



# Influência da heterogeneidade do ambiente sobre repostas plásticas em uma espécie estolonífera de vegetação de dunas

Gabriel M. Kayano

**RESUMO:** Respostas plásticas induzidas pelo ambiente dependem da escala espaço-temporal em que os estímulos ocorrem. Em organismos modulares como plantas, essas respostas podem acontecer no nível dos módulos, o que pode induzir uma especialização dessas subunidades funcionais semiautônomas. Diferenças morfológicas entre módulos de um mesmo indivíduo podem ser observadas em plantas em que diferentes módulos estão sujeitos a diferentes ambientes simultaneamente. O objetivo do meu estudo foi testar a relação entre a heterogeneidade ambiental e o padrão de desenvolvimento dos módulos em ramos de *Ipomoea pes-caprae*. Amostrei dez ramos crescendo em duas zonas ambientais (heterogeneidade alta) e dez ramos crescendo em apenas uma (baixa heterogeneidade), esperando encontrar variância maior entre órgãos vegetativos de ramos sujeitos à maior heterogeneidade ambiental. No entanto, tal diferença não foi encontrada, possivelmente porque existem mecanismos ligados a adaptações da espécie, que restringem as variações que poderiam ser geradas por repostas plásticas induzidas pelo ambiente.

**PALAVRAS-CHAVE:** plasticidade fenotípica, especialização funcional, propagação vegetativa

## INTRODUÇÃO

O conceito de plasticidade fenotípica é definido como alterações na expressão de um genótipo por influência de fatores ambientais (Bradshaw, 1965). Respostas plásticas podem ser observadas em características morfológicas, fisiológicas, reprodutivas e comportamentais, podendo afetar interações ecológicas e parâmetros demográficos (Miner *et al.*, 2005). A influência dos estímulos que provocam essas respostas depende da escala temporal e espacial em que eles ocorrem. Em organismos que apresentam organização corporal modular, como as plantas, as respostas podem ocorrer em uma escala mais fina, no nível dos módulos (de Kroon *et al.*, 2005).

A plasticidade de muitas características morfológicas vegetais ocorre com maior frequência em módulos do que em indivíduos (de Kroon *et al.*, 2005). Módulos são subunidades funcionais semiautônomas (*e.g.*, estolões, colmos, folhas), que interagem com o ambiente em uma escala espaço-temporal menor que a do indivíduo. Durante o desenvolvimento do indivíduo essas subunidades permanecem integradas entre si e os recursos são distribuídos por todo o organismo. No entanto, módulos de plantas apresentam história de vida e parâmetros demográficos em escalas temporais e espaciais muito mais restritas que o indivíduo como um todo (de Kroon *et al.*, 2005). Se as res-

postas plásticas acontecem no nível do módulo, um grupo de módulos especializados em uma determinada função poderia atuar de maneira complementar a outros, contribuindo de maneira integrada para a sobrevivência do indivíduo. Um experimento avaliou o desenvolvimento de ramos de *Duchesnea indica* crescendo expostos a uma heterogeneidade de disponibilidade de recursos na escala dos módulos. Nos microambientes com alta disponibilidade de luz, houve maior produção de folhas, e em microambientes com alta disponibilidade hídrica, maior produção de raízes (Liao *et al.*, 2009).

Em escalas espaciais finas, plântulas, indivíduos pequenos e módulos podem estar sujeitos a condições distintas daquelas percebidas por indivíduos de maior porte que ocupam mais espaço. A região de transição entre a vegetação de escrupe e a vegetação de praia é caracterizada por uma zonação evidente. O principal fator que determina essa zonação é o efeito de soterramento que acontece na praia (Maun, 2008). O soterramento altera o microclima em torno da planta e causa reduções na taxa fotossintética (Maun, 2008). No entanto, algumas espécies herbáceas possuem características que as permitem responder plasticamente ao soterramento, com modificações nas estruturas e em traços fisiológicos, tanto no nível do indivíduo como no

nível dos módulos. Espécies estoloníferas e rizomatosas possuem módulos capazes de responder em escala local com alto grau de independência, o que confere a elas grande maleabilidade para tolerar a instabilidade intrínseca desses ambientes. Além disso, a integração entre os módulos pode promover um efeito integrativo entre módulos sujeitos a diferentes condições, alterando a resposta dos módulos quantitativa e qualitativamente. Essas características conferem a essas espécies grande plasticidade fenotípica, aumentando suas chances de sobrevivência e reprodução.

*Ipomoea pes-caprae* (L.) R. Br. (Convolvulaceae) é uma espécie herbácea caméfito, perene e de hábito reptante. Seu crescimento se dá através do alongamento dos estolões, que se propagam sobre o substrato e podem ramificar-se lateralmente e produzir raízes adventícias e folhas nos entrenós. Os ramos são compostos por uma sequência de módulos, que apresentam um estolão com uma gema lateral, onde se desenvolvem folhas e raízes. Nas regiões de transição entre o escrube e a praia, seus ramos se estendem sobre a areia, chegando muitas vezes próximos à zona de influência da maré. Esses ambientes apresentam altos níveis de distúrbio, seja pelo efeito do soterramento, pela ação mecânica das ondas, vento ou até pela exposição ao sal. Em contraste, ambientes próximos ao escrube que não são atingidos por ondas apresentam maior estabilidade do substrato. O objetivo deste estudo é avaliar se a zonação ambiental altera o padrão de desenvolvimento dos módulos em ramos de *Ipomoea pes-caprae*. Dado que os módulos podem responder localmente aos estímulos ambientais, minha hipótese é de que ramos sujeitos a uma maior heterogeneidade de condições ambientais apresentam maior diferenciação morfológica entre os módulos.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Local e coleta de dados

Realizei meu estudo na praia do Guaraú, no município de Peruíbe – SP (24°22'1,42"S, 47°18'32,46 O). A vegetação de escrube local apresenta um componente arbustivo de alto adensamento, de cerca de 2 metros de altura. Na região de transição para a praia, o componente arbustivo dá lugar a uma vegetação rasteira na qual predominam espécies herbáceas estoloníferas, em um substrato arenoso de grande instabilidade. Os ramos de *I. pes-caprae* crescem em diversas orientações e atingem comprimentos muito variáveis. É muito comum observar ramos que crescem perpendiculares à linha do mar, seja na direção do oceano ou na direção do escrube.

Esses ramos atravessam a região de transição e conseqüentemente, alguns de seus módulos estão sujeitos à zona da praia e outros à zona próxima do escrube. Outros ramos crescem paralelos à linha do mar e permanecem dentro da região de transição.

Para estimar a influência da zonação sobre o desenvolvimento dos módulos, realizei uma busca por ramos crescendo em diferentes direções. Amostrei dez ramos de *I. pes-caprae* crescendo perpendicularmente à linha do mar e que estivessem sujeitos à influência de ambas as zonas e dez ramos crescendo paralelamente à linha do mar, sujeitos apenas à zona próxima do escrube. É importante controlar as posições dos módulos amostrados em cada ramo, uma vez que a variação morfológica por respostas induzidas pelo ambiente pode ser confundida com as variações de origem ontogenética. Portanto, realizei medidas pareadas de folhas e raízes em cinco módulos sorteados entre os vinte mais próximos do ápice e em cinco módulos sorteados entre os vinte mais próximos à base de cada ramo. Em cada módulo sorteado tomei medidas das estruturas presentes. Medi o comprimento e largura do limbo foliar, e do comprimento, largura e profundidade das raízes. A partir dessas medidas, calculei o total de área foliar e volume de raízes para cada módulo quando essas estruturas estavam presentes. Estimei a área foliar como a área de uma elipse de diâmetro maior igual à largura da folha e diâmetro menor igual ao comprimento. Como estimativa do volume de raízes, calculei o volume de um cilindro elíptico utilizando a profundidade como altura, e os diâmetros maior e menor da base como a largura e o comprimento, respectivamente.

### Análise estatística

Para estimar a diferenciação morfológica induzida como resposta plástica, calculei as médias (incluindo os valores zero quando estruturas não estavam presentes) e a variância das áreas foliares e do volume de raízes em cada ramo. Se a diferenciação morfológica é induzida por respostas no nível do módulo, a variância entre módulos que se deve à exposição a diferentes condições informa o quanto a zonação ambiental influencia o desenvolvimento diferencial dos módulos. É esperado que o componente da variância total que se deve às diferenças morfológicas entre os módulos apicais e os basais (daqui em diante, variância entre ápice e base) seja, em média, maior nos ramos que crescem perpendiculares à linha do mar (ramos perpendiculares) do que nos ramos que crescem paralelos à essa linha (ramos paralelos). A estatística de interesse foi a diferença entre as médias da variância entre ápice e base de ramos perpendiculares e

ramos paralelos. Realizei um teste de significância construindo um cenário nulo através de 10000 permutações dentro da coluna contendo as orientações dos ramos. Minha hipótese nula seria refutada se o valor calculado para a estatística de interesse fosse gerado ao acaso com probabilidade de 5% ou menos. Todos os testes estatísticos foram feitos no Rsampling-shiny (Prado *et al.*, 2016).

## RESULTADOS

Os ramos amostrados apresentaram módulos com diferentes formas, tamanhos e composição de órgãos vegetativos. Foram amostrados módulos com folhas e raízes, módulos com apenas uma dessas estruturas e módulos sem nenhum órgão vegetativo (Tabela 1). Módulos apicais apresentaram raízes e folhas mais frequentemente do que os da base. O conjunto de dados de área foliar e volume de raízes apresentou grande variação em torno das médias (Tabela 2).

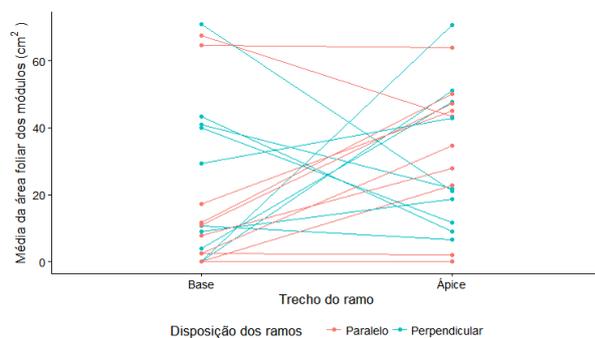
**Tabela 1.** Número de módulos com diferentes composições de órgãos estruturais nos 10 ramos perpendiculares e 10 paralelos.

Orientação	Folha e raiz (base/ápice)	Apenas folhas (base/ápice)	Apenas raízes (base/ápice)	Sem estruturas vegetativas (base/ápice)
Perpendiculares	9 / 17	10 / 16	19 / 8	12 / 9
Paralelos	4 / 14	12 / 20	22 / 7	12 / 9

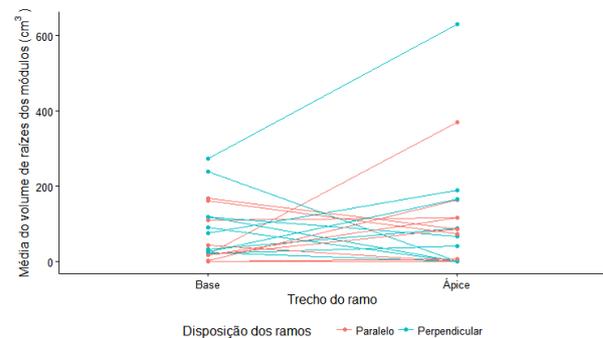
**Tabela 2.** Médias de área foliar e volume de raízes de módulos apicais e basais

Ramos	Área foliar basal (cm <sup>2</sup> )	Área foliar apical (cm <sup>2</sup> )	Volume de raízes basal (cm <sup>3</sup> )	Volume de raízes apical (cm <sup>3</sup> )
Perpendiculares	24,86 ± 23,84	30,14 ± 21,61	102,30 ± 89,86	118,16 ± 192,82
Paralelos	18,47 ± 25,79	33,70 ± 20,77	53,87 ± 67,14	102,01 ± 109,07

Os pares de médias apical e basal de cada ramo para área foliar (Figura 1) e volume de raízes (Figura 2) apresentaram grande variabilidade.



**Figura 1.** Médias pareadas de área foliar por módulo do ápice e da base dos ramos. Linhas vermelhas representam ramos crescendo paralelos ao mar e linhas azuis os ramos crescendo ortogonais ao mar.



**Figura 2.** Médias pareadas do volume de raízes por módulo do ápice e da base dos ramos. Linhas vermelhas representam ramos crescendo paralelos ao mar e linhas azuis os ramos crescendo ortogonais ao mar.

A média da variância entre ápice e base para área foliar em ramos perpendiculares foi de  $0,32 \pm 0,38$  e para os ramos paralelos  $0,34 \pm 0,26$ . O investimento médio em área foliar por módulo de ramos perpendiculares não é significativamente maior que a encontrada em ramos paralelos ( $p=0,585$ ). A média de variância entre ápice e base para o volume de raízes por módulo em ramos perpendiculares foi de  $0,14 \pm 0,07$ , e para os ramos paralelos  $0,11 \pm 0,06$ . Portanto, o investimento médio em raízes por módulo de ramos perpendiculares também não foi significativamente maior do que o encontrado em ramos paralelos ( $p=0,908$ ).

## DISCUSSÃO

A exposição a ambientes mais heterogêneos não é o principal fator promovendo diferenças entre o padrão de desenvolvimento dos módulos. Ramos de *Ipomea pes-caprae* expostos a alta heterogeneidade ambiental apresentaram padrão de desenvolvimento similar aos ramos expostos a condições menos variáveis. Não houve indício de especialização sobre a média de investimento foliar por módulo nem sobre a média de investimento em raízes por módulo. A alta variabilidade encontrada indica que a plasticidade sobre as características morfológicas possivelmente ocorre, mas em outro nível de organização. Outra possível explicação seria de que o desenvolvimento ontogenético dos módulos é altamente independente do restante do indivíduo, não importando a localização do ramo como um todo.

*I. pes-caprae* apresenta diversas características que a permitem se manter no ambiente altamente dinâmico em que é encontrada. A integração fisiológica entre os módulos de um mesmo ramo media a resposta de indivíduos dessa espécie ao soterramento, um dos principais fatores de estresse nos ambientes de duna (Bach, 2000). Módulos soterrados respondem com um aumento na produção de folhas e no crescimento dos estolões. Além disso, a integração entre os módulos também favorece a continuidade do suprimento de água e reservas energéticas para módulos distantes da raiz principal, permitindo que o indivíduo como um todo continue crescendo e produzindo folhas apesar de parte de suas estruturas produtivas estarem soterradas. A espécie também apresenta características que conferem tolerância ao estresse hídrico. A ação das raízes adventícias contribui com um suprimento complementar de água (Kamakura & Furukawa, 2009). A baixa quantidade de biomassa aérea e o baixo índice de área foliar característico da espécie reduzem as taxas de transpiração e

a chance de o indivíduo ser limitado por água e nutrientes (Ripley & Pammenter, 2004). A grande quantidade de mecanismos para lidar com as adversidades do ambiente de duna sugere que a morfologia da planta seja extremamente variável, como observado neste estudo. Essa variação pode ser fruto de respostas integradas entre diferentes módulos, e poderiam estar ocorrendo no nível do indivíduo, e não do módulo.

Como observado no estudo, módulos apicais apresentaram folhas e raízes com maior frequência do que os basais. Espécies herbáceas perenes e clonais como *I. pes-caprae* frequentemente têm seus ramos rompidos pela ação de ondas e tempestades. Os fragmentos dessas espécies comumente são dispersos pela água e colonizam novas localidades (Maun, 2008). Essa característica pode ser entendida como uma estratégia de propagação vegetativa, e seria vantajosa no caso de rompimento do ramo, pois módulos com estruturas vegetativas formadas teriam maior chance de colonizar novas áreas. Portanto, módulos clonais apresentariam alto grau de independência em relação ao indivíduo e tenderiam a produzir suas estruturas vegetativas no início do seu desenvolvimento. Com isso, cada módulo responderia independentemente aos estímulos do microambiente ao qual está exposto e as respostas plásticas seriam condicionadas somente à heterogeneidade em escala espacial fina. Isso acarretaria em uma grande variação morfológica, sem especialização funcional no nível do indivíduo.

A variação morfológica encontrada em ramos de *Ipomoea pes-caprae* não apresenta evidências de que haja diferenças no padrão de investimento em órgãos vegetativos em módulos expostos à maior ou menor heterogeneidade. A alta variação morfológica encontrada em folhas e raízes sugere que as possivelmente ocorrem em outro nível de organização corporal. É possível que as diferenças entre módulos sejam afetadas pelo efeito integrativo entre eles ou pelo desenvolvimento independente em cada módulo. Eu sugiro que, em estudos futuros, seja investigada a variação morfológica em outros níveis de organização.

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente a todos professores e monitores do curso de campo, por todo o aprendizado e pela paciência de levar um curso pesado como esse com bom humor e grandes risadas. Quero agradecer também aos ótimos colegas de curso pelo companheirismo e por todos os bons momentos que passamos juntos. Por fim, quero deixar um agradecimento especial à Diana,

que com todo o amor e carinho cuidou que eu não me desesperasse nos momentos em que os pensamentos não fluíam.

## REFERÊNCIAS

- Bach, C. 2000. Effects of clonal integration on response to sand burial and defoliation by the dune plant *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae). *Australian Journal of Botany*, 48:159-166.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13:115-155.
- de Kroon, H.; H. Huber; J.F. Stuefer & J.M. van Groenendael. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166:73-82.
- Kamakura, M. & A. Furukawa. 2009. Compensatory function for water transport by adventitious roots of *Ipomoea pes-caprae*. *Journal of Plant Research*, 122:327-333.
- Liao, Y.-M., L. Ning-Fei, W. Jin-chuang & C. Jin-Song. 2009. Environmentally-induced functional specialization for locally abundant resources in the stoloniferous herb *Duchesnea indica*. *Acta Ecologica Sinica*, 29:199-203.
- Maun, M.A. 2008. Burial of Plants as a Selective Force in Sand Dunes, pp. 119-135. Em: *Coastal Dunes Ecology and Conservation* (M.L. Martínez & N.P. Psuty, eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- Miner, B.G., S.E. Sultan, S.G. Morgan, D.K. Paddilla, & R.A. Relyea. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 685-692.
- Prado, P.; A. Chalom & A. Oliveira. 2016. Rsampling: Ports the Workflow of "Resampling Stats" Add-in to R. R package version 0.1.1.
- Ripley, B.S. & N.W. Pammenter. 2004. Do low standing biomass and leaf-area index of subtropical coastal dunes ensure that plants have an adequate supply of water? *Oecologia*, 139:535-544.