



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

ANTONIO XAVIER DE OLIVEIRA FILHO

**ESCOLHAS INTELIGENTES EM PLANTAS: ANÁLISE DE ASPECTOS
COMPORTAMENTAIS DE ESPÉCIES ARBÓREAS**

FORTALEZA
2021

ANTONIO XAVIER DE OLIVEIRA FILHO

ESCOLHAS INTELIGENTES EM PLANTAS: ANÁLISE DE ASPECTOS
COMPORTAMENTAIS DE ESPÉCIES ARBÓREAS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e recursos naturais.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Roberta Boscaini Zandavalli.

FORTALEZA

2021

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

O45e Oliveira Filho, Antonio Xavier de.
Escolhas inteligentes em plantas : Análise de aspectos comportamentais de espécies arbórea / Antonio Xavier de Oliveira Filho. – 2021.
45 f. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2021.
Orientação: Prof. Dr. Roberta Boscaini Zandavalli.

1. Plântulas. 2. Decíduas. 3. Estratégia de crescimento. 4. Previsão. 5. Plantas jovens. I.
Título.

CDD 577

ANTONIO XAVIER DE OLIVEIRA FILHO

ESCOLHAS INTELIGENTES EM PLANTAS: ANÁLISE DE ASPECTOS
COMPORTAMENTAIS DE ESPÉCIES ARBÓREAS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e recursos naturais

Aprovada em: 28/04/2021.

BANCA EXAMINADORA

Prof^ª. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Profa. Dra. Andrea Pereira Silveira
Universidade Estadual do Ceará (UECE)

Prof. Dr. Geocleber Gomes de Sousa
Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afro-Brasileira (UNILAB)

Primeiramente à minha família e aos meus amigos mais próximos.

E ainda a todos que estão de alguma forma agindo e trabalhando para acabar com a pandemia do Coronavírus.

AGRADECIMENTOS

Para escrever de forma correta estes agradecimentos, preciso mostrar a você, leitor, o quanto cada parte envolvida aqui foi de essencial importância para a conclusão deste trabalho. Pois muitas mãos e espíritos bondosos estiveram ajudando e me protegendo durante todo esse processo.

Primeiro, gostaria de agradecer à toda minha família. Cada membro, cada chegado e cada um que de alguma forma contribuiu de forma direta ou indireta para a execução dessa jornada. Houve apoio financeiro, apoio moral, apoio emocional, apoio para sobreviver e viver. Ela não foi fácil. Mas eu consegui. Falo de uma família como nenhuma outra, mas que sempre soube acolher quem precisava de ajuda... E dou destaque aqui para minhas tias e tios Aurila, Aurilene, Eunice, Socorro, Xavier, Joana e os meus dois tios Dedé. Sobre meus primos, trago destaque para Alisson, Alexandra, Natália e Ícaro Gabriel.

E agora, minha atenção nos agradecimentos familiares estarão focados na minha família NUCLEAR. A família que habita esta casa onde ainda moro, a Família que habita em mim. Minha mãe, Vera, que me levanta todos os dias, se sacrificando sempre para que seus filhos (eu, inclusive) tenham forças para enfrentar o mundo lá fora e realizar cada pedaço de sonho que ainda possam ter. Minha irmã, Barbara, que funciona como uma ancoragem segura para mim. Alguém que sei que me ama e que, mesmo com todos seus problemas, ainda consegue força para me erguer, para me levantar e para me ajudar.

E um parágrafo dedicado apenas ao meu pai, que tem o meu nome, Antonio Xavier. Infelizmente, neste documento, esse agradecimento deverá ser escrito *in memoriam*. Foi uma fatalidade a sua morte acontecer de forma tão impactante e no momento que foi (28/05/2018). E infelizmente, nesse tempo, você não pode ver como tudo isso viria a terminar. Mas enquanto vivo, não poupou esforços para me levar até a grandeza o quanto podia. Foi um forte exemplo que segui e um apoio infinito sempre que caí. De um coração enorme, ajudava e acolhia todos que precisavam. E eu não fui diferente. Fui acolhido e ajudado... fui infinitamente amado. Foi o seu amor e sua vontade de me ver brilhando sempre mais que eu usei/uso como vontade para seguir. Depois de sua partida, se tornou mais difícil, eu admito. O peso se tornou maior. E a dor da saudade pulsava (pulsa) muito forte ainda. Entendo todos os ritos de passagem

e nada disso faz diminuir a falta da alegria que você me traz. Mas a vida deve seguir, eu sei. Obrigado Pai. Sinto muito por não ter sido o filho que o senhor gostaria que eu fosse. Mas eu juro que à minha maneira eu sempre tentei ser, sempre tentei lhe trazer mais orgulho que dores de cabeça. Mas nossa família ainda está aqui. Ainda vive. E sua lembrança será agora mais vontade de vencer!

Agradeço agora à minha incrível e forte orientadora, a Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli, pela excelente orientação e participação construtiva na minha vida. Em vários momentos, eu sei que teria todos os motivos para soltar minha mão, mas não o fez. Me mostrou mais coragem do que eu jamais tive nesse curso. E fora dele, me mostrou uma amiga de fortes e expressivos sentimentos para com a vida e suas lições. Abrindo sempre a mente para novas descobertas, seguindo sempre suas firmes convicções que mostram toda sua força de vontade. Alguém que eu posso dizer (e poucos estudantes têm esse privilégio) que será sempre uma amiga que levo na vida.

E falando em amigos, tenho vários e preciso agradecer a todos eles, pois cada um teve em algum momento sua participação direta ou indireta na construção e finalização dessa jornada. Seja uma palavra de efeito, uma ideia jogada, uma fritada no sol, um banho de mar... são várias as formas que me ajudaram e eu agradeço por todas elas, agradeço a todos vocês.

Mas preciso ainda destacar alguns, e o farei em blocos e grupos.

Amigos que eu encontrei no trabalho, mas que vieram para minha vida. Adriano, Dieicy, David e Juninho (Narcélio). Obrigado por me consolarem e apoiarem meu espírito quando ele estava muito machucado. E por todos os board games que vivemos.

Amigos de longas datas, da vida, nas jogatinas. André, Pachelles, Filipe e Juninho (de novo). Não dá para deixar de agradecer todas as noites de maratona gamer, além de todas as outras nossas conversas e festas e toda participação que vocês tiveram na minha vida.

Ainda nos amigos, aos que vieram lá da faculdade a muito tempo, e ainda estão na minha vida... Lara Reinaldo, Cecile Mendes e Rafael Guimarães, amigos que viram de perto a face dos problemas que passei. E que não desistiram de mim, não desistiram de ajudar tanto quanto podiam. Que me abraçaram na chuva, no escuro e na falta de esperança. Uma ajuda além da acadêmica. Uma felicidade inestimável ter vocês por perto.

A todos os colaboradores do Laboratório de Interações Vegetais – UFC, pela oportunidade e suporte para que eu tivesse condições de desenvolver meu projeto. Destaco aqui a formidável contribuição do Diego e da Dayana, que foram indispensáveis na elaboração de tudo. Destaco ainda a ajuda que tive de Marco e Nickole, que não estão mais no LIVE, mas estiveram me ajudando plenamente antes de saírem.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN), seu corpo docente e todos os seus colaboradores, que de alguma forma tenham contribuído com a criação e o desenvolvimento desse trabalho. E à todos os meus colegas da turma de mestrado e doutorado que entraram em 2017, pela ajuda, reflexões, críticas e sugestões recebidas.

E nesse nicho, destaco as participações da Margarida Xavier, do Sergio Cunha e Gabriela Ramires, uma equipe inabalável desde o começo. Um protege o outro, um ajuda o outro e todo mundo conseguirá. Todos passamos por problemas e sempre nos ajudamos na academia e lá fora. Ainda integrantes dessa equipe, James e Luana. A dupla incrível que me ajudou diretamente na casa de vegetação. Passamos calor e chuva juntos. Sábados de rega, mas muito bolo depois. Nesse ponto eu nem preciso mais dizer que eu não teria nunca conseguido sem todos vocês. Estiveram ao meu lado sem nem medir esforços, me buscando de madrugada, atendendo minhas ligações inflamadas. Um acolhimento ímpar na vida, um privilégio incrível ter me encontrado com cada um de vocês.

Trago agora aquela formação de amigos tão nuclear para mim quanto uma família. Anna Karla, Artur, Jefferson e Luana. Amigos que encontrei na vida que estão até hoje enxugando cada lágrima de pesar que eu possa ter ainda. Me puxando quando estou no chão, me acolhendo quando o que preciso é de um abraço. A extensão dessa forte amizade me dava forças todos os dias para continuar a ir em frente. Todas as nossas festas e farras inesquecíveis, toda nossa foça como grupo, toda a felicidade que exala quando estamos todos juntos.

Aos professores Doutores Bruno Sousa, Lorenzo Zanette, Waldir Mantovani, participantes da banca de qualificação e aos professores Doutores Andrea Pereira, Geocleber Gomes e Ellen Dantas que participaram da banca examinadora da defesa. A todos eles eu agradeço pelo tempo disponibilizado e pelas valiosas colaborações e sugestões que culminaram no fechamento deste trabalho.

Agradeço ainda ao Padre Rino, à Alba Liarth e ao Dr. Hugo Barros. Uma equipe profissional (e grandes amigos) de anjos de luz que apareceram na minha vida para me tirar dos momentos mais complicados que já tive. O Padre Rino já tem mais tempo de existência na minha vida, e por isso destaco que teve muitas contribuições ao longo da minha vida até hoje. Obrigado por tudo.

Agradeço ainda ao Nurof-UFC, que me foi um poderoso refúgio nos momentos de necessidade, e à Profa. Dra. Diva Nojosa que me acolheu quando preciso.

Não posso deixar de agradecer profundamente à todos que me abraçaram nos momentos de crise na casa de vegetação, num quarto, ou no meio do mato.

Por fim, agradeço a todos que de alguma forma contribuíram positivamente na minha vida e durante esse desafio na busca pelo título de Mestre.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Prontamente, agradeço à CAPES pelo apoio financeiro com a manutenção da bolsa de Mestrado através do Programa de Demanda Social (CAPES/DS).

Não posso deixar de agradecer ainda, nesse momento, aos Institutos Butantan e Fiocruz, UFC e UECE para todos os outros institutos de pesquisa e universidades, profissionais e todas as pessoas que estão de alguma forma agindo e lutando para que possamos sair dessa pandemia (Covid-19) antes que mais entes queridos sejam levados.

“Viu a necessidade, atenda.” (Soldador, O Grande. 2005).

RESUMO

A ciência do comportamento vegetal visa elucidar mecanismos que permitem um organismo vegetal gerenciar sua complexidade interna e resposta a fatores externos de modo a maximizar seu fitness. O comportamento vegetal pode ser visualizado em mudanças que afetam tamanho e forma do indivíduo, como crescimento e descarte de partes. Plantas são capazes de perceber mudanças ambientais e elaborar respostas, conseguindo inclusive distinguir a identidade do vizinho e alterar seu comportamento. Investigamos com este trabalho estratégias comportamentais de espécies vegetais quando submetidas a interações interespecíficas nos estágios iniciais do desenvolvimento. As estratégias dos indivíduos foram classificadas em três tipos de comportamento diferentes: tolerar, evitar ou enfrentar a competição. Como hipótese, temos que espécies com maior longevidade foliar apresentarão crescimento lento e terão comportamento de tolerar a competição enquanto as de menor longevidade foliar apresentarão rápido crescimento e terão o comportamento de enfrentar a competição. Para isso, germinamos indivíduos de duas espécies (*Libidibia ferrea* e *Amburana cearensis*) pertencentes a grupos funcionais fenológicos diferentes (decíduas tardias e precoces, respectivamente) que foram plantados em *rizotrons* aos pares, com medição do comprimento e biomassa da raiz e da parte aérea. A hipótese foi parcialmente corroborada, pois a espécie *A. cearensis* (menor longevidade) apresentou comportamento de enfrentar a competição, porém com menor crescimento quando comparada à espécie decídua tardia, *L. ferrea*. Essa última não apresentou comportamento esperado de tolerar o vizinho e demonstrou rápido crescimento. A espécie *A. cearensis* mostrou-se mais sensível quanto à percepção do vizinho, e *L. ferrea* mostrou-se ser altamente competidora por investir muito em folhas e raiz. A resposta da *A. cearensis* de ter maior responsividade demonstra maior “inteligência comportamental”, estratégia importante pois, dispõe de menor período com folhas, portanto, perceber o ambiente e tomar decisões de alterar alocação de biomassa pode aumentar suas chances de sobrevivência.

Palavras-chave: plântulas; decíduas; estratégia de crescimento; previsão; plantas jovens.

ABSTRACT

The science of plant behavior aims to elucidate mechanisms that allow a plant organism to manage its internal complexity and response to external factors in order to maximize its fitness. Vegetable behavior can be visualized in changes that affect the individual's size and shape, such as growth and disposal of parts. Plants are able to perceive environmental changes and develop responses, even being able to distinguish the identity of the neighbor and change their behavior. This work investigated the behavioral strategies of plant species when subjected to interspecific interactions in the early stages of development. Individual's strategies will be classified into three different types of behavior: competitive tolerance, avoid or confrontation. As a hypothesis, we have that species with greater leaf longevity will show slow growth and will behave with tolerance to competition while those with lesser leaf longevity will show fast growth and will have the behavior to competition confrontation. For this, we germinate individuals of two species belonging to different phenological functional groups (late and early deciduous) that were planted in rhizotrons in pairs, with measurement of root, shoot and total growth. The hypothesis was partially corroborated, because the species *A. cearensis* (shorter longevity) showed behavior of competition confrontation, but with less growth when compared to the late deciduous species, *L. ferrea*. The latter didn't show an expected behavior to tolerate the neighbor and showed rapid growth. The species *A. cearensis* was shown to be more sensitive as to the perception of the neighbor, and *L. ferrea* was shown to be highly competitive for investing a lot in leaves and roots. The *A. cearensis* species's response of greater responsiveness demonstrates greater "behavioral intelligence", an important strategy because it has a shorter period with leaves, so understanding the environment and making a decision to change the allocation of biomass can increase your chances of survival.

Keywords: seedlings; deciduous; growth strategy; decision; young plants.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Esquema de montagem do *rizotron* utilizado. As placas de vidro serão unidas com adesivo de silicone, formando um espaço interno de 1200 cm³ (40 cm x 30 cm x 1 cm). São duas placas de vidro principais (40 cm x 30 cm) distantes 1 cm uma da outra, duas laterais (30 cm x 1,8 cm) e uma para a base (40,8 cm x 1,8 cm)..... 22
- Figura 2 – Foto mostrando a acomodação dos *rizotrons* na bancada da casa de vegetação do Laboratório de Interações Vegetais (LIVE) da Universidade Federal do Ceará. Onde podemos ver o *rizotron* completamente coberto; *rizotrons* vazios e *rizotron* com a parte superior da cobertura retirada, permanecendo apenas a cobertura do fundo..... 23
- Figura 3 – Visão superior do *rizotron* evidenciando a posição espacial onde os indivíduos serão plantados. Cada semente será plantada numa distância de 13,25 cm da lâmina lateral, deixando um espaçamento de 13,5 cm entre as duas sementes da combinação..... 25
- Figura 4 – Biomassa (mg) total, parte aérea, raiz de *L. ferrea* e *A. cearensis* crescendo em *rizotron* nos tratamentos isolado (único indivíduo) e combinado (um indivíduo de cada espécie) e biomassa de folhas para as duas espécies entre os dois tratamentos (combinado e isolado)..... 27
- Figura 5 – Razão raiz:parte aérea (mg/mg) nas espécies *L. ferrea* e *A. cearensis* crescendo nos tratamentos isolado (único indivíduo) e combinado (um indivíduo de cada espécie)..... 28
- Figura 6 – Altura (A) e diâmetro do caule (B) para as espécies *Libdibia ferrea* e *Amburana cearensis* crescendo nos tratamentos isolado (único indivíduo) e combinado (um indivíduo de cada espécie)..... 29

Figura 7	– Razão entre altura e diâmetro (cm/cm) para as espécies <i>L. ferrea</i> e <i>A. cearensis</i> crescendo nos tratamentos isolado (único indivíduo) e combinado (um indivíduo de cada espécie).....	29
Figura 8	– (A) Comprimento de raiz (cm), (B) área de raiz (cm ²) e (C) razão entre o comprimento e a área de raiz (cm/cm ²) para as espécies <i>L. ferrea</i> e <i>A. cearensis</i> crescendo nos tratamentos isolado (único indivíduo) e combinado (um indivíduo de cada espécie).....	30
Figura 9	– Biomassa expressa em miligramas de (A) raiz, parte aérea e total; (B) folhas e (C) razão entre massa de raiz e de parte aérea (mg/mg) para as espécies <i>L. ferrea</i> e <i>A. cearensis</i> crescendo isoladamente (único indivíduo).....	31
Figura 10	– Resultados expressos em centímetros para altura e diâmetro do caule e (C) razão entre altura e diâmetro (cm/cm) para as espécies <i>L. ferrea</i> e <i>A. cearensis</i> crescendo isoladamente (único indivíduo).....	32
Figura 11	– Na figura podemos visualizar os valores médios de (A) comprimento total de raízes (cm); (B) a área total de raízes (cm ²) e (C) a razão entre o comprimento e a área (cm/cm ²) de raiz para as espécies <i>L. ferrea</i> e <i>A. cearensis</i> crescendo isoladamente (único indivíduo).....	33

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	15
2	OBJETIVOS	20
2.1	Geral.....	20
2.2	Específicos	20
3	MATERIAL E MÉTODOS	21
3.1	Material vegetal e desenho experimental	21
3.2	Coleta de dados	25
3.3	Análise estatística.....	26
4	RESULTADOS	27
4.1	Comportamento das espécies entre os tratamentos.....	27
4.2	Comportamento das espécies	31
5	DISCUSSÃO.....	34
5.1	Resposta à presença de vizinhas.....	34
5.2	Comparação entre espécies	36
6	CONCLUSÕES.....	39
	REFERENCIAS	40

1. INTRODUÇÃO

A ciência do comportamento vegetal visa elucidar os mecanismos que permitem um organismo vegetal gerenciar sua complexidade interna e utilizar a vasta abundância de fatores externos de modo a maximizar sua aptidão e sobrevivência sob estresse (STRUİK; YIN; MEINKE, 2008). O entendimento desses mecanismos é fundamental para uma melhor compreensão das relações entre os organismos e seus nichos (HAMMER *et al.*, 2006). Embora essa ciência tenha se consolidado mais recentemente com o surgimento de importantes revisões bibliográficas (por exemplo: NOVOPLANSKY, 2002; TREWAVAS, 2005, 2009; DE KROON; MOMMER, 2006), evidências sobre essa linha de visão em plantas são descritas desde a época de Darwin (1880) com sua exposição dos movimentos vegetais generalizados.

Anteriormente, o comportamento vegetal era definido como resposta aos eventos ou às alterações ambientais (SILVERTOWN; GORDON, 1989), entretanto a natureza desse comportamento envolve mecanismos mais complexos de captação, armazenamento e processamento de informações (NOVOPLANSKY, 2002; TREWAVAS, 2003). O comportamento vegetal, ao contrário do animal, assume a natureza sésil das plantas em sua busca pelo *fitness* ideal, o que depende de fatores como aquisição de recursos, nível de predação e sucesso reprodutivo (TREWAVAS, 2009). O estudo do comportamento vegetal analisa mudanças na estrutura corporal básica do indivíduo, como o crescimento e o descarte de partes, alterando seu tamanho e sua forma (ARBER, 1950).

Esse comportamento adaptativo pode ser visualizado na plasticidade fenotípica vegetal, onde o indivíduo pode alterar sua morfologia, anatomia ou fisiologia como resposta aos diferentes fatores bióticos e abióticos ao seu redor (KARBAN, 2008; METLEN; ASCHEHOUG; CALLAWAY, 2009; TREWAVAS, 2009). Essa percepção sobre as constantes mudanças ambientais permite que as plantas elaborem respostas comportamentais apropriadas dependendo da situação em que se encontram (TREWAVAS, 2003; STRUIK; YIN; MEINKE, 2008). Dessa forma, diversas plantas conseguem distinguir ainda a identidade do vizinho e alterar seu comportamento para se adequar a situação (BALLARÉ; SCOPEL; SÁNCHEZ, 1990; GRUNTMAN; NOVOPLANSKY, 2004; CALLAWAY; MAHALL, 2007). A percepção individual pode ainda ser transmitida a outras plantas através de sinais elétricos, hidráulicos e químicos (COLLINGS; WHITE; OVERALL, 1992; BRENNER *et al.*, 2006; MASI *et al.*, 2009).

Embora trabalhos focados no comportamento vegetal sejam mais recentes, Novoplansky *et al.* (1990) já haviam relatado a transmissão de percepção em mudas de *Portulaca oleracea* L. que tiveram seu comportamento alterado pela incidência de luz, possibilitando que essas mudas evitassem as competidoras vizinhas, funcionando como processo de avaliação de sinais ambientais precoces para evitar futuros sombreamentos. A quantidade e qualidade de luz incidente num indivíduo pode ser alterada por competidores vizinhos, gerando eventos de sinalização em cascata que culminam com alterações morfológicas como área e orientação foliar (CASAL, 2013; BAIS, 2015).

O a forma da raiz se comportar também pode ser influenciado pelas interações espécie-específicas, além da distribuição dos nutrientes no solo (CALDWELL; MANWARING; DURHAM, 1996). Essa influência foi constatada por Oliveira (2013) na mudança comportamental da raiz ao direcionar o crescimento dependendo do tipo de interação (intra ou interespecíficas), o que evidenciou o reconhecimento espécie-específico das raízes. Uma variedade de soja (espécie *Glycine max* William) teve maior produção de raízes quando plantadas com uma vizinha, embora a produção de sementes tenha sido maior quando sozinhas em seu espaço, evidenciando o efeito da interação competitiva na alocação de seus recursos (GERSANI *et al.*, 2001).

Por esses efeitos, a interação competitiva se mostra como uma central para a estruturação e a dinâmica de diversas comunidades vegetais (DAMGAARD; FAYOLLE, 2010). Ao se deparar com vizinhas competidoras, as plantas podem apresentar três categorias comportamentais: tolerar (envolvendo estratégia de suspender o crescimento para suportar as condições geradas pelo efeito das vizinhas competidoras), evitar (caracterizado por estratégias para minimizar os efeitos interativos da vizinha) ou enfrentar (onde o indivíduo foca no seu crescimento para maximizar sua influência e sua capacidade competitiva sobre os vizinhos) (NOVOPLANSKY, 2009).

Ao tolerar a competição, por exemplo, espécies podem adequar sua taxa fotossintética para sobreviver sob a sombra de outras plantas (HENRY; AARSSSEN, 2001). O comportamento de evitar pode ser concebido, por exemplo, em plantas intolerantes à sombra que perceberem a proximidade de plantas vizinhas e modificam sua morfologia para evitar o sombreamento mesmo antes que ele ocorra (BALLARÉ; SCOPEL; SÁNCHEZ, 1997). O comportamento de enfrentar é percebido, por

exemplo, no aumento da alocação de raízes sobre plantas vizinhas (SÁNCHEZ-CALDERÓN *et al.*, 2005).

A literatura sobre comportamento vegetal traz ainda diversas discussões onde diferentes órgãos de um vegetal podem apresentar diferentes respostas quando interagindo na presença de vizinhas, comportamento muitas vezes denominado de metaplasticidade, onde a resposta de cada órgão vai depender da assimilação de informações, processamento dessas e decisão do indivíduo (NOVOPLANSKY; COHEN; SACHS, 1994; ABRAHAM; BEAR, 1996; TREWAVAS, 2009). Experimentos com a simulação de situações naturais foram realizados para comprovar a existência de comunicação entre as várias partes que compõem um organismo vegetal (BALDWIN *et al.*, 1983; FLORES *et al.*, 1985; KARBAN, 2008). Uma resposta completa (resposta da parte aérea e da parte subterrânea) nem sempre é observada, principalmente nos estágios iniciais onde a resposta radicular se mostra mais eminente no crescimento do indivíduo (SEMERE; FROUD-WILLIAMS, 2001; MORALES-PAYAN *et al.*, 2003). Pode acontecer de um organismo apresentar mais que um dos comportamentos frente à competição (confrontar, evitar ou tolerar), e esse conjunto de respostas distintas deverá ser considerado para compor a verdadeira estratégia de crescimento do indivíduo (NOVOPLANSKY, 2009).

A forma como o indivíduo irá se comportar em seus estágios iniciais será, então, crucial para seu estabelecimento na comunidade, uma vez que diferentes comportamentos envolvem diferenças morfológicas e fisiológicas no indivíduo, comprometendo seu desempenho. Identificar como as plantas se comportarão na presença de outros indivíduos se torna fundamental para o entendimento da estruturação de comunidades, gerando subsídios para programas e projetos de manejo, restauração e conservação.

O comportamento competitivo está altamente associado ao comportamento funcional das espécies (MEINERS, 2014), pois traços funcionais de uma espécie podem definir como ela irá interagir com outras e com o ambiente (SUDING *et al.*, 2008), sendo características críticas para o crescimento, a sobrevivência e a reprodução da maioria das plantas vasculares (REICH *et al.*, 2003; DÍAZ *et al.*, 2016). É considerado traço funcional qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável em nível de indivíduo (VIOLLE *et al.*, 2007). Existe então um vínculo entre as diferenças funcionais e a distribuição dos organismos em diferentes habitats (DUARTE, 2007). Assim, espécies são classificadas em grupos

funcionais para entender e prever padrões de distribuição e abundância em comunidades (POORTER; BONGERS; BONGERS, 2006).

A longevidade foliar é um traço funcional que indica diferenças nas estratégias de crescimento e assimilação de carbono do organismo, onde espécies com folhas de longa duração tendem a investir recursos significativos na proteção das folhas, crescendo mais lentamente do que as espécies com folhas de curta duração e tendo menor taxa fotossintética (KIKUZAWA, 1991; PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013). Espécies de diferentes grupos fenológicos foliares também diferem em área foliar específica, massa foliar específica e conteúdo de água na folha (ACKERLY, 2004). Em uma análise mais fina, espécies com menor longevidade foliar apresentaram maiores taxas fotossintéticas por unidade de massa foliar do que as espécies com maior longevidade, refletindo o baixo investimento de carbono das decíduas na construção da folha, porém, com alta capacidade na assimilação de carbono (DE SOUZA *et al.*, 2015).

Assim, a maior capacidade de captação de recursos e investimento em crescimento das plantas de baixa longevidade foliar se mostra associado ao comportamento de enfrentar competição, onde a planta poderá investir seu crescimento em suas habilidades competitivas (produção de raízes e folhas), enquanto que as de longevidade alta se associam com o comportamento de tolerar a competição, uma vez que seus investimentos são de longo prazo e com uma taxa de crescimento mais lenta, permitindo que o indivíduo maximize sua sobrevivência com a construção de estruturas mais seguras (DE SOUZA *et al.*, 2015, DE OLIVEIRA *et al.*, 2015).

Diante desse contexto, visando investigar quais estratégias competitivas (*sensu* NOVOPLANSKY, 2009) serão adotadas por espécies de diferentes grupos fenológicos, apresentamos a hipótese de que espécies com maior longevidade foliar apresentarão crescimento lento e terão comportamento de tolerar a competição enquanto as de menor longevidade foliar apresentarão rápido crescimento e terão o comportamento de enfrentar a competição.

Para tal, testaremos as seguintes previsões: (1) espécie decídua tardia (com maior longevidade foliar) devido ao seu foco em investimentos em longo prazo e menor taxa fotossintética, apresentam o comportamento de tolerar, verificado na ausência de resposta ao vizinho, isto é, biomassa, altura e variáveis radiculares sem alteração perante a presença do vizinho; (2) espécie decídua precoce (baixa

longevidade foliar) devido ao seu alto investimento em captação e assimilação de recurso para crescimento apresenta o comportamento de enfrentar a competição, verificado nas respostas de aumento de biomassa, altura e variáveis radiculares na presença do vizinho; (3) comparando o comportamento das espécies crescendo isoladamente espera-se que, as variáveis de alocação de biomassa e crescimento tenham menores valores na espécie decídua tardia do que na espécie decídua precoce.

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Investigar as estratégias comportamentais adotadas por espécies de diferentes longevidades foliares

2.2. Específicos

Identificar a estratégia comportamental adotada por espécies decíduas precoces crescendo com outro indivíduo.

Identificar a estratégia comportamental adotada por espécies decíduas tardias crescendo com outro indivíduo.

Diferenciar as estratégias comportamentais de indivíduos crescendo isoladamente e com diferentes níveis de longevidade foliar.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material vegetal e desenho experimental

Utilizamos espécies vegetais arbóreas encontradas na caatinga já caracterizadas com relação à longevidade foliar de acordo com estudos sobre fenologia e grupos funcionais (DE OLIVEIRA *et al.*, 2015). A espécie decídua tardia (entre 7 e 10 meses com 25% das folhas por ano) utilizada foi a *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz; enquanto a espécie decídua precoce (entre 3 e 5 meses com 25% das folhas por ano) foi a *Amburana cearensis* (Allemão) A.C. Smith.

As sementes para o estudo foram coletadas na Fazenda experimental Vale do Curu da Universidade Federal do Ceará, situada no município de Pentecostes – Ceará. A região pertence ao semiárido brasileiro, sendo caracterizada pelo clima BSh de acordo com o sistema de classificação de Köppen-Geiger (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007), apresentando duas estações climáticas, sendo uma seca, que vai geralmente de maio a dezembro, e outra chuvosa, de janeiro a abril (CEARÁ, 2016). Na fazenda, a precipitação média anual é de 801 mm, a evaporação de 1.475 mm, a temperatura média anual em torno de 27,1°C e a umidade relativa do ar de 73,7%, (AGUIAR *et al.*, 2002). A localidade apresenta solos aluviais, Bruno não cálcico, solos litólicos, planossolo solódico e podzólico vermelho-amarelo (CEARA, 2016).

Nesse estudo, optamos pelo método de crescimento dos espécimes vegetais em *rizotrons* de vidro, semelhante ao utilizado por Zandavalli (2006). Esse método traz diversas vantagens sobre os convencionais de escavação, como o volume restrito de substrato para o crescimento que torna as interações mais acirradas (favorecendo a evidência de respostas comportamentais) e o aumento da densidade de raízes na interface substrato-parede, deixando as raízes mais visíveis que em condições de campo, melhorando a possibilidade de sua observação (BÖHM, 1979; TAYLOR; WILLAT, 1981).

As câmaras *rizotron* foram confeccionadas com lâminas de vidro de 4 mm de espessura. As placas de vidro foram unidas com adesivo de silicone, formando um espaço interno de 1260 cm³ (42 cm x 30 cm x 1 cm). São duas placas de vidro principais (42 cm x 30 cm), duas laterais (30 cm x 1,8 cm) e uma para a base (42,8 cm x 1,8 cm), como pode ser visualizado a seguir (Fig. 1). As câmaras foram cobertas completamente por folhas de poliestireno expandido (isopor) com os lados internos e externos pintados com tinta preta para minimizar a entrada de luz nas câmaras. As

câmaras foram acondicionadas na bancada da casa de vegetação em um ângulo de aproximadamente 40° para promover o crescimento das raízes junto ao vidro.

Os *rizotrons* foram acomodados na casa de vegetação do Laboratório de Interações Vegetais (LIVE) da Universidade Federal do Ceará (Fig. 2). Medições de temperatura, ao longo do experimento para caracterização do ambiente onde o experimento foi desenvolvido, com medias de temperatura mínima de 23°C e máxima de 38°C. Embora estudos de curta duração em casa de vegetação ofereçam conclusões limitadas, são úteis para desenvolver compreensões iniciais das interações entre certo número de espécies (GIBSON *et al.*, 1999)

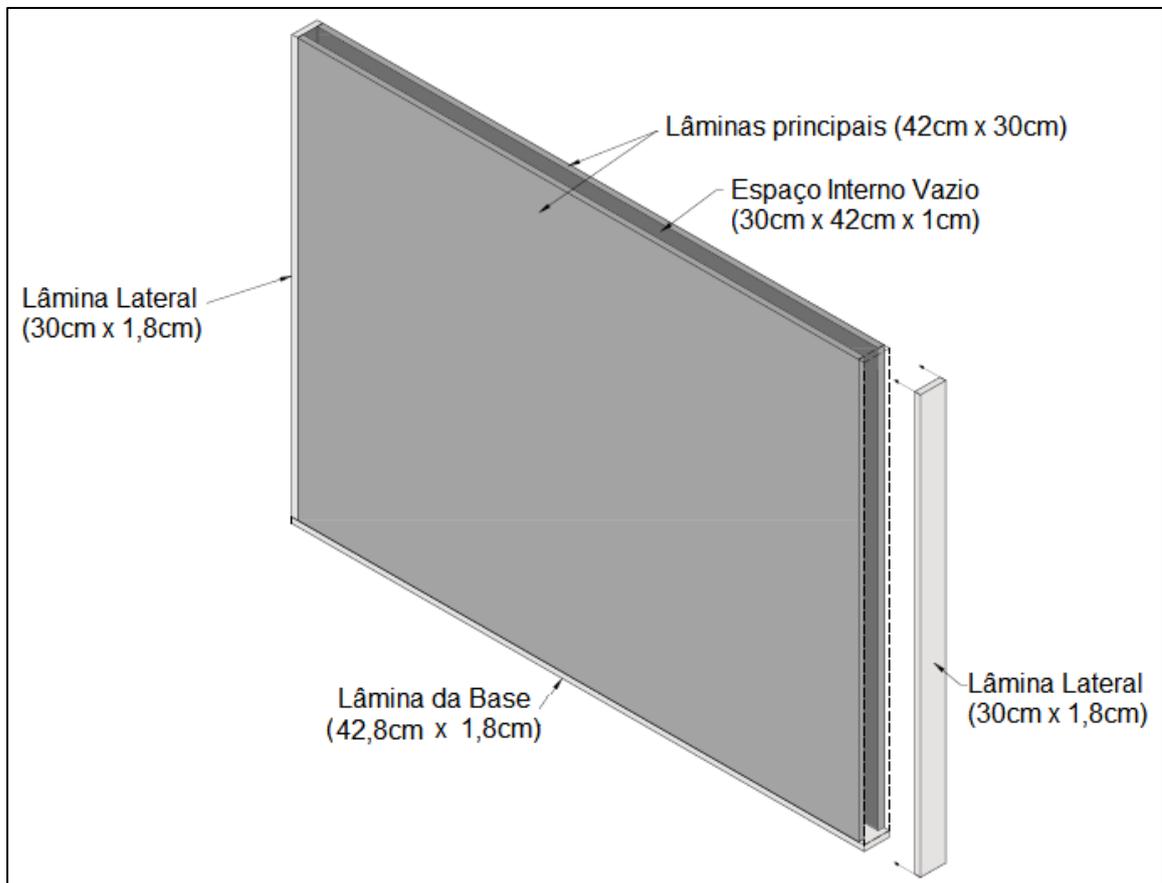


Figura 1 - Esquema de montagem do rizotron utilizado. Cada placa de vidro apresenta 4 mm de espessura. As placas de vidro foram unidas com adesivo de silicone, formando um espaço interno de 1200 cm³ (40 cm x 30 cm x 1 cm). São duas placas de vidro principais (40 cm x 30 cm) distantes 1 cm uma da outra, duas laterais (30 cm x 1,8 cm) e uma para a base (40,8 cm x 1,8 cm).

O substrato utilizado foi argisolo vermelho amarelado, sendo extraído da mesma área onde as sementes foram coletadas. O solo foi tratado em autoclave vertical por 20 minutos após atingir 120°C para desinfecção e matar possíveis sementes de espontâneas presentes. A irrigação foi realizada com aproximadamente 60 ml de água em dias alternados (dia sim, sai não). Essa quantidade foi estabelecida de forma observacional, e foi a quantidade que se mostrou suficiente para manter o substrato úmido, porém não enxarcado, deixando do substrato com características do período chuvoso do ambiente natural das espécies. Ou seja, as espécies não estarão enfrentando o estresse hídrico associado ao período de forte seca.

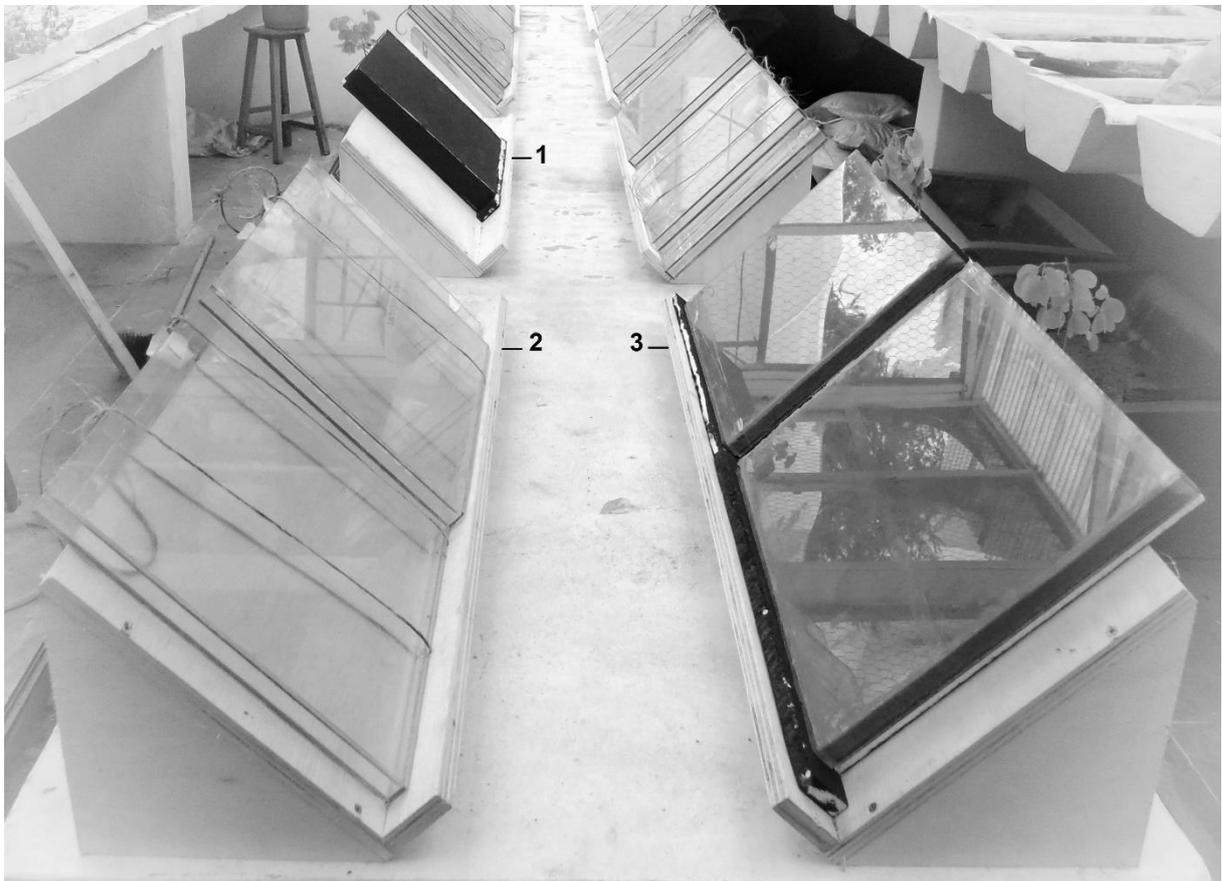


Figura 2 – Foto mostrando a acomodação dos rizotrons na bancada da casa de vegetação do Laboratório de Interações Vegetais (LIVE) da Universidade Federal do Ceará. Onde podemos ver o rizotron completamente coberto (1); rizotrons vazios (2) e rizotron com a parte superior da cobertura retirada, permanecendo apenas a cobertura do fundo (3).

Inicialmente foi realizado um teste-piloto par verificar o tempo de germinação de cada espécie, com germinação em bandejas de isopor com mistura de solo + húmus + vermiculita na proporção de 1:1:1, que seria uma composição de solo já utilizada nos estudos do laboratório se mostrando boa para germinação em geral (GUIMARÃES, 2019). Dessa forma, as sementes das diferentes espécies foram colocadas para germinar no *rizotron* em tempos diferentes, para que as duas plantas em cada *rizotron* germinassem aproximadamente ao mesmo tempo. Essa precaução foi tomada para evitar que um indivíduo do par cresça antes que o outro germine e ocupe todo o espaço do *rizotron*. As sementes de *L. ferrea* germinaram mais rápido que as da espécie *A. cearensis* no teste e, portanto, a sementeira da *L. ferrea* no *rizotron* ocorreu apenas três dias depois da sementeira de *A. cearensis*.

As sementes utilizadas no experimento foram previamente selecionadas e padronizadas quanto à quantidade de massa para reduzir a influência do tamanho dos cotilédones na variação do crescimento vegetal. As sementes de *L. ferrea* selecionadas obtiveram massa de aproximadamente 0,16 g e as de *A. cearensis* selecionadas apresentaram massa de aproximadamente 0,45 g.

Para quebra de dormência das sementes, utilizamos o método de escarificação mecânica com lixa Nº 80 (LOUREIRO *et al.*, 2013) para as duas espécies. As sementes de *L. ferrea*, após a escarificação, foram ainda deixadas durante 24h submersas em água antes da sementeira (DANTAS *et al.*, 2015).

Os *rizotrons* foram organizados em dois tratamentos com dez repetições, sendo eles o tratamento isolado, no qual foi plantado um indivíduo isolado (único) em cada *rizotron*; e o tratamento combinado, o qual é composto de dois indivíduos de espécies diferentes em cada *rizotron*. Para definirmos a estratégia de cada espécie, foram feitas comparações de crescimento e comportamento entre os indivíduos isolados e os combinados. Os indivíduos em cada *rizotron* foram plantados a 14 cm de distância um do outro para manter igual distância das paredes laterais da caixa (Fig. 3).

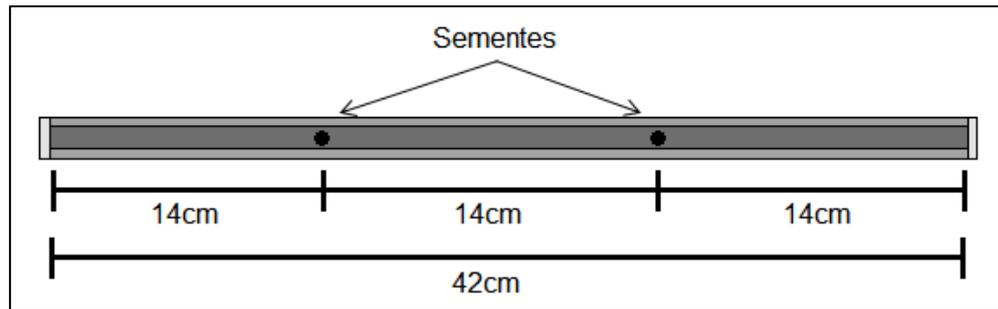


Figura 3 - Visão superior do *rizotron* evidenciando a posição espacial onde os indivíduos serão plantados. Cada semente será plantada numa distância de 13,25 cm da lâmina lateral, deixando um espaçamento de 13,5 cm entre as duas sementes da combinação.

3.2. Coleta de dados

O experimento foi finalizado com 60 dias de experimento, momento em que os espécimes cessaram seu crescimento. Com a utilização de paquímetro digital, em milímetros, foram aferidos os diâmetros de caule, sendo a medição feita na base do caule. Com trena (cm), foi medida a altura do caule, considerando a altura da base do caule até o ápice caulinar. Foram realizadas fotografias das raízes dispostas nos *rizotrons*, fornecendo o comprimento e a área das raízes através da análise de imagens pelo software ASSESS®, versão 2.0 (LAMARI, 2002).

A seguir, as plantas foram cuidadosamente retiradas do solo com o desmonte do *rizotron* e o auxílio de água corrente. Cada indivíduo teve suas partes separadas (folhas, caule e raízes). O material vegetal foi acondicionado em sacos de papel e levados para uma estufa circulação de ar a 60°C durante 20 dias para secagem do material até a obtenção de peso constante.

Para cada indivíduo foram obtidas as seguintes variáveis: massa seca de folhas, massa seca de parte aérea (folhas e caule), massa seca de raiz (considerada como sendo a parte subterrânea), razão entre massa de raiz e massa da parte aérea, altura do caule, diâmetro do caule, razão entre altura e diâmetro de caule, comprimento de raiz, área de raiz e razão entre comprimento e área radicular.

3.3. Análise estatística

As variáveis passaram pelo teste de Komogorof – Smirnov para a verificação da normalidade dos dados e pelo teste de homocedasticidade. Apenas as variáveis: massa aérea, razão raiz:aérea e massa de raiz de *Libidibia ferrea*, diâmetro de caule entre as espécies não passaram pelo teste de homogeneidade das variâncias. Para essas variáveis foi utilizado o Teste t modificado de Welch (1947) e para todas as outras variáveis foi utilizado o Teste t padrão. Para a análise da resposta à presença de uma espécie vizinha, foi feita a comparação entre os tratamentos (isolado e combinado) e para a análise da diferença entre as espécies, foram comparados os dados mensurados dentro do tratamento isolado entre as duas espécies (*L. ferrea* e *A. cearensis*).

4. RESULTADOS

4.1. Comportamento das espécies entre os tratamentos

A espécie *L. ferrea* não apresentou variação de biomassa entre os tratamentos, enquanto o comportamento oposto é encontrado para a outra espécie (Fig. 4A, B e C). A espécie *A. cearensis*, na presença do vizinho, apresentou aumento de biomassa de parte aérea ($P = 0,023$), do sistema radicular ($P = 0,049$) e de folhas ($P = 0,013$), resultando no aumento significativo na biomassa total ($P = 0,042$).

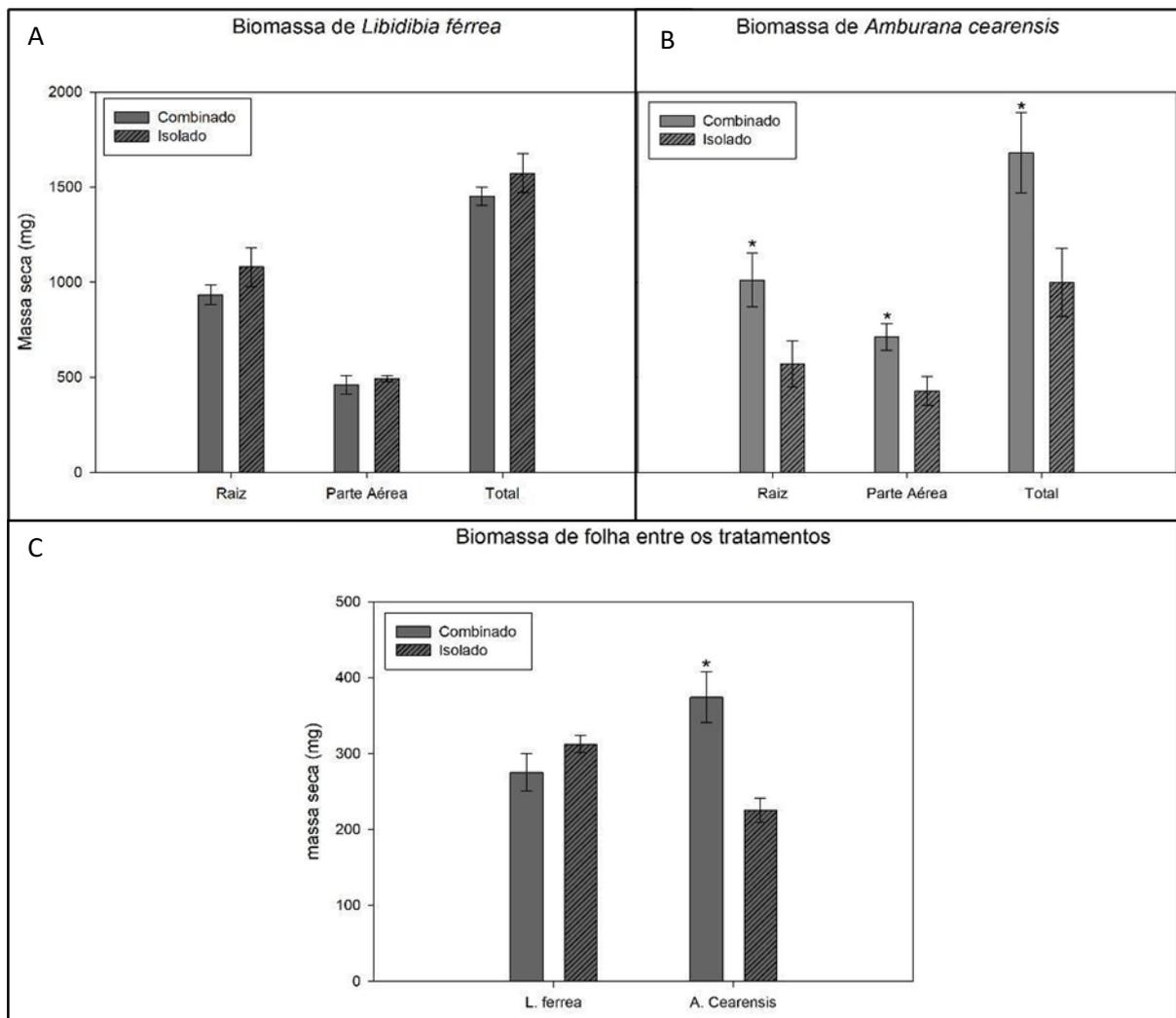


Figura 4 - Biomassa (mg) total, parte aérea, raiz de *L. ferrea* (A) e *A. cearensis* (B) crescendo em *rizotron* nos tratamentos isolado (único indivíduo) e combinado (um indivíduo de cada espécie) e biomassa de folhas (C) para as duas espécies entre os dois tratamentos (combinado e isolado). O asterisco indica diferença significativa entre os tratamentos (combinado x isolado) pelo Teste t com grau de significância menor do que 5%. As barras são os valores médios de cada variável (\pm erro estatístico).

O mesmo comportamento encontrado na biomassa é verificado na razão entre raiz e parte aérea. *L. ferrea* não alocou mais biomassa para a raiz quando em competição, já a *A. cearensis* mostra uma resposta à competição investido mais em raiz em detrimento da parte aérea ($P = 0,003$), como pode ser observado na figura a seguir (Fig. 5).

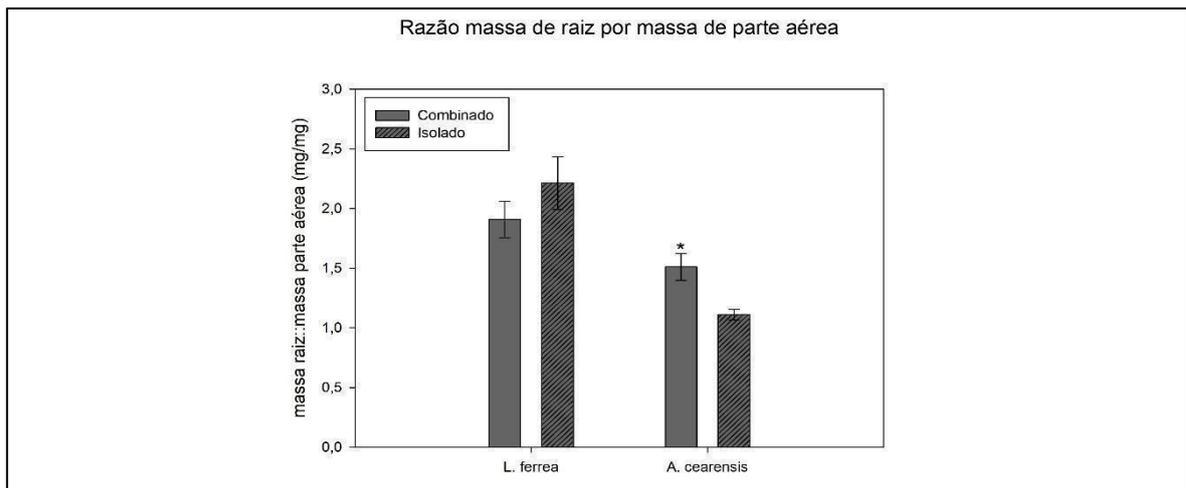


Figura 5 - Razão raiz:parte aérea (mg/mg) nas espécies *L. ferrea* e *A. cearensis* crescendo nos tratamentos isolado (único indivíduo) e combinado (um indivíduo de cada espécie). O asterisco indica diferença significativa entre os tratamentos (combinado x isolado) pelo Teste t com grau de significância menor do que 5%. As barras são os valores médios de cada variável (\pm erro estatístico).

Com relação à altura do caule, a *A. cearensis* apresentou como resposta competitiva o aumento da altura na presença do vizinho ($P = 0,042$), resposta essa que não é verificada na variável diâmetro do caule ($P = 0,32$; Fig. 6^a e B). Novamente, a espécie *L. ferrea* não responde em altura nem em diâmetro quando cultivada com o vizinho (Fig. 6A e B). Ainda, quando verificamos a razão entre altura e diâmetro para as duas espécies nos diferentes tratamentos, não houve diferença estatística entre os tratamentos para as duas espécies (Fig. 7).

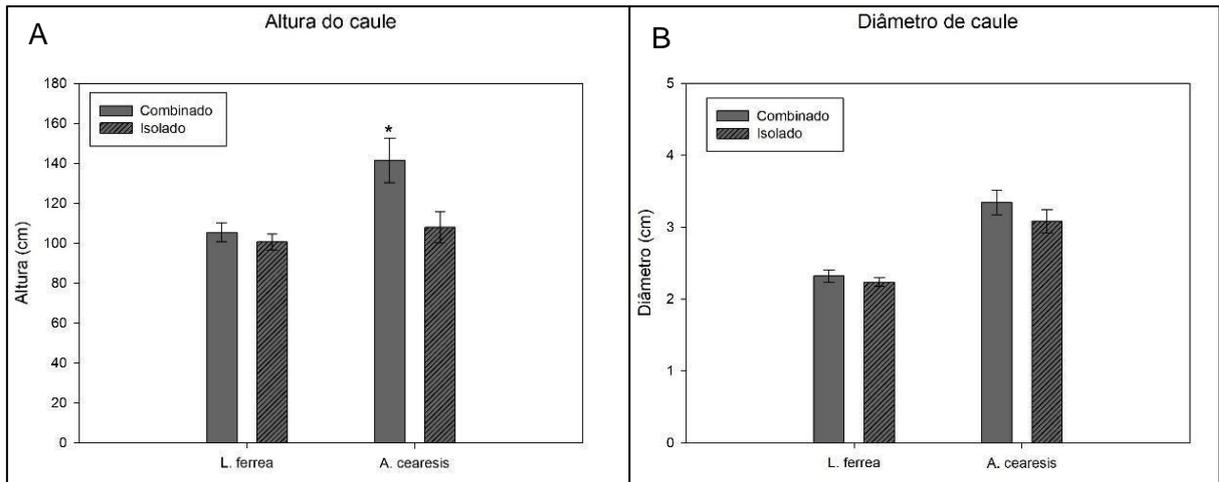


Figura 6 - Altura (A) e diâmetro do caule (B) para as espécies *Libidibia ferrea* e *Amburana cearensis* crescendo nos tratamentos isolado (único indivíduo) e combinado (um indivíduo de cada espécie). O asterisco indica diferença significativa entre os tratamentos (combinado x isolado) pelo Teste t com grau de significância menor do que 5%. As barras são os valores médios de cada variável (\pm erro estatístico).

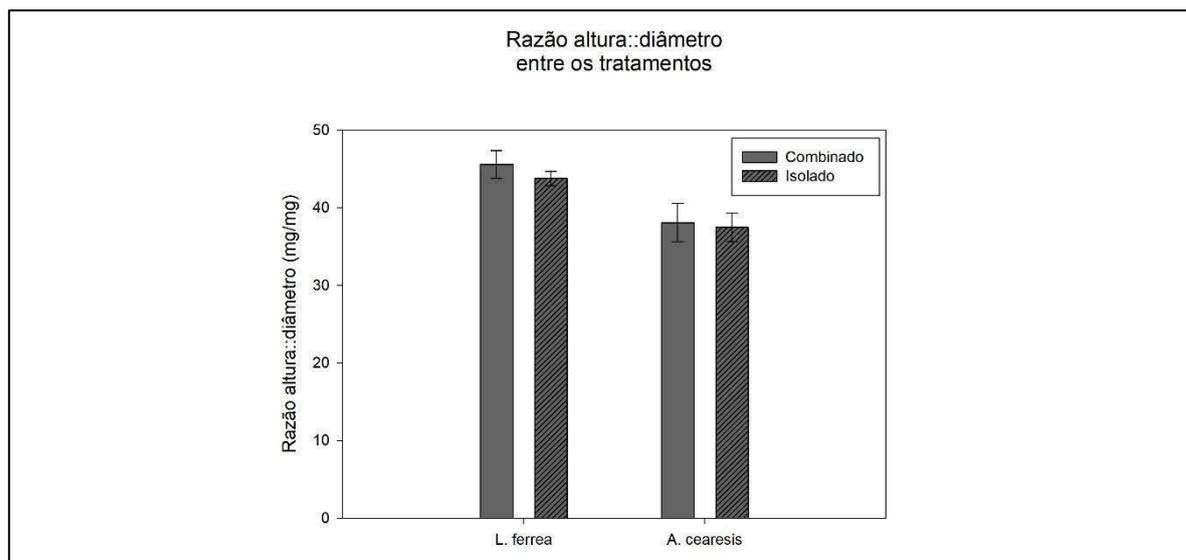


Figura 7 - Razão entre altura e diâmetro (cm/cm) para as espécies *L. ferrea* e *A. cearensis* crescendo nos tratamentos isolado (único indivíduo) e combinado (um indivíduo de cada espécie). O asterisco indica diferença significativa entre os tratamentos (combinado x isolado) pelo Teste t com grau de significância menor do que 5%. As barras são os valores médios de cada variável (\pm erro estatístico).

O comprimento e a área do sistema radicular foram alterados na presença do vizinho, tanto para *L. ferrea* (comprimento $P = 0,01$; área $P = 0,01$) quanto para *A. cearensis* (comprimento $P = 0,04$; área $P = 0,01$). Quando foi feita a razão entre comprimento de raiz e área de raiz não foi verificada resposta à competição para nenhuma das duas espécies, o que indica que nenhuma delas reduziu a área para investir em comprimento. Esse conjunto de dados pode ser visualizado a seguir (Fig. 8A, B e C).

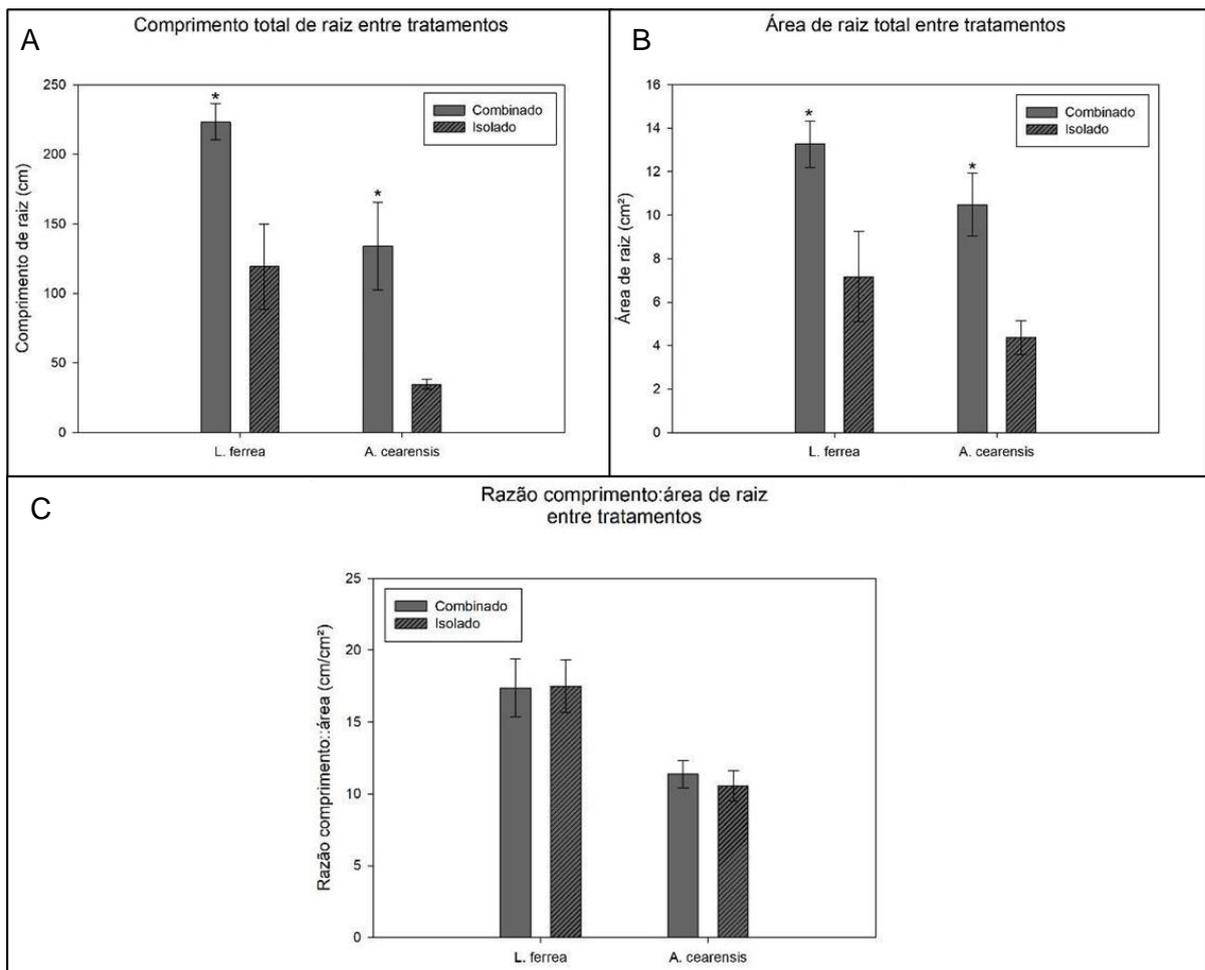


Figura 8 - (A) Comprimento de raiz (cm), (B) área de raiz (cm²) e (C) razão entre o comprimento e a área de raiz (cm/cm²) para as espécies *L. ferrea* e *A. cearensis* crescendo nos tratamentos isolado (único indivíduo) e combinado (um indivíduo de cada espécie). O asterisco indica diferença significativa entre os tratamentos (combinado x isolado) pelo Teste t com grau de significância menor do que 5%. As barras são os valores médios de cada variável (\pm erro estatístico).

4.2. Comportamento das espécies

Para análise do comportamento das espécies que apresentam níveis de longevidade foliar diferentes, comparamos as variáveis dessas apenas quando cultivadas no tratamento isolado.

Quando a diferença de biomassa entre as espécies foi avaliada, verificamos que *L. ferrea* apresenta maior biomassa de sistema radicular ($P=0,009$), total ($P=0,012$) e de folhas ($P=0,001$); essa espécie também apresenta maior razão raiz:parte aérea do que *A. cearensis* ($P=0,007$), como pode ser verificado a seguir (Fig. 9A, B e C).

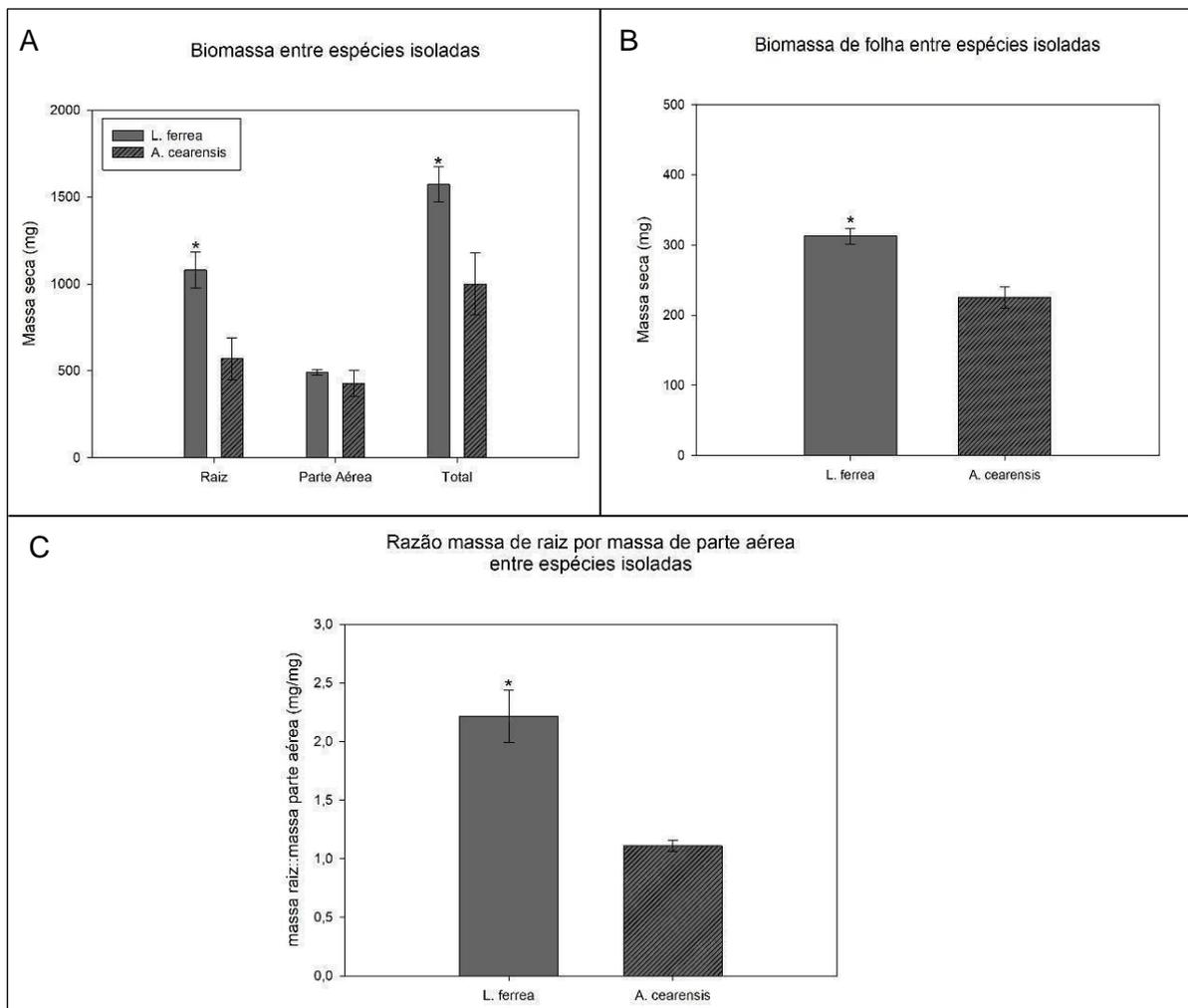


Figura 9 - Biomassa expressa em miligramas de (A) raiz, parte aérea e total; (B) folhas e (C) razão entre massa de raiz e de parte aérea (mg/mg) para as espécies *L. ferrea* e *A. cearensis* crescendo isoladamente (único indivíduo). O asterisco indica diferença significativa entre as espécies pelo Teste t com grau de significância menor do que 5%. As barras são os valores médios de cada variável (\pm erro estatístico).

A altura da parte aérea não teve diferença quando comparamos as espécies, porém o diâmetro da *A. cearensis* foi maior do que o da *L. ferrea* ($P = 0,001$; Fig. 10A e B). A razão entre altura e diâmetro do caule entre as espécies mostrou que a espécie *L. ferrea* investe mais em altura por unidade de diâmetro do que a espécie *A. cearensis* ($P=0,007$; Fig. 10C).

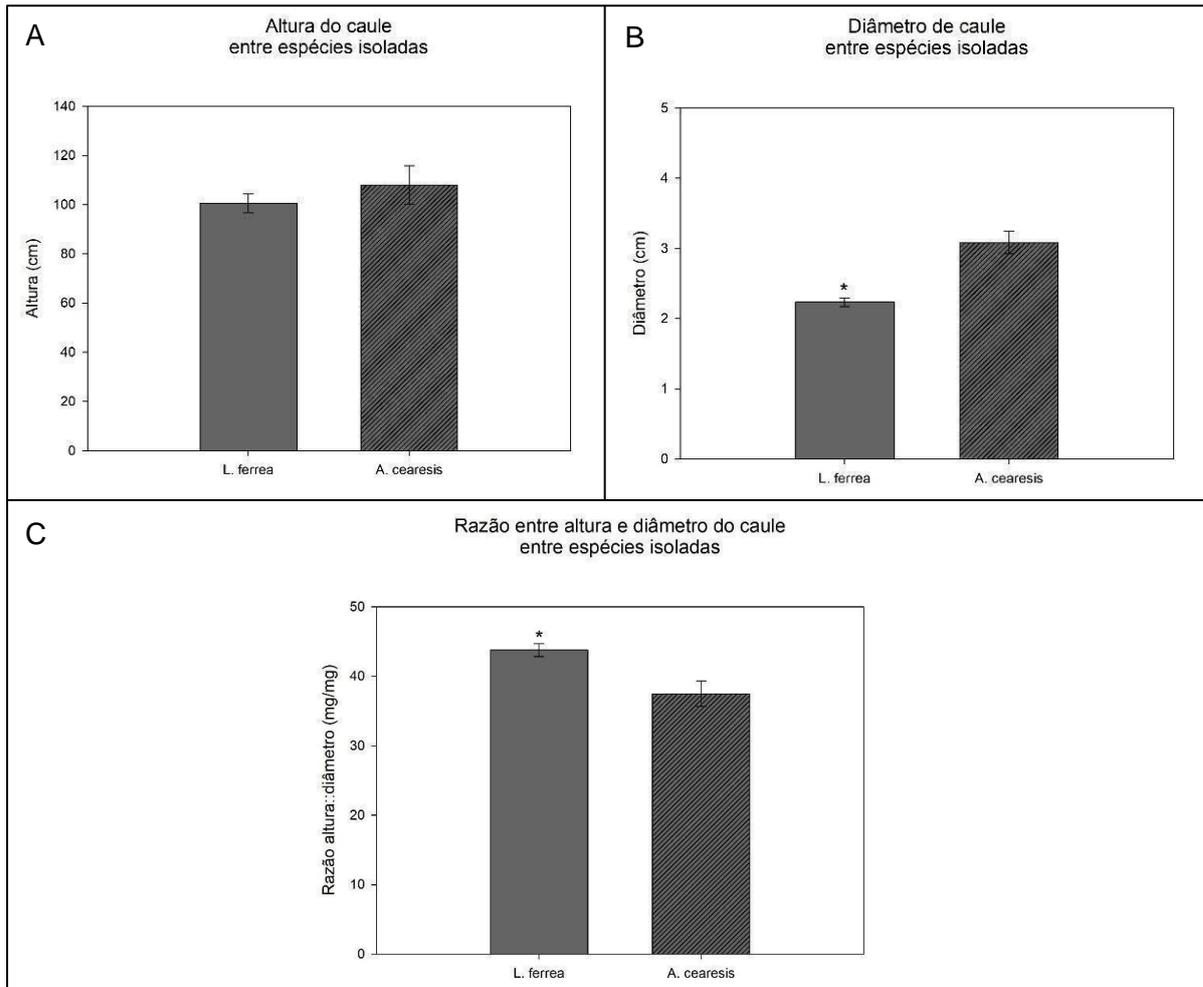


Figura 10 - Resultados expressos em centímetros para (A) altura e (B) diâmetro do caule e (C) razão entre altura e diâmetro (cm/cm) para as espécies *L. ferrea* e *A. cearensis* crescendo isoladamente (único indivíduo). O asterisco indica diferença significativa entre as espécies pelo Teste t com grau de significância menor do que 5%. As barras são os valores médios de cada variável (\pm erro estatístico).

As variáveis de raiz mostram que a espécie *L. ferrea* investe mais no sistema radicular o que a espécie *A. cearensis*, apresentando maior comprimento de raiz ($P = 0,04$) e maior razão entre comprimento e área de raiz ($P = 0,07$), além disso, uma forte tendência de maior área radicular também (Fig. 11).

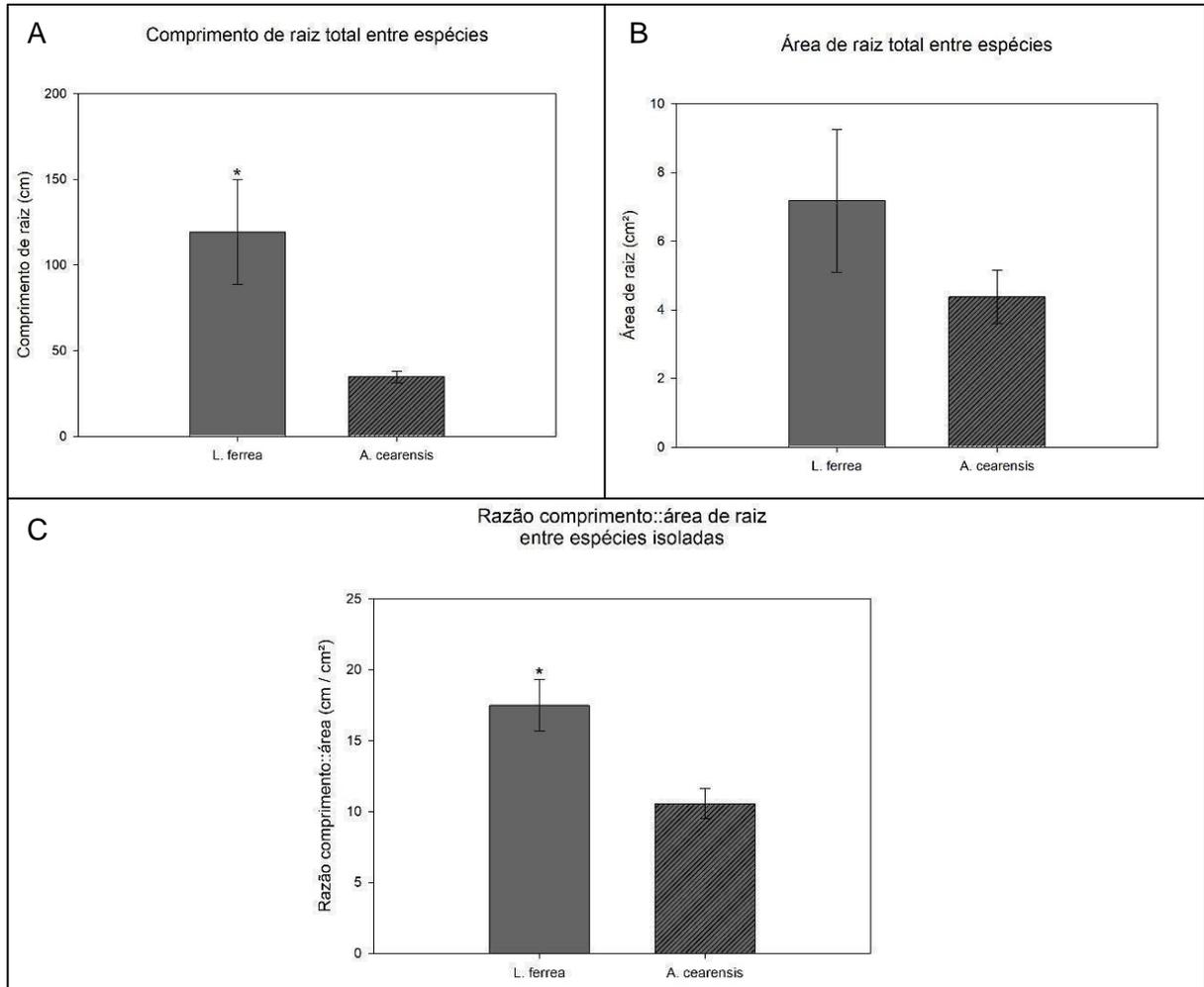


Figura 11 – Na figura podemos visualizar os valores médios de (A) comprimento total de raízes (cm); (B) a área total de raízes (cm²) e (C) a razão entre o comprimento e a área (cm/cm²) de raiz para as espécies *L. ferrea* e *A. cearensis* crescendo isoladamente (único indivíduo). O asterisco indica diferença significativa entre as espécies pelo Teste t com grau de significância menor do que 5%. As barras são os valores médios de cada variável (\pm erro estatístico).

5. DISCUSSÃO

A hipótese colocada na introdução de que espécies com maior longevidade foliar (representadas nesse estudo pela *Libidibia ferrea*) apresentarão crescimento lento e terão comportamento de tolerar a competição enquanto as de menor longevidade foliar (representadas pela *Amburana cearensis*) apresentarão rápido crescimento e terão o comportamento de enfrentar a competição, foi parcialmente corroborada.

Para facilitar a compreensão, essa discussão foi dividida em duas partes. A primeira parte discute os resultados das previsões 1 e 2, que aborda parte da hipótese e que compara os tratamentos, ou seja, a resposta das espécies de diferentes longevidades foliares à presença de um vizinho. A segunda parte discute a previsão 3, ou seja, comparação sobre o crescimento para as espécies dos dois tipos de longevidade foliar, no tratamento de plantas isoladas.

5.1. Resposta à presença de vizinhas

Os resultados que abordam a resposta à competição corroboraram em parte com a hipótese apresentada. As estratégias encontradas foram analisadas e comparadas com as estratégias descritas (*sensu* NOVOPLANSK, 2009).

Precisamos primeiramente esclarecer que, por não haver sobreposição de copas das plantas jovens ou sombreamento, consideramos que não houve limitação de radiação solar desconsiderando efeitos de uma possível competição aérea (SEMERE; FROUD-WILLIAMS, 2001), visto que o experimento tinha apenas 60 dias de duração, bem como pela disposição dos indivíduos plantados. A condição de competição por luz é evidenciada na influência do sombreamento sobre a taxa fotossintética (WELLER *et al.*, 1997; DA MATTA *et al.*, 2001). Dessa forma, as respostas que ocorreram na parte aérea consideraremos como sendo resposta de comunicação entre plantas e uma estratégia de antecipação da competição. Já para o sistema radicular, não temos como afirmar que houve efeito de competição. Consideraremos, então, respostas no sistema subterrâneo como resultantes da presença ou ausência de um vizinho.

Alterações morfológicas na parte aérea de uma planta podem ser decorrentes de mudanças na qualidade de luz refletida por caule e folhagem de vizinhas (semelhante ao que ocorre com a luz que passa por um dossel de folhas). Essa resposta ocorre para antecipar o sombreamento causado devido ao crescimento

do vizinho, ou seja, a percepção da qualidade da luz (relação entre vermelho e vermelho extremo e outros espectros luminosos) refletida funciona como um alerta precoce de que provavelmente ela enfrentará competidoras em sua vizinhança (HUTCHINGS; DE KROON, 1994; NOVOPLANSK *et al.*, 1990). Nos estudos de Calvo *et al.* (2016), encontramos subsídios para sustentar a hipótese de que as plantas possuem capacidades preditivas de condições futuras do ambiente ao seu redor, onde a percepção do vegetal é um processo ativo de assimilação e interpretação de estímulos (TREWAVAS, 2003; KARBAN, 2008, CVRČKOVÁ; ŽÁRSKÝ; MARKOŠ, 2016).

Para a espécie *L. ferrea* (maior longevidade foliar ou decídua tardia) foi previsto que ela tivesse o comportamento de tolerar a competição. Esse comportamento tem como característica a ausência de resposta na presença do vizinho, isto é, biomassa, altura e outras variáveis radiculares sem alteração perante a presença do vizinho. Esse comportamento foi verificado pelos resultados de parte aérea os quais mostram que os indivíduos que estavam na presença do vizinho não modificaram o investimento em parte aérea quando comparados com os indivíduos crescendo isolados, porém o mesmo comportamento não é observado para o sistema radicular.

Os indivíduos de *L. ferrea* que cresceram na presença de um vizinho passaram a investir mais em raiz do que os indivíduos que cresceram isolados, como forma de ter capacidade de competir por água e outros recursos do solo. Resultados similares foram encontrados em outras espécies como ervas daninhas (*Tridax procumbens*) e soja (*Glycine max*) onde a alocação inicial de biomassa foi destinada para a composição do sistema radicular (MAINA; BROWN; GERSANI, 2002; VIVIAN *et al.*, 2013) e esse tipo de comportamento pode ser considerado como alocação diferenciada de recursos, principalmente nos estágios iniciais, como parâmetros que definem as habilidades competitivas daquela espécie (VIEIRA; OLIVEIRA; LAURA, 2008).

Houve na espécie *L. ferrea* características da metaplasticidade, onde encontramos diferentes respostas de um mesmo indivíduo em órgãos distintos. Dessa forma, questionamos a classificação do indivíduo dessa espécie como um todo apenas em uma estratégia comportamental, uma vez que ela apresentou mais de um comportamento. Classificar um indivíduo como um todo em apenas uma das estratégias de comportamento pode ser insuficiente para descrever com plenitude

suas estratégias de crescimento, uma vez que a planta pode responder de forma peculiar em seus diversos órgãos.

Para a espécie *A. cearensis*, (menor longevidade foliar, decídua precoce) foi previsto que apresentaria o comportamento de enfrentar a competição, com respostas de aumento de investimento em biomassa e crescimento na presença de vizinho. Nesse caso, a hipótese foi corroborada pois a espécie apresentou aumento tanto de investimento em parte aérea como de investimento em sistema radicular na presença do vizinho. Como já foi discutido, a alocação de biomassa pode variar bastante dependendo da espécie e de suas habilidades competitivas. Raventós e Silva (1995) realizaram um experimento com duas espécies de gramíneas de savana arborizada na Venezuela, *Andropogon semiberbis* e *Trachypogon plumosus*, e encontrou diminuição do crescimento das espécies vegetais na presença de vizinhos específicos. É notável que uma forte competição entre espécies próximas resulte na diminuição do crescimento da menos hábil na luta competitiva (GERSANI *et al.*, 2001). Porém, o que encontramos nesses resultados de *A. cearensis* foram evidências de indivíduos aumentando suas capacidades competitivas (na forma de investimento em biomassa) para a enfrentar plantas vizinhas. Esse incremento de biomassa já foi observado em diversos estudos (DUDLEY; FILE, 2007; SEMCHENKO; SAAR; LEPIK, 2014) onde a biomassa foi maior quando em interações com vizinhas. A resposta de reconhecimento da presença e ainda a identificação de espécies coexistentes na vizinhança do organismo permite a antecipação da competição, com a identificação da natureza de seus competidores antes que ocorra a intensificação da competição com esgotamento de recursos (BHATT; KHANDELWAL; DUDLEY, 2011).

5.2. Comparação entre espécies

Agora, vamos discutir sobre as diferenças comportamentais entre as duas espécies estudadas. Além de observarmos a resposta das espécies de diferentes tipos de longevidade foliar à presença de um vizinho, nesse trabalho comparamos as espécies entre si, e tínhamos como previsão de que a espécie decídua tardia apresentaria menores valores de variáveis de alocação de biomassa e crescimento aéreo e subterrâneo quando comparadas à espécie decídua precoce. Assim sendo, a espécie *L. ferrea* (decídua tardia) apresentaria menores valores de biomassa do que a espécie *A. cearensis* (decídua precoce). Os valores de biomassa encontrados rejeitam dessa previsão, pois a *L. ferrea* apresentou consistentemente maiores

valores de biomassa que *A. cearensis*. Num estudo em casa de vegetação, Guimarães (2019) também encontrou maiores valores de crescimento para *L. ferrea* do que para *A. cearensis*.

As espécies *L. ferrea* e *A. cearensis* apresentam diferentes níveis de longevidade foliar (DE OLIVEIRA *et al.*, 2015; DE SOUZA *et al.*, 2015). Diversos estudos mostram a ocorrência simultânea de espécies com diferentes fenologias foliares em florestas sazonais secas com distintas estratégias de sobrevivência entre evitar ou tolerar a forte crise hídrica do período seco, alterando sua fisiologia e morfologia, o que pode ser percebido nas diferenças de taxas fotossintéticas e respiratórias, de arquitetura das folhas, de longevidade foliar, de densidade da madeira, entre outros traços vegetais (EAMUS, 1999; MEDIAVILLA; ESCUDERO, 2003; FU *et al.*, 2012; MÉNDEZ-ALONZO *et al.*, 2013; PEGUERO-PINA, 2016). Vale ressaltar que estamos lidando com espécies da Caatinga que podem ser encontradas na região Nordeste do Brasil, que também é uma vegetação arbustivo-arbórea com forte sazonalidade hídrica, onde o período chuvoso é irregular e concentrado principalmente em três ou quatro meses consecutivos, podendo apresentar secas fortes e frequentes (KROL *et al.*, 2001; CHIANG; KOUTAVAS, 2004; PELECH *et al.*, 2019).

Dessa forma, podemos perceber o quanto a estratégia de sobrevivência à seca se mostra um fator muito importante a ser considerado ao longo do crescimento e estabelecimento dessas espécies. Enquanto a *L. ferrea* está investindo sua alocação de biomassa em expansão radicular, a *A. cearensis* está alocando em estruturas de armazenamento (como estruturas do caule) mais robustas. A maior quantidade de biomassa alocada para o sistema radicular pode ser considerada estratégia para a produção de raízes mais profundas como forma de resistência a futuros estresses hídricos na estação seca. Experimentos com diversos genótipos de feijão (DO VALE *et al.*, 2012) atribuíram a maior capacidade de expansão radicular na busca por água em camadas mais profundas do solo à maior resistência aos efeitos das condições de escassez de água. Em *Pinnus pinnaster* foi encontrada maior produção em biomassa de raízes em locais secos do que em locais úmidos (BAKKER; AUGUSTO; ACHAT, 2006). Diferenças sazonais na produção de raízes de *Cryptomeria japonica* foram associadas ao poder de absorção durante o verão onde a maior produção de raízes confere maior capacidade de absorção (KONÔPKA *et al.*, 2006). Mecanismos de desenvolvimento do sistema radicular são associados à sua capacidade de tolerar o

estresse hídrico em maior ou menor intensidade, onde o maior desenvolvimento pode conferir maior resistência e tolerância à seca (SUBBARAO *et al.*, 1995; CORREIA; NOGUEIRA, 2004; ACOSTA-DÍAZ *et al.*, 2007).

Já a espécie *A. cearensis*, apresentou uma estratégia de investimento em diâmetro, característico de espécies que fazem armazenamento de reservas em seus órgãos. A redução da disponibilidade hídrica pode afetar negativamente as dimensões e até mesmo o arranjo dos elementos caulinares (CARLQUIST, 1988; ALVES; ANGYALLOSS-ALFONSO, 2000; MELO *et al.*, 2007). Assim, podemos ver o quanto a planta vai depender de sua desenvoltura durante o período de maior disponibilidade hídrica para sobreviver ao período seco, onde o déficit hídrico poderá comprometer o crescimento dessas estruturas (como caules e raízes de armazenamento).

Ou seja, ambas as espécies estão investindo sua biomassa em diferentes estratégias para sobrevivência durante o período seco. Logo, a análise apenas de um fator que é a longevidade foliar pode não ser muito decisivo sobre quais estratégias comportamentais propostas por Novoplansky (2009) estão sendo adotadas pelas espécies. Quando definimos se a estratégia comportamental de uma planta será de evitar (reduzir os efeitos negativos da vizinha), enfrentar (aumentar sua capacidade competitiva, aumentando seus efeitos negativos sobre a vizinha) ou tolerar (suspender o crescimento ou desenvolvimento até que os efeitos negativos da vizinha sejam superáveis) a competição, vemos como de forte importância considerar ainda as estratégias de sobrevivência ao período seco, que vão além do aumento de biomassa.

6. CONCLUSÕES

Analisando o resultado das respostas ao vizinho e do crescimento diferencial entre as espécies levantamos o questionamento sobre os termos e as categorias utilizadas para descrever as estratégias comportamentais abordadas neste estudo das espécies quando estão crescendo em conjunto com outra espécie vizinha. A espécie *A. cearensis*, partindo dos nossos resultados, apresentou características do comportamento de enfrentar a competição.

Por outro lado, quando observamos a espécie *L. ferrea*, percebemos que a terminologia de “tolerante” parece não se aplicar muito bem. O investimento no crescimento da parte aérea, principalmente em folhas, e as características de raiz, como comprimento radicular e área de raiz, mostram que esta é uma espécie com grande potencial competitivo. Apresentando ainda diferentes respostas acima e abaixo do solo, sendo melhor classificada como metaplástica.

A espécie *A. cearensis* mostrou-se mais sensível quanto à percepção da existência de um vizinho, característica que pode ser atribuída à própria longevidade foliar. *A. cearensis* apresenta uma menor janela de tempo de folhagem quando comparada com *L. ferrea*. Dessa forma, *A. cearensis* precisa ter maior responsividade na sua alocação de biomassa como estratégia de sobrevivência, precisando ter maior “inteligência comportamental” nessa alocação, enquanto *L. ferrea* dispõe de mais tempo e pode ter uma resposta indiscriminada nessa fase inicial do crescimento.

REFERÊNCIAS

- ABRAHAM, W. C.; BEAR, M. F. Metaplasticity: the plasticity of synaptic plasticity. **Trends in Neurosciences**, v. 19, n. 4, p. 126–130, abr. 1996.
- ACKERLY, D. D. Functional Strategies of Chaparral Shrubs in Relation To. **Ecological Monographs**, v. 74, n. 1, p. 25–44, 2004.
- ACOSTA-DÍAZ, E. *et al.* Biomasa y rendimiento de frijol tipo flor de junio bajo riego y sequía. **Agricultura Técnica en México**, v. 33, n. 2, p. 153–162, 2007.
- AGUIAR, M. J. N. *et al.* Dados climatológicos: Estação de Pentecoste, 2001. **Embrapa Agroindústria Tropical-Documentos (INFOTECA-E)**, 2002.
- ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological Trends in the Wood Anatomy of Some. **IAWA Journal**, v. 21, n. 1, p. 3–30, 2002.
- ARBER, A. **The natural philosophy of plant form**. Cambridge University Press, 1970.
- BAIS, H. P. Shedding light on kin recognition response in plants. **New Phytologist**, v. 205, n. 1, p. 4-6, 2015.
- BAKKER, M. R.; AUGUSTO, L.; ACHAT, D. L. Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. **Plant and Soil**, v. 286, n. 1–2, p. 37–51, 2006.
- BALDWIN, I. T.; SCHULTZ, J. C. Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: Evidence for communication between plants. **Science**, v. 221, n. 4607, p. 277–279, 1983.
- BALLARÉ, C. L.; SCOPEL, A. L.; SÁNCHEZ, R. A. Far-red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. **Science (New York, N.Y.)**, v. 247, n. 4940, p. 329–332, 1990.
- BALLARÉ, C. L.; SCOPEL, A. L.; SÁNCHEZ, R. A. Foraging for light: Photosensory ecology and agricultural implications. **Plant, Cell and Environment**, v. 20, n. 6, p. 820–825, 1997.
- BHATT, M. V.; KHANDELWAL, A.; DUDLEY, S. A. Kin recognition, not competitive interactions, predicts root allocation in young *Cakile edentula* seedling pairs. **New Phytologist**, v. 189, n. 4, p. 1135–1142, 2011.
- BÖHM, W. 1979. **Methods of studying root systems**. Springer-Verlag, Berlin.
- BRASIL. Ministério da Integração Nacional, **PORTARIA N° 89 DE 16 DE MARÇO DE 2005**. Brasília: Diário Oficial, 17 de março de 2005, Sessão 1, p. 21. 2005.

BRENNER, E. D. *et al.* Plant neurobiology: an integrated view of plant signaling. **Trends in Plant Science**, v. 11, n. 8, p. 413–419, 2006.

CALDWELL, M. M.; MANWARING, J. H.; DURHAM, S. L. Species interactions at the level of fine roots in the field: Influence of soil nutrient heterogeneity and plant size. **Oecologia**, v. 106, n. 4, p. 440–447, 1996.

CALLAWAY, R. M.; MAHALL, B. E. Plant ecology: Family roots. **Nature**, v. 448, n. 7150, p. 145–147, 11 jul. 2007.

CALVO, P.; BALUŠKA, F.; SIMS, A. “Feature detection” vs. “predictive coding” models of plant behavior. **Frontiers in Psychology**, v. 7, n. OCT, p. 1–11, 2016.

CARLQUIST, S. **Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledons wood**. Springer Verlag, Berlin. 1988.

CASAL, J. J. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. **Annual Review of Plant Biology**, v. 64, n. January, p. 403–427, 2013.

CEARÁ, GOVERNO DO ESTADO. Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará. 2016. **Perfil Básico Municipal. Pentecoste**. 2016

CHIANG, J. C. H.; KOUTAVAS, A. Tropical flip-flop connections. **Nature**, v. 432, n. 7018, p. 684–685, 2004.

COLLINGS, D. A.; WHITE, R. G.; OVERALL, R. L. Ionic current changes associated with the gravity-induced bending response in roots of *Zea mays* L. **Plant Physiology**, v. 100, n. 3, p. 1417–1426, 1992.

CORREIA, K. G.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Avaliação do crescimento do amendoim (*Arachis hypogaea* L.) submetido a déficit hídrico. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 4, n. 2, 2004.

CVRČKOVÁ, F.; ŽÁRSKÝ, V.; MARKOŠ, A. Plant studies may lead us to rethink the concept of behavior. **Frontiers in Psychology**, v. 7, n. APR, p. 10–13, 2016.

DA MATTA, F. M. *et al.* Actual and potential photosynthetic rates of tropical crop species. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 13, n. 1, p. 24–32, 2001.

DAMGAARD, C.; FAYOLLE, A. Measuring the importance of competition: A new formulation of the problem. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 1, p. 1–6, 2010.

DANTAS, J. M. *et al.* Quebra de dormência em sementes de *Libidibia ferrea* Martius. v. 3, p. 683–689, 2015.

DARWIN, C.R. **The power of movement in plants**. London: John Murray. 1880.

DE OLIVEIRA, C. C. *et al.* Functional groups of woody species in semi-arid regions at low latitudes. **Austral Ecology**, v. 40, n. 1, p. 40–49, fev. 2015.

- DE SOUZA, B. C. *et al.* Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguesia**, v. 66, n. 1, p. 21–32, 2015.
- DE KROON, H.; MOMMER, L. Root foraging theory put to the test. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 3, p. 113–116, mar. 2006.
- DÍAZ, S. *et al.* The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167–171, 2016.
- DO VALE, N. M. *et al.* Avaliação para tolerância ao estresse hídrico em feijão. **Biotemas**, v. 25, n. 3, p. 135–144, 2012.
- DUDLEY, S. A.; FILE, A. L. Kin recognition in an annual plant. **Biology Letters**, v. 3, n. 4, p. 435–438, 2007
- EAMUS, D. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 14, n. 1, p. 11–16, 1999.
- FLORES, R. *et al.* Detection of viroid and viroid-like RNAs from grapevine. **Journal of General Virology**, v. 66, n. 10, p. 2095–2102, 1985.
- FU, P. L. *et al.* Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of Botany**, v. 110, n. 1, p. 189–199, 2012.
- GERSANI, M. *et al.* Tragedy of the commons as a result of root competition. **Journal of Ecology**, v. 89, n. 4, p. 660–669, ago. 2001.
- GIBSON, D. J. *et al.* Designs for greenhouse studies of interactions between plants. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 1, p. 1–16, 23 jan. 1999.
- GUIMARÃES, L. L. **O papel da diversidade funcional sobre a produtividade e interações em espécies de plantas arbóreas da caatinga**. 2019. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais). Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2019.
- GRUNTMAN, M.; NOVOPLANSKY, A. From The Cover: Physiologically mediated self/non-self discrimination in roots. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 11, p. 3863–3867, 2004.
- HAMMER, G. *et al.* Models for navigating biological complexity in breeding improved crop plants. **Trends in Plant Science**, v. 11, n. 12, p. 587–593, dez. 2006.
- HENRY, H. A. L.; AARSSSEN, L. W. Inter- and intraspecific relationships between shade tolerance and shade avoidance in temperate trees. **Oikos**, v. 93, n. 3, p. 477–487, jun. 2001.

- HUTCHINGS, M. J.; DE KROON, H. Foraging in Plants: The Role of Morphological Plasticity in Resource Acquisition. **Advances in Ecological Research**, v. 25, n. C, p. 159–238, 1994.
- KARBAN, R. Plant behaviour and communication. **Ecology Letters**, v. 11, n. 7, p. 727–739, 2008.
- KIKUZAWA, K. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. **American Naturalist**, v. 138, n. 5, p. 1250–1263, 1991.
- KONÔPKA, B. *et al.* Fine root dynamics in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation throughout the growing season. **Forest Ecology and Management**, v. 225, n. 1–3, p. 278–286, 2006.
- KROL, M. S. *et al.* The semi-arid integrated model (SIM), a regional integrated model assessing water availability, vulnerability of ecosystems and society in NE-Brazil. **Physics and Chemistry of the Earth, Part B: Hydrology, Oceans and Atmosphere**, v. 26, n. 7–8, p. 529–533, 2001.
- LAMARI, L. Image analysis software for plant disease quantification. **American Phytopathology**, 2002.
- LOUREIRO, M. B. *et al.* Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de sementes e plântulas de *Amburana cearensis* (FR. ALL.) A.C. Smith (leguminosae - papilionoideae. **Revista Arvore**, v. 37, n. 4, p. 679–689, 2013.
- MAINA, G. G.; BROWN, J. S.; GERSANI, M. Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: Avoidance, resource matching or tragedy of the commons. **Plant Ecology**, v. 160, n. 2, p. 235–247, 2002.
- MASI, E. *et al.* Spatiotemporal dynamics of the electrical network activity in the root apex. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 106, n. 10, p. 4048–4053, 2009.
- MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A. Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: A comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. **Tree Physiology**, v. 23, n. 14, p. 987–996, 2003.
- MEINERS, S. J. Functional correlates of allelopathic potential in a successional plant community. **Plant Ecology**, v. 215, n. 6, p. 661–672, 2014.
- MELO, H. C. *et al.* Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. **Hoehnea**, v. 34, n. 2, p. 145–153, 2007.
- MÉNDEZ-ALONZO, R. *et al.* Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. **Trees - Structure and Function**, v. 27, n. 3, p. 745–754, 2013.

- METLEN, K. L.; ASCHEHOUG, E. T.; CALLAWAY, R. M. Plant behavioural ecology: Dynamic plasticity in secondary metabolites. **Plant, Cell and Environment**, v. 32, n. 6, p. 641–653, 2009.
- MORALES-PAYAN, J. P. *et al.* Above- and belowground interference of purple and yellow nutsedge (*Cyperus* spp.) with tomato. **Weed Science**, v. 51, n. 2, p. 181–185, 2003.
- NOVOPLANSKY, A. Developmental plasticity in plants: implications of non-cognitive behavior. **Evolutionary Ecology**, v. 16, n. 3, p. 177–188, maio 2002.
- NOVOPLANSKY, A.; COHEN, D.; SACHS, T. Responses of an Annual Plant to Temporal Changes in Light Environment: An Interplay between Plasticity and Determination. **Oikos**, v. 69, n. 3, p. 437, abr. 1994.
- NOVOPLANSKY, A.; COHEN, D.; SACHS, T. How portulaca seedlings avoid their neighbours. **Oecologia**, v. 82, n. 4, p. 490–493, 1990.
- OLIVEIRA, P. A. N. **Neurobiologia vegetal como diretriz na análise dos aspectos comportamentais em raízes de *Zea mays* e *Phaseolus vulgaris***. 2013. 52f. Monografia (Graduação em Bacharelado em Ciências Biológicas). Faculdade Frassinetti do Recife. Recife. 2013.
- PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 11, n. 5, p. 1633–1644, 11 out. 2007.
- PEGUERO-PINA, J. J. *et al.* Leaf morphological and physiological adaptations of a deciduous oak (*Quercus faginea* Lam.) to the Mediterranean climate: A comparison with a closely related temperate species (*Quercus robur* L.). **Tree Physiology**, v. 36, n. 3, p. 287–299, 2016.
- PELECH, A. S. *et al.* Compartimentos de Relevo, Tipos de Solos, Regiões Fitoecológicas e Outras Áreas. Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 179p. **Rio de Janeiro: IBGE**, 2019.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 3, p. 167–234, 2013.
- POORTER, L.; BONGERS, L.; BONGERS, F. Architecture of 54 moist-forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology**, v. 87, n. 5, p. 1289–1301, 2006.
- RAVENTÓS, J.; SILVA, J. F. Competition effects and responses to variable numbers of neighbours in two tropical savanna grasses in Venezuela. **Journal of Tropical Ecology**, v. 11, n. 1, p. 39–52, 1995.
- REICH, P. B. *et al.* The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. SUPPL. 3, 2003.

SÁNCHEZ-CALDERÓN, L. *et al.* Phosphate starvation induces a determinate developmental program in the roots of *Arabidopsis thaliana*. **Plant and Cell Physiology**, v. 46, n. 1, p. 174–184, 2005.

SEMCHENKO, M.; SAAR, S.; LEPIK, A. Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes. **New Phytologist**, v. 204, n. 3, p. 631–637, 2014.

SEMERE, T.; FROUD-WILLIAMS, R. J. The effect of pea cultivar and water stress on root and shoot competition between vegetative plants of maize and pea. **Journal of Applied Ecology**, v. 38, n. 1, p. 137–145, 2001.

SILVERTOWN, J.; GORDON, D. M. A framework for plant behavior. **Annual review of ecology and systematics**. Vol. 20, v. 349, n. 13, p. 349–366, 1989.

STRUİK, P. C.; YIN, X.; MEINKE, H. Plant neurobiology and green plant intelligence: science, metaphors and nonsense. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 88, n. 3, p. 363–370, fev. 2008.

SUBBARAO, G. V. *et al.* Strategies For Improving Drought Resistance In Grain Legumes. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 14, n. 6, p. 469–523, 1995.

SUDING, K. N. *et al.* Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. **Global Change Biology**, v. 14, n. 5, p. 1125–1140, 2008.

TREWAVAS, A. Aspects of Plant Intelligence. **Annals of Botany**, v. 92, n. 1, p. 1–20, 9 maio 2003.

TREWAVAS, A. Green plants as intelligent organisms. **Trends in Plant Science**, v. 10, n. 9, p. 413–419, set. 2005.

TREWAVAS, A. What is plant behaviour? **Plant, Cell and Environment**, v. 32, n. 6, p. 606–616, 2009.

VIEIRA, E. A.; OLIVEIRA, A. M. R.; LAURA, V. A. Alocação de biomassa em plântulas do jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa* Mart.) submetidas à competição. **SIMPÓSIO NACIONAL CERRADO**, v. 9, 2008.

VIOLLE, C. *et al.* Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007.

VIVIAN, R. *et al.* Growth analysis of coatbutton in competition with soybean under water deficit. **Planta Daninha**, v. 31, n. 3, p. 599–610, 2013.

WELCH, B. L. The generalization of ‘student’s’ problem when several different population variances are involved. **Biometrika**, v. 34, n. 1–2, p. 28–35, 1947.

ZANDAVALLI, R. B. **Importância da competição durante o estabelecimento e crescimento inicial da *Araucária angustifolia***. 2006. 167f. Tese (Doutorado em Botânica). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006.