Wind and mechanical stimuli differentially affect leaf traits in *Plantago major*. **New Phytologist**, v. 188, n. 2, p. 554-564, 2010.
- KING, David A. et al. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 3, p. 670-680, 2006.
- FUNK, Jennifer L. The physiology of invasive plants in low-resource environments. **Conservation physiology**, v. 1, n. 1, 2013.