



UFC

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

MATEUS DE OLIVEIRA SILVA

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA DE *Calotropis procera* (Aiton) W.T.Aiton (Gentianales:
Apocynaceae) COMO RESPOSTA A ESTRESSE E COMPETIÇÃO**

FORTALEZA

2023

MATEUS DE OLIVEIRA SILVA

PLASTICIDADE FENOTÍPICA DE *Calotropis procera* (Aiton) W.T.Aiton (Gentianales:
Apocynaceae) COMO RESPOSTA A ESTRESSE E COMPETIÇÃO

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao curso de Ciências Biológicas do Centro de Ciências da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do grau de bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Rafael Carvalho da Costa.

FORTALEZA

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S581p Silva, Mateus de Oliveira.
Plasticidade fenotípica de *Calotropis procera* (Aiton) W.T.Aiton (Gentianales: Apocynaceae) como resposta a estresse e competição / Mateus de Oliveira Silva. – 2023.
27 f. : il. color.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Curso de Ciências Biológicas, Fortaleza, 2023.
Orientação: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.

1. Espécies invasoras. 2. Plasticidade fenotípica. 3. Estresse nutricional. 4. Estresse do vento. 5. Competição. I. Título.

CDD 570

MATEUS DE OLIVEIRA SILVA

PLASTICIDADE FENOTÍPICA DE *Calotropis procera* (Aiton) W.T.Aiton (Gentianales:
Apocynaceae) COMO RESPOSTA A ESTRESSE E COMPETIÇÃO

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao curso de Ciências Biológicas do Centro de Ciências da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do grau de bacharel em Ciências Biológicas.

Aprovado em 11/07/2023

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa (Orientador)
Universidade Federal do Ceará

Prof. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli
Universidade Federal do Ceará

Dr. José Roberto Vieira Aragão
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal do
Ceará

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa, pela dedicação exemplar durante toda a orientação.

Aos membros da banca, Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli e Dr. José Roberto Vieira Aragão pela disponibilidade e pelas excelentes contribuições ao trabalho.

Ao grande amigo Lucas Herbert Carlos Rodrigues por toda a ajuda.

À minha mãe, Suely Andrade de Oliveira, por me apoiar incondicionalmente durante toda a caminhada acadêmica.

RESUMO

A plasticidade fenotípica de espécies invasoras é apontada como fator que contribui para o sucesso de invasão em diferentes habitats sob condições favoráveis ou não. A plasticidade da arquitetura e de traços foliares em resposta às condições de estresse, sobretudo da altura, número de folhas, tamanho foliar e massa seca; é característica tida como importante para explicar, em parte, o porquê dessas espécies obterem sucesso, pois são características que podem lhes conferir vantagens competitivas sobre as espécies nativas. Dessa forma, o estudo buscou compreender como uma espécie exótica presente no estado do Ceará responde aos estresses nutricionais, de vento e à competição em duas feições de relevo com condições edáficas, anemônicas e competitivas distintas. Partimos da hipótese de que plantas sob estresse do vento e nutricional teriam menor altura, folhas menores, mais resistentes e menos numerosas, e teriam menor proporção de caules vivos em comparação com as que estivessem sob menos estresse, porém, sob maior competição. Foram realizadas coletas de dados alométricos (altura, diâmetro e número de folhas) e de folhas em populações ou núcleos de invasões distintos para posterior análise laboratorial de traços foliares (área foliar, área foliar específica e conteúdo de matéria seca foliar) e estatística. Os resultados corroboraram o esperado para parte dos traços foliares, mas demonstraram pouco investimento bruto das plantas sob estresse nutricional e do vento, o que sugere uma limitação nutricional para investir em folhas mais robustas. Os dados de altura em função do diâmetro também foram de acordo com o esperado, mas a proporção de número de caules vivos foi inversa à hipótese, o que pode ser explicado por maior investimento em crescimento rápido para lidar com a competição em detrimento de robustez dos ramos. Por fim, o número de folhas foi menor em áreas mais competitivas, mas isso pode ser explicado, em parte, pela redução de carga nos ramos mais longos e frágeis e pelas folhas maiores que compensariam a redução fotossintética. Portanto, os fatores de estresse e competição causaram respostas plásticas em parâmetros alométricos e em traços foliares, e isso pode estar relacionado ao seu sucesso em invadir diferentes habitats. Contudo, estudos complementares avaliando o *fitness* associado à plasticidade observada são necessários para ter mais segurança nesta afirmação.

Palavras-chave: espécies invasoras; plasticidade fenotípica; *Calotropis procera*; estresse nutricional, estresse do vento; competição.

ABSTRACT

The phenotypic plasticity of invasive species is considered as a contributing factor to their successful invasion in different habitats, whether under favorable or unfavorable conditions. The plasticity of architecture and leaf traits in response to stress conditions, especially regarding height, number of leaves, leaf size, and dry mass, is an important characteristic that can partly explain why these species achieve success, as these traits can confer competitive advantages over native species. Thus, this study aimed to understand how an exotic species present in the state of Ceará responds to nutritional and wind stress, as well as competition, in two different relief features with presumed distinct soil, wind, and competitive conditions. We hypothesized that plants under wind and nutritional stress would have shorter height, smaller and more resistant leaves, a smaller number of leaves, and a lower proportion of live stems compared to those under less stress but more competition. Allometric (height, diameter and number of leaves) and leaves were collected from populations or invasion cores for subsequent laboratory analysis of leaf traits (leaf area, specific leaf area and leaf dry matter content) and statistical analysis. The results confirmed the expected patterns for some leaf traits but showed little overall investment by plants under nutritional and wind stress, suggesting a nutritional limitation for investing in more robust leaves. The relationship between height and diameter was consistent with expectations, but the proportion of live stem numbers was contrary to the hypothesis, which can be explained by a greater investment in rapid growth to cope with competition at the expense of branch robustness. Finally, the number of leaves was lower in more competitive areas, but this can be partly explained by the reduced load on longer and fragile branches and larger leaves compensating for reduced photosynthesis. Therefore, the stress and competition factors caused plastic responses in allometric parameters and leaf traits, which may be related to their success in invading different habitats. However, additional studies evaluating fitness associated with observed plasticity are necessary to provide more certainty to this assertion.

Keywords: invasive species; phenotypic plasticity; *Calotropis procera*; nutritional stress; wind stress; competition.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	9
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	11
2.1 Espécie estudada.....	11
2.2 Local de estudo.....	11
2.3 Delineamento e coleta de dados.....	13
2.4 Análise de dados.....	14
3 RESULTADOS.....	15
3.1 Plasticidade dos traços foliares.....	15
3.2 Plasticidade da altura.....	17
3.3 Plasticidade do número de folhas.....	19
4 DISCUSSÃO.....	21
4.1 Plasticidade dos traços foliares.....	21
4.2 Plasticidade da altura.....	22
4.3 Plasticidade do número de folhas.....	23
4.4 Significado da plasticidade observada no sucesso de invasão.....	24
5 CONCLUSÃO.....	25
REFERÊNCIAS.....	26

1 INTRODUÇÃO

A plasticidade fenotípica de espécies invasoras é apontada como fator importante para determinar o sucesso dessas espécies em invadir diferentes habitats (RICHARDS *et al.*, 2006; FUNK, 2008). Dessa forma, essa característica tornaria maior a amplitude de habitats passíveis de serem invadidos por esses organismos (BAKER *et al.*, 1965; CALLAWAY; PENNINGS; RICHARDS, 2003; REJMÁNEK; RICHARDSON; PYŠEK, 2013). A altura do organismo (PYSEK; RICHARDSON, 2007) e os traços foliares (NIINEMETS; VALLADARES; CEULEMANS, 2003) apresentam plasticidade fenotípica relevante, que explica parte do sucesso do estabelecimento de espécies invasoras, pois, como foi posto em Funk *et al.* (2008), traços foliares e mudanças na arquitetura de plantas podem apontar para um melhor desempenho e aptidão de invasoras.

O estresse nutricional em plantas gera respostas plásticas em traços foliares, seja por meio de realocação de biomassa das folhas para raízes e caule (POORTER *et al.*, 2012) ou ainda por insuficiência de componentes estruturais do órgão (GIVNISH, 1987; POORTER *et al.*, 2009). Características arquiteturais também apresentam respostas plásticas ao estresse, pois as plantas precisam investir variavelmente em função da obtenção dos nutrientes quando estão em maior escassez (BLOOM; CHAPIN; MOONEY, 1995). Um exemplo disto é a redução de crescimento caulinar em função de crescimento do sistema radicular (BLOOM; CHAPIN; MOONEY, 1995).

Plantas submetidas a estresse por vento investem biomassa no sistema radicular em detrimento de altura e área foliar, que reduzem com o aumento dos ventos (NIKLAS, 1998). Nesse aspecto, estudos demonstram que essas respostas plásticas são observadas comumente em diferentes táxons sob condições de estresse semelhantes (TAMASI *et al.*, 2005; GARCÍA-VERDUGO, 2011). A arquitetura das plantas possui um papel fundamental em minimizar os danos mecânicos causados pelo vento (NIKLAS, 1998). Neste sentido, pequenas alterações geométricas na estrutura das plantas podem estabilizar o atrito provocado pelo vento e atenuar seus efeitos negativos (SELLIER; FOURCAUD, 2009).

Ainda sob modificações estruturais para lidar com as condições impostas pelo meio (BLOOM; CHAPIN; MOONEY, 1995; NIKLAS, 1998), a competição também é um indutor de mudanças plásticas em plantas (BEAUDET; MESSIER, 1998). Nesse sentido, alguns táxons podem realizar alterações nas características foliares quando estão sob sombreamento,

a fim de obter um recurso em escassez por competição (COBLE; CAVALERI, 2015). Plantas sob competição por luz também apresentam alterações na arquitetura. Ainda sob a óptica de investimento em função do nutriente limitante (BLOOM; CHAPIN; MOONEY, 1995), plantas com restrição de carbono devido ao bloqueio de luz solar necessária para realizar fotossíntese tendem a investir principalmente em crescimento vertical (WEINER, 1996) e número de folhas (FRECKLETON; WATKINSON, 2001; MORRIS; WALCK; HIDAYATI, 2002; IPONGA; MILTON; RICHARDSON, 2008).

Diferenças na plasticidade de características arquiteturais das plantas demonstram estratégias diferentes para contornar estresses no ambiente, revelando que alguns organismos podem optar por tomar riscos e investir em certas características para obter um *fitness* mínimo necessário (SHEMESH; NOVOPLANSKY, 2013). Diferentes arquiteturas estão associadas com estratégias distintas para obtenção de recursos (POORTER *et al.*, 2003; POORTER; BONGERS; BONGERS, 2006; ABE; YAMADA, 2008; DA COSTA *et al.*, 2020) e, portanto, compreender a plasticidade de uma espécie invasora nesse aspecto pode ajudar a explicar o seu sucesso em se estabelecer em uma comunidade (PYSEK; RICHARDSON, 2007; FUNK, 2008). A assimetria na competição por um recurso também é um fator importante para compreender por que a plasticidade fenotípica pode contribuir para que organismos invasores consigam sobrepujar outros nessas relações ecológicas (CONNOLLY; WAYNE 1996; FRECKLETON; WATKINSON, 2001; IPONGA; MILTON; RICHARDSON, 2008).

Neste estudo, objetivamos contribuir para a compreensão da importância da plasticidade de arquitetura e traços foliares para o sucesso de invasão. Assim, buscamos responder se existe plasticidade fenotípica para a espécie invasora *Calotropis procera* (Aiton) W.T.Aiton (Gentianales: Apocynaceae) em áreas de invasão com diferentes níveis de estresse nutricional, por vento e competição e se há relevância da plasticidade observada para explicar o sucesso da espécie em invadir diferentes habitats. Para tanto, realizamos coleta de dados *in situ* para posteriormente comparar com o que existe na literatura de bioinvasão. Dessa forma, partimos da hipótese de que as plantas sob maiores estresses e menos competição têm menor altura em função do diâmetro máximo, folhas com características que lhe confirmam resistência ao vento e em menor número.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Espécie estudada

A espécie *C. procera* é um arbusto perene, pouco ramificado, de casca esponjosa, variando de 1,5 a 3,5 m de altura e om produção de látex. Possui folhas simples, elípticas e subcoriáceas, de 15 a 30 cm de comprimento (LORENZI *et al.*, 2002). Inflorescências fasciculadas terminais de tom branco arroxeado e frutos em cápsulas globosas, grandes e deiscentes com sementes providas de paina, de dispersão anemocórica (LORENZI *et al.*, 2002). A sua origem mais provável é na Ásia (LORENZI *et al.*, 2002) e possivelmente foi introduzida no Brasil no início do século passado (KISSMANN; GROTH, 1992).

C. 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). No Brasil, foi descrita como possuindo estado contínuo de emissão de inflorescências e frutos após o início da floração, divergindo do comportamento em regiões nativas, além de apresentar altas taxas de sincronidade fenofásica na população (MELISSA *et al.*, 2013).

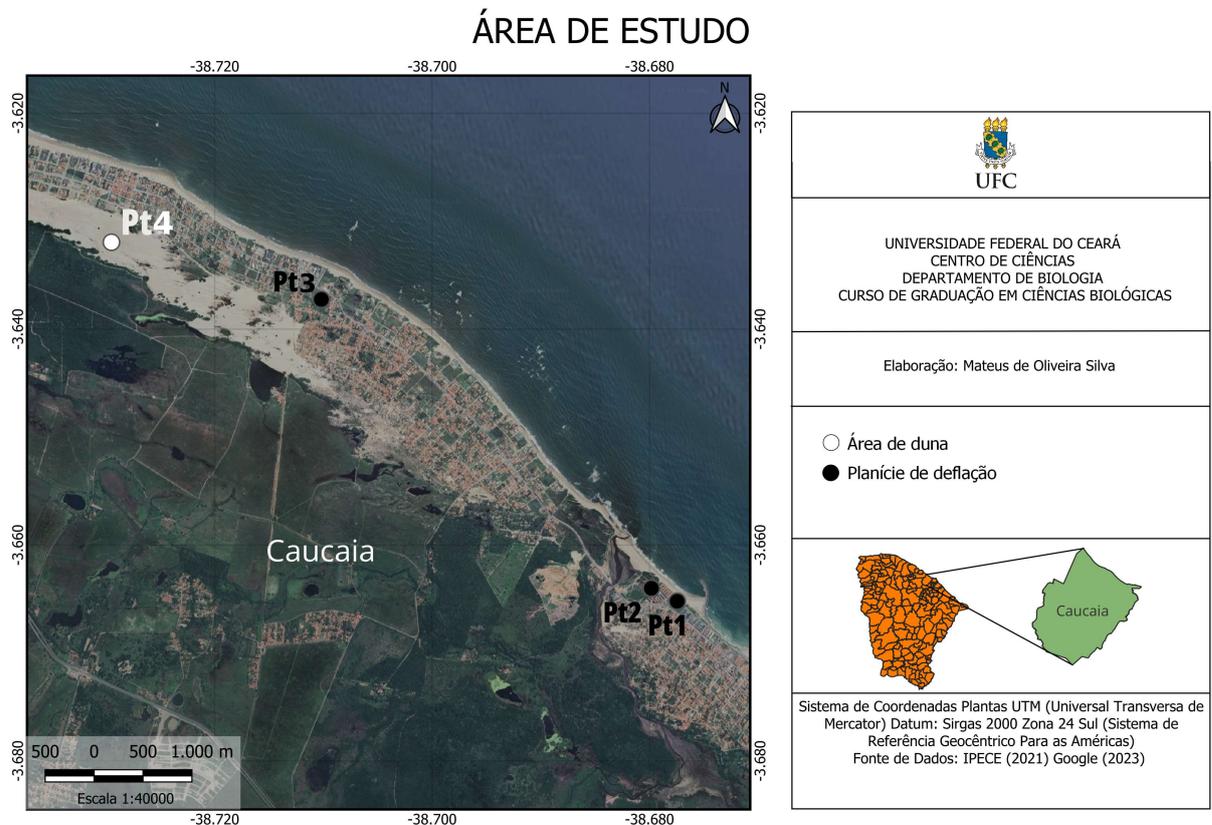
A espécie invade principalmente os estados do nordeste do País, em que há sazonalidade das chuvas e a predominância de clima semiárido, mas com ocorrências de sub-úmido (IBGE, 2002; MELISSA *et al.*, 2013), bem como vegetação de savana estépica, formações florestais e suas transições (IBGE 2012).

2.2 Local de estudo

O estudo foi realizado no litoral do município de Caucaia/CE, nas praias do Icaraí e Cumbuco, situado na região metropolitana de Fortaleza (Figura 1). A área apresenta clima sub-úmido/úmido, com precipitação média anual de 1317,5 mm concentrada nos meses de fevereiro a maio, seguidos de um período mais seco de 7-8 meses (FUNCEME, 2019). Os solos da região são caracterizados como Neossolos Quartzênicos, apresentando baixa pedogênese (JACOMINE *et al.*, 1973). Quanto ao uso e ocupação do solo, está caracterizada como Zona de Baixa Densidade, que são oficialmente caracterizadas por zonas com até 124

hab./ha, ou zonas sem habitação que estão aptas a serem edificadas (PREFEITURA MUNICIPAL DE CAUCAIA, 2019)

Figura 1 – Mapa ilustrativo da área estudada com a localização de pontos referentes a cada área selecionada



Fonte: Autor

2.3 Delineamento e coleta de dados

As áreas de estudo foram escolhidas em visitas prévias à coleta de dados, objetivando selecionar três populações ou núcleos de invasão distintos para dois cenários diferentes: Áreas de dunas móveis (D) e áreas com a presença de vegetação rasteira perene, fixadora de sedimento, composta majoritariamente de gramíneas e leguminosas, em planícies de deflação (F). Altura, diâmetro, número de folhas, área foliar (LA), área foliar específica (SLA), conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) foram os parâmetros alométricos e foliares utilizados para mensurar a plasticidade da espécie sob os estresses presumidos. A coleta dos dados em campo foi realizada em junho de 2023, durante o período da estação seca. 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 tipo de sedimento foram selecionados 5 indivíduos e deles foram coletadas 5 folhas. As folhas foram postas em sacos plásticos vedáveis e previamente

umedecidos, que foram soprados antes de serem fechados para saturar o interior de CO₂; posteriormente armazenados em caixa refrigerada até o momento de análise. Em laboratório, as folhas foram reidratadas por saturação em água deionizada durante 6h e pesadas em balança de precisão (BEL S203) para obter a massa fresca. A área foliar foi calculada imediatamente após a pesagem, com auxílio de um medidor de área foliar portátil (LI-3000C). A massa seca foi obtida por desidratação das folhas em estufa a aproximadamente 70° C durante 72 h ou até que a massa estabilizasse em uma variação mínima (0.01g). Todos os protocolos adotados para obtenção dos dados foliares estão em Perez-Harguindeguy *et al.* (2013).

2.4 Análise de dados

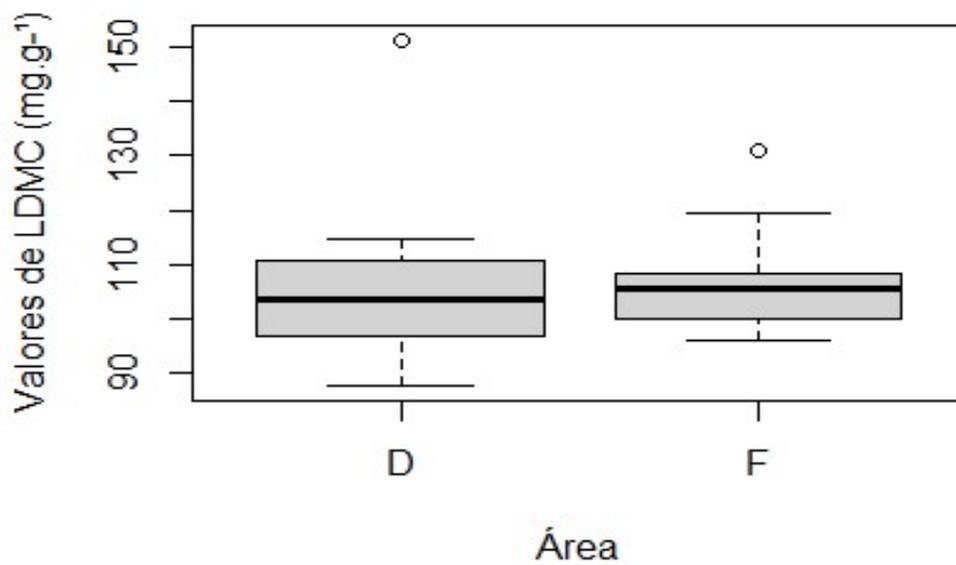
Para testar diferenças de arquitetura e traços foliares entre as áreas utilizamos diferentes estatísticas de acordo com a natureza dos dados. Para os traços foliares foram feitos testes t, a fim de verificar a existência de diferenças nas médias dos grupos. Para altura máxima e número de folhas utilizamos análise de covariância (ANCOVA), tendo como variável preditor a área (D ou F) e o diâmetro total como co-variável. Também foram realizadas regressões lineares para esses dois parâmetros. Para a proporção de caules vivos foi feito o teste não paramétrico de Wilcoxon. Todas as análises foram feitas no software livre R, versão 4.2.2 (R Core Team 2022).

3 RESULTADOS

3.1 Plasticidade dos traços foliares

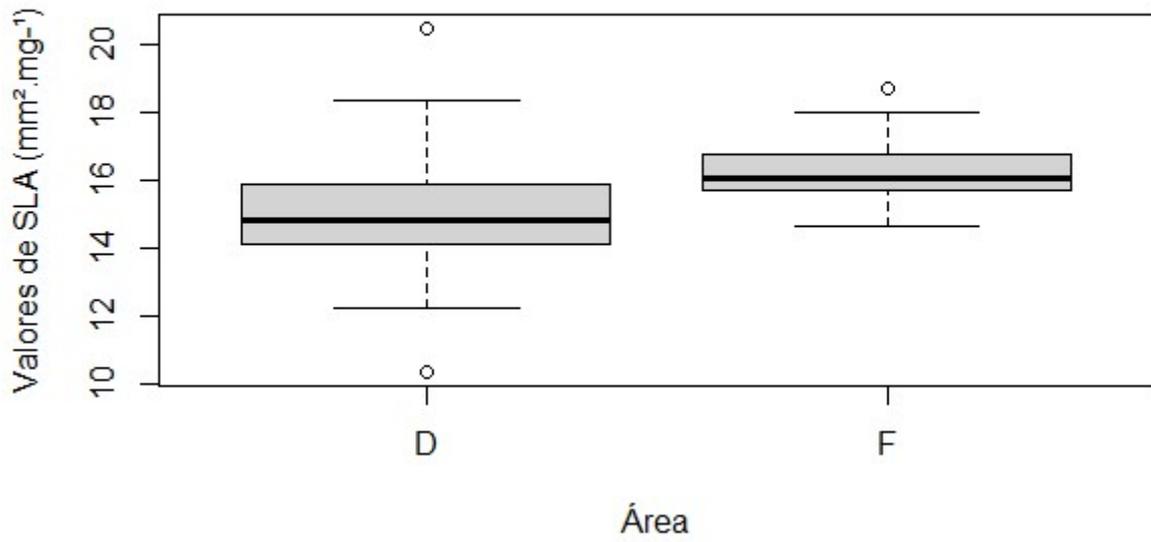
Os testes apontaram que não houve diferença significativa entre as áreas para os valores de conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) ($t=-0,513$; $p=0,611$; $GL=42,009$) (Figura 2). Porém, houve diferença para os parâmetros de SLA ($t=-2,829$; $p=0,008$; $GL=34,633$) (Figura 3) e LA ($t=-2,581$; $p=0,013$; $GL=47,505$) (Figura 4), em que ambos foram maiores em planícies de deflação.

Figura 2 – Gráfico *boxplot* com os valores de LDMC (mg.g^{-1}) para D (ambiente de duna) e para F (planície de deflação).



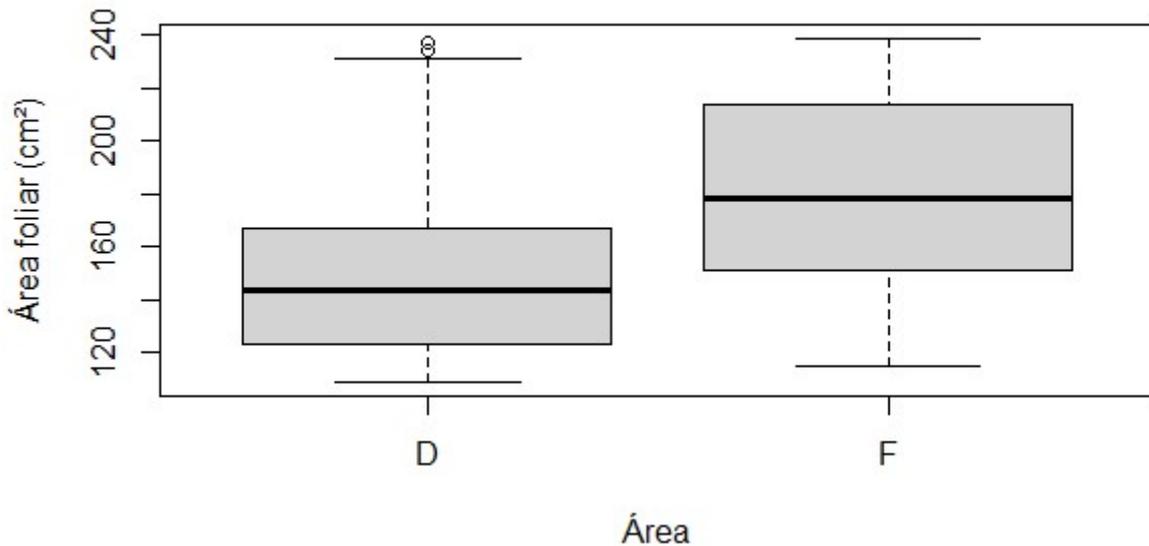
Fonte: Autor

Figura 3 – Gráfico *boxplot* com os valores de SLA($\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$) para D (ambiente de duna) e para F (planície de deflação).



Fonte: Autor

Figura 4 – Gráfico *boxplot* com valores de área foliar (LA - cm²) para D (ambiente de Duna) e para F (planície de deflação).



Fonte: Autor

3.2 Plasticidade da altura

O teste de covariância ($F_{2,57} = 52,6$; $P < 0,001$, $R^2 = 0,64$) entre altura e as variáveis predictoras diâmetro total e área apontaram uma diferença significativa (Tabela 1), em que ambas têm influência na altura máxima do indivíduo, tal que plantas em áreas de sedimento fixo tendem a ser mais altas e plantas com maior diâmetro total apresentam a mesma tendência (Figura 5).

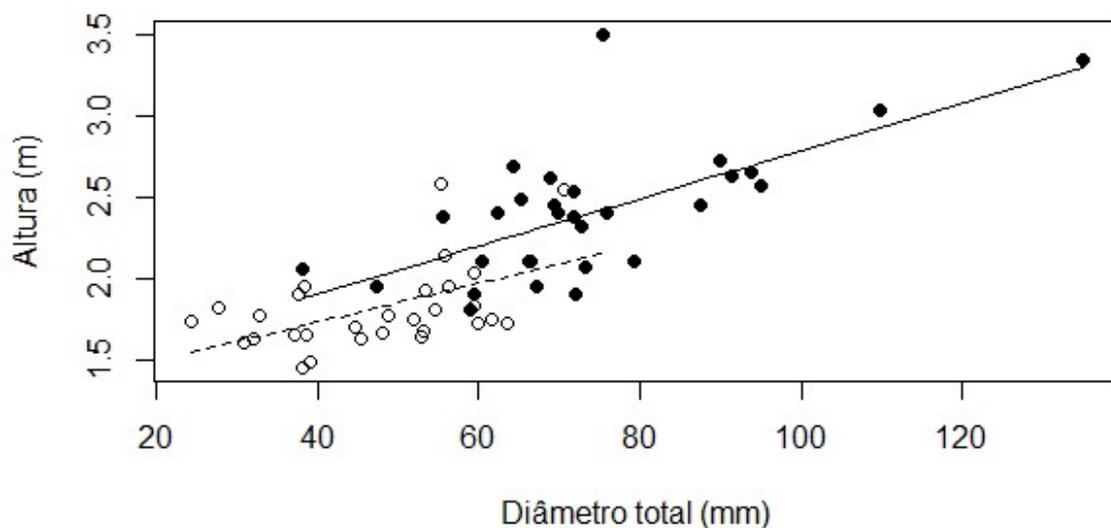
Tabela 1 - Sumário dos efeitos das variáveis predictoras incluídos nas análises de covariância da altura máxima e número de folhas. Os valores mostrados foram obtidos através de ANCOVA dos modelos ajustados aos dados. Os valores de P em negrito indicam significância ($\alpha > 0,05$).

Efeito	Soma de quadrados	GL	F	P
Altura máxima				

Interação	0.0231	1	0.3129	0.578123
Diâmetro	2.8335	1	38.9004	5.87E-08
Área	0.4335	1	5.9509	0.01785
Resíduos	4.1519	57		
Número de folhas				
Interação	1352	1	4.6077	0.03618
Diâmetro	5333.9	1	18.1785	7.80E-05
Área	342.5	1	1.1672	0.28461
Resíduos	16431.5	56		

Fonte: Autor

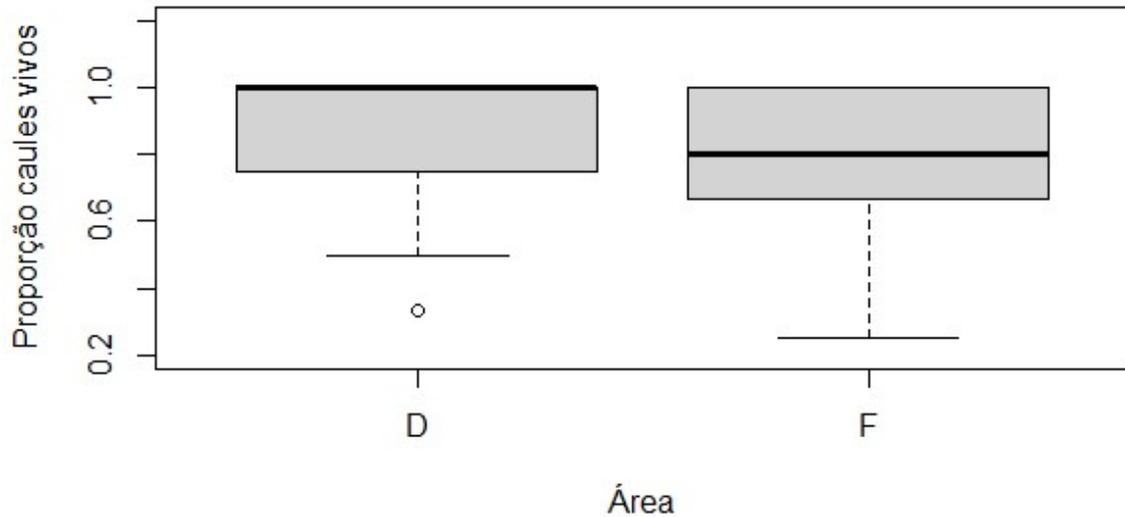
Figura 5 – Gráfico de regressão linear para altura máxima (m) x diâmetro total (mm), em que círculos vazios indicam indivíduos em áreas de duna e círculos preenchidos indivíduos em planícies de deflação. A reta segmentada representa a tendência dos indivíduos em áreas de dunas, a inteiriça a dos indivíduos em planícies de deflação ($R^2=0,6383$).



Fonte: Autor

O teste não paramétrico demonstrou que houve uma diferença significativa na proporção de caules vivos, em que o ambiente de dunas apresentou maiores valores que nas planícies de deflação ($W=606$; $p=0,012$) (Figura 6)

Figura 6 – Gráfico *boxplot* com a proporção de caules vivos para indivíduos em D (ambiente de Duna) e para F (planície de deflação).

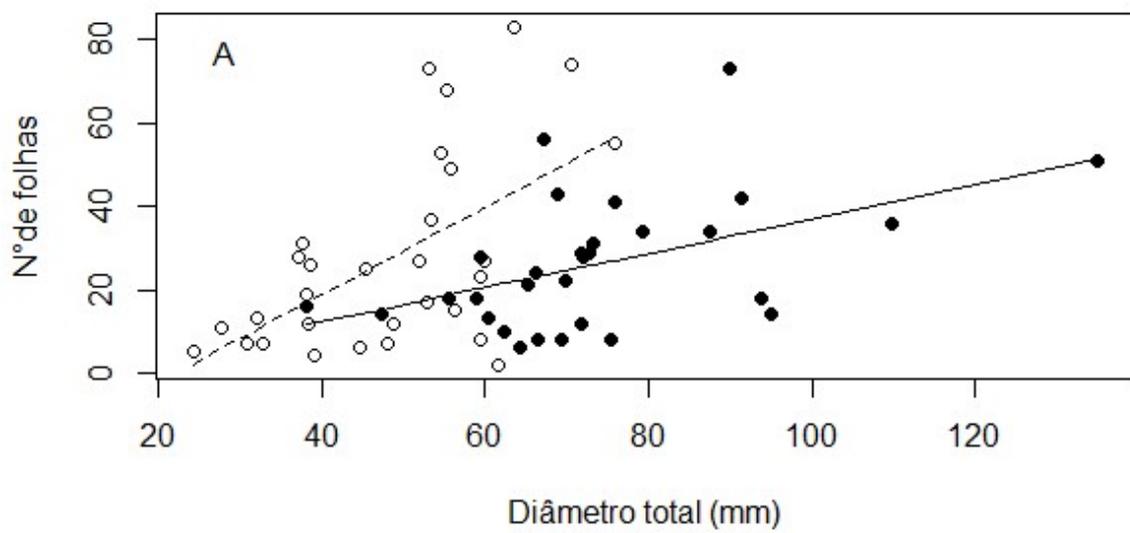


Fonte: Autor

3.3 Plasticidade do número de folhas

A análise de covariância ($F_{3,56} = 8,022$; $p < 0,001$, $R^2 = 0,26$) detectou uma interação entre as variáveis predictoras área e diâmetro total demonstrou sobre o número de folhas (Tabela 1). Apesar de não haver influência de maneira independente da área sobre a variável resposta, o modelo demonstrou que as plantas de menor diâmetro na planície de deflação apresentaram maior número de folhas que as presentes em dunas, o que é invertido para as plantas de maior diâmetro (Figura 7).

Figura 7 – Gráfico da regressão linear para número de folhas x diâmetro total (mm), em que círculos vazios indicam indivíduos em áreas de duna e círculos preenchidos indivíduos em planícies de deflação. A reta segmentada representa a tendência dos indivíduos em áreas de dunas, a inteiriça a dos indivíduos em planícies de deflação ($R^2=0,2631$).



Fonte: Autor

4 DISCUSSÃO

Tendo por base os resultados obtidos, vê-se que os fatores de estresse presumidos causaram respostas plásticas significativas em traços foliares: nas folhas, há uma variação de tamanho e área específica que aparenta estar relacionada diretamente com o estresse nutricional, o vento e a competição, de acordo com a hipótese inicial. Além disso, a altura também variou de acordo com o esperado, mas o número de folhas não, o que sugere uma correlação maior de estresse nutricional e competição nesses parâmetros.

4.1 Plasticidade dos traços foliares

Na literatura, sabe-se que o estresse causado pela limitação de nutrientes afeta a redistribuição de biomassa de plantas para a raiz, principalmente da biomassa foliar (POORTER *et al*, 2012). Poorter *et al* (2009) apontaram o decréscimo da disponibilidade de N como principal fator para a redução do crescimento foliar, o que aumentaria a quantidade de carbono não estrutural na folha. Dessa maneira, SLA tem uma redução em áreas com déficit de N no solo em comparação com a SLA de plantas em áreas com maior disponibilidade desse nutriente. Ainda sobre isso, um estudo com 75 espécies diferentes relacionou menores valores de SLA com solos mais pobres e maior longevidade do órgão (WRIGHT; WESTOBY; REICH, 2002), o que aponta um *tradeoff* do organismo entre menores taxas fotossintéticas e maior sobrevivência das folhas. Além disso, LA também é maior em solos mais desenvolvidos, tendo em vista que a maior disponibilidade de nutrientes favorece o investimento no desenvolvimento desse órgão (GIVNISH, 1987). Assim, os menores valores de LA e SLA (Figuras 3 e 4) obtidos em áreas de dunas corroboram as diferenças esperadas para ambos os parâmetros entre as áreas de estudo, pois o ambiente de dunas é presumidamente mais pobre em nutrientes que a planície de deflação, que apresenta um tapete de vegetação rasteira perene indicando um solo mais desenvolvido, ou seja, tem mais disponibilidade de nutrientes para o uso das plantas (DONG *et al*, 2009). Desse modo, apesar de não ter sido testado, os maiores valores de SLA e LA observados nas áreas com vegetação podem indicar uma resposta plástica da planta à competição por luz solar durante parte do seu desenvolvimento, pois o investimento em maior área foliar por biomassa

umenta as chances de obter esse recurso em um ambiente em que competidoras estejam causando sombreamento (BEAUDET; MESSIER, 1998; COBLE; CAVALERI, 2015).

Já em plantas submetidas ao estresse do vento, observa-se a tendência de redução da área foliar como mecanismo para reduzir o efeito de arrasto sob o indivíduo (HENRY; THOMAS, 2002), bem como a redução de área foliar específica como resposta plástica ao estresse em várias espécies (ABE; YAMADA, 2008; ANTEM *et al.*, 2010). Portanto, os resultados observados para *C. procera* estão de acordo com o que é esperado para indivíduos de diferentes táxons expostos ao vento e reforçam essa hipótese. Apesar disso, não houve diferença significativa em LDMC (Figura 2), o que contrasta com o esperado para folhas submetidas a esse estresse, pois folhas com maiores valores para esse parâmetro tendem a ser mais resistentes (CHOONG *et al.*, 1992; ANTEN *et al.*, 2010). Desse modo, isso sugere que o estresse nutricional pode estar impedindo um maior investimento bruto de biomassa dos indivíduos em dunas, o que vai de acordo com o *tradeoff* esperado de alocação de biomassa para o sistema radicular e para o caule em plantas sob estresse mecânico (NIKLAS, 1998).

4.2 Plasticidade da altura

Também é sabido que plantas submetidas ao estresse do vento possuem menor estatura e modificações no sistema caulinar, como maior alocação de biomassa ao sistema radicular e à base do caule em detrimento das folhas, caule e ramos, pois isso as torna mais resilientes às condições de estresse impostas (NIKLAS, 1998). O estresse pelo vento influencia mais significativamente a redução de altura máxima em plantas com pouco sombreamento (HENRY; THOMAS, 2002) e possui forte relação com a ontogenia do organismo, ou seja, o estresse que permeia todo o histórico de vida se relaciona mais intensamente com a plasticidade observada (STERK; BONGERS, 1998). Assim, as condições descritas refletem o observado no presente estudo para as plantas em dunas, expostas ao vento e luz plena por todo o desenvolvimento, quando comparadas com as em áreas de planícies de deflação (Figura 5). Entretanto, esperava-se uma maior proporção de caules vivos em plantas nessas áreas, pois haveria, presumidamente, menor estresse pelo vento nesse habitat, e plantas sob maior estresse apresentam maior descarte galhos e ramos para lidar com o efeito do vento (GARDINER; BERRY; MOULIER, 2016). Portanto, isso, aliado à maior altura observada para tais indivíduos, gera um conflito que não pode ser explicado apenas pelo estresse do

vento. Essa contradição nos leva à perspectiva de um *tradeoff* das plantas em planícies de deflação, que precisariam investir em caules maiores em detrimento da resistência para superar as competidoras por luz, aumentando assim os riscos de quebra desses ramos mais frágeis (POORTER *et al.*, 2003; KING *et al.*, 2006). A maior disponibilidade de nutrientes em planícies de deflação também poderia facilitar um investimento rápido nos estágios iniciais, no contexto da pressão competitiva, em crescimento vertical, mas que não se sustentaria a longo prazo à medida que os indivíduos passam a necessitar de maior gasto nutricional e energético para manter os ramos mais longos (BLOOM; CHAPIN; MOONEY, 1985; GERLACH; RICE, 2003; FUNK, 2008). Entende-se então que isso pode refletir o início de uma depleção dos nutrientes do solo devido à presença da espécie invasora, pois estas espécies costumam captar e utilizar de maneira mais eficiente esses recursos (BLACK; RICHARDS; MANWARING, 1994; ALPERT; BONE; HOLZAPFEL, 2000; FUNK, 2013).

4.3 Plasticidade do número de folhas

Os resultados obtidos para esse parâmetro apontam uma tendência de que indivíduos em estágios iniciais de desenvolvimento em planícies de deflação possuam maior número de folhas (Figura 6). Isso sugere uma plasticidade para lidar com a maior competição por luz solar imposta nesses ambientes, pois contribui para o sombreamento das demais espécies (FRECKLETON; WATKINSON, 2001; MORRIS; WALCK; HIDAYATI, 2002; IPONGA; MILTON; RICHARDSON, 2008).

Por outro lado, a tendência nos estágios mais avançados de desenvolvimento é a de que nos ambientes abertos haja maior número de folhas, o que contrasta com as expectativas de que um ambiente com maiores estresse nutricional e pelo vento influenciaria negativamente essa característica (NIKLAS, 1998; POORTER *et al.*, 2012). Entretanto, o menor número de folhas em planícies de deflação também pode estar relacionado ao maior investimento da planta em crescimento do caule, pois há um *tradeoff* de investimento em biomassa para o caule em detrimento das folhas ao longo do desenvolvimento (GIVNISH, 1987). Para além disso, a redução do número de folhas nos caules mais longos e frágeis também pode amenizar a carga sobre estes e reduzir, portanto, maiores riscos de ruptura (POORTER *et al.*, 2003). O maior tamanho foliar discutido anteriormente também compensaria, em parte, a redução do

número de folhas e consequente redução fotossintética nessas áreas (WHITMAN; AARSSSEN, 2010).

4.4 Significado da plasticidade observada no sucesso de invasão

Em uma análise comparativa de estudos com múltiplas espécies, Richardson & Pyšek (2006) compilaram características que se mostraram estatisticamente relevantes para analisar o sucesso de espécies invasoras. Nessa análise, plantas com maior capacidade de investir em crescimento vertical, bem como plantas com maiores SLA e LA obtiveram significativo sucesso de invasão, com número de folhas tendo uma menor expressividade para explicar o sucesso. Nesse contexto, os indivíduos em F que estão submetidos à competição com outras espécies convergem para as características esperadas (HENRY; THOMAS, 2002) (Figuras 2 - 4). Por outro lado, as plantas em D que estão sob maior estresse nutricional e mecânico, mas que virtualmente não possuem competidoras, não apresentaram investimento nessas características, mas sim nas que são necessárias para lidar com os estresses físico e nutricional (NIKLAS, 1998) (Figuras 2 - 4). Isso sugere que a plasticidade fenotípica observada está relacionada com diferentes estratégias adotadas para dois estágios de sucessão ecológica distintos: o que a espécie atua como colonizadora e o que já existem espécies facilitadoras, mas que também existe competição (RADFORD, 2013). Além disso, a plasticidade de caracteres em diferentes estágios de vida é um fator importante para explicar a capacidade de plantas invasoras obterem sucesso, como visto em Gerlach & Rice (2003). Portanto, os dados observados sugerem que *C. procera* apresenta plasticidade fenotípica adequada para lidar com os fatores de estresse e competição, nos parâmetros avaliados, em ambos os cenários e isso pode explicar, em parte, o sucesso da invasora (NIKLAS, 1998; HENRY; THOMAS, 2002; RICHARDS *et al.*, 2006; FUNK, 2008; FUNK, 2013; RADFORD, 2013). Entretanto, frisa-se aqui a importância de avaliar também a aptidão da planta e associá-la à plasticidade observada para ter-se melhor segurança em afirmar que o que foi observado de fato está contribuindo para o sucesso da espécie em invadir os tipos de habitat descritos (RICHARDS *et al.*, 2006).

5 CONCLUSÃO

Os fatores de estresse geraram uma resposta plástica nos traços foliares e na arquitetura da planta. Os traços foliares em plantas sob maior estresse nutricional e de vento sofreram alterações esperadas para lidar com as condições impostas. Além disso, a plasticidade na arquitetura observada também está de acordo com o esperado para plantas sob estresse do vento, mas a amplitude de variação parece ser influenciada principalmente pelas condições nutricionais e de competição em plantas mais jovens. Tais características explicariam, em parte, o sucesso de invasão da espécie para as condições estudadas, mas estudos avaliando quantitativamente o *fitness* associado à plasticidade observada são necessários para afirmar com clareza que as variações observadas são definitivas para o sucesso de invasão da espécie.

REFERÊNCIAS

- 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.
- ALMEIDA, ISAIAS VITORINO BATISTA DE et al. Phenology of *Calotropis procera* (Ait.) WT Aiton accessions based on morphophysiological characteristics. **Revista Caatinga**, v. 32, p. 543-551, 2019.
- ALPERT, Peter; BONE, Elizabeth; HOLZAPFEL, Claus. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, v. 3, n. 1, p. 52-66, 2000.
- 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.
- BAKER, Herbert G. et al. Characteristics and modes of origin of weeds. **Characteristics and modes of origin of weeds.**, p. 147-172, 1965.
- 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.
- BLACK, R. Alan; RICHARDS, James H.; MANWARING, John H. Nutrient uptake from enriched soil microsites by three Great Basin perennials. **Ecology**, v. 75, n. 1, p. 110-122, 1994.
- 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.; PENNINGS, Steven C.; RICHARDS, Christina L. Phenotypic plasticity and interactions among plants. **Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1115-1128, 2003.
- 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.
- CONNOLLY, J.; WAYNE, P. Asymmetric competition between plant species. **Oecologia**, v. 108, p. 311-320, 1996.
- 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.

- DA COSTA, Rafael Carvalho et al. Differences in architecture and performance between two sub-canopy congeneric tropical tree species. **Biotropica**, v. 52, n. 3, 2020.
- 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.
- FRECKLETON, R. P.; WATKINSON, A. R. Asymmetric competition between plant species. **Functional Ecology**, v. 15, n. 5, p. 615-623, 2001.
- 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.
- FUNK, Jennifer L. The physiology of invasive plants in low-resource environments. **Conservation physiology**, v. 1, n. 1, 2013.
- GARDINER, Barry; BERRY, Peter; MOULIA, Bruno. Wind impacts on plant growth, mechanics and damage. **Plant science**, v. 245, p. 94-118, 2016.
- 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.
- GERLACH JR, John D.; RICE, Kevin J. Testing life history correlates of invasiveness using congeneric plant species. **Ecological applications**, v. 13, n. 1, p. 167-179, 2003.
- 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.
- 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.
- 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.
- JACOMINE, Paulo Klinger Tito; ALMEIDA, Jerônimo Cunha; MEDEIROS, Luiz Alberto Regueira. **Levantamento Exploratório – Reconhecimento de Solos do Estado do Ceará – Volume I – Boletim Técnico nº 28, Série Pedologia nº16 – Recife, 1973.**
- 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.
- KISSMANN, KURT GOTTFRIED; GROTH, DORIS. **Plantas infestantes e nocivas**. 1. ed. São Paulo: BASF Brasileira, 1992. 399 p.

LORENZI, Harri; ABREU MATOS, F.J. **Plantas Medicinais no Brasil Nativas e Exóticas**. 1. ed. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda, 2002. 642 p. ISBN 85-86714-18-6. E-book.

MINISTÉRIO DO PLANEJAMENTO, ORÇAMENTO E GESTÃO (RJ). IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. 2. ed. rev. e aum. Rio de Janeiro: IBGE, 2012. 271 p. ISBN 978-85-240-4272-0. E-book.

MINISTÉRIO DO PLANEJAMENTO, ORÇAMENTO E GESTÃO (RJ). IBGE. **Mapa de Climas do Brasil**. Rio de Janeiro: IBGE, 2002. Mapa. Escala 1:5.000.000. Disponível em: http://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/climatologia/mapas/brasil/Map_BR_clima_2002.pdf. Acesso em: 20 jun. 2023.

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.

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.

PEREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Aust. Bot.** 61, 167–234. 2013.

POORTER, Hendrik; NAGEL, Oscar. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Functional Plant Biology**, v. 27, n. 12, p. 1191-1191, 2000.

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.

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, Lourens et al. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. **Ecology**, v. 84, n. 3, p. 602-608, 2003.

PYŠEK, Petr; RICHARDSON, David M. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?. **Biological invasions**, p. 97-125, 2007.

PREFEITURA MUNICIPAL DE CAUCAIA. Lei complementar nº N° 63, de 12 de fevereiro de 2019. Dispõe sobre o Parcelamento, Uso e Ocupação do Solo no Município de Caucaia e dá outras providências. **Parcelamento, uso e ocupação do solo**, Caucaia/CE, p. 1-89, 12 fev. 2019. Disponível em: https://www.caucaia.ce.gov.br/arquivos/1655/PARCELAMENTO,%20USO%20E%20OCUPACAO%20DO%20SOLO_63_2019_0000001.pdf. Acesso em: 21 jun. 2023.

R Core Team (2022). **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

RADFORD, Ian J. Fluctuating resources, disturbance and plant strategies: diverse mechanisms underlying plant invasions. **Journal of Arid Land**, v. 5, n. 3, p. 284-297, 2013.

REJMÁNEK, 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.

RICHARDSON, David M.; PYŠEK, Petr. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. **Progress in physical geography**, v. 30, n. 3, p. 409-431, 2006.

SECRETARIA DOS RECURSOS HÍDRICOS (CE). Funceme. Índice de Aridez para o Ceará. In: **Índice de Aridez para o Ceará**. [S. l.], 1 nov. 2019. Disponível em: http://www.funceme.br/?page_id=5826. Acesso em: 20 jun. 2023.

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.

SHEMESH, H.; NOVOPLANSKY, A. Branching the risks: architectural plasticity and bet-hedging in Mediterranean annuals. **Plant Biology**, v. 15, n. 6, p. 1001-1012, 2013.

SULTAN, S. E.; BAZZAZ, F. A. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. **Evolution**, v. 47, n. 4, p. 1050-1071, 1993.

STERCK, Frank J.; BONGERS, Frans. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. **American journal of Botany**, v. 85, n. 2, p. 266-272, 1998.

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.

WEINER, Jacob. How competition for light and nutrients affects size variability in *Ipomoea tricolor* populations. **Ecology**, v. 67, n. 5, p. 1425-1427, 1986.

WHITMAN, Thea; AARSSSEN, Lonnie W. The leaf size/number trade-off in herbaceous angiosperms. **Journal of Plant Ecology**, v. 3, n. 1, p. 49-58, 2010.

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.