

# EFEITOS DO ESTRESSE HÍDRICO NO CRESCIMENTO DE *Hovenia dulcis* Thunb. (RHAMNACEAE)

## EFFECTS OF WATER STRESS ON THE GROWTH OF *Hovenia dulcis* Thunb. (RHAMNACEAE)

Helena Chaves Tasca<sup>I</sup> 

Joatan Dellagostin<sup>II</sup> 

Elivane Salette Capellesso<sup>III</sup> 

Tanise Luisa Sausen<sup>IV</sup> 

<sup>I</sup> Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, URI, Erechim, RS, Brasil. Mestre em Ecologia. E-mail: helenachavestasca@gmail.com

<sup>II</sup> Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, URI, Erechim, RS, Brasil. Especialização em Metodologia do Ensino de Física e Química. E-mail: joatan\_d@hotmail.com

<sup>III</sup> Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, URI, Erechim, RS, Brasil. Pós-doutora em Ecologia. E-mail: elivanesc@gmail.com

<sup>IV</sup> Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, URI, Erechim, RS, Brasil. Doutora em Botânica. E-mail: tasausen@uricer.edu.br

**Resumo:** *Hovenia dulcis* é uma espécie arbórea não nativa com alta capacidade de invasão em ecossistemas naturais do sul do Brasil. A invasão dessa espécie tem sido observada em fragmentos florestais antropizados, onde está associada a mudanças nas condições abióticas locais. O objetivo deste estudo foi avaliar as respostas morfológicas de *H. dulcis* ao estresse hídrico. Plantas de *H. dulcis* foram submetidas a três tratamentos hídricos: controle, déficit hídrico e saturação hídrica, ao longo de 15 e 30 dias. Parâmetros de crescimento da parte aérea e raiz, acúmulo de massa seca e atributos funcionais foliares foram avaliados entre os tratamentos hídricos e períodos de avaliação. Os resultados deste estudo indicaram que os parâmetros morfológicos foram mais influenciados pelo tempo de avaliação do que pelas diferenças nos tratamentos hídricos. Com a redução na disponibilidade de água no solo observou-se um maior investimento no acúmulo de biomassa das raízes e uma redução na área foliar específica, evidenciando estratégias de conservação de recursos. Por outro lado, sob condições de saturação hídrica, observou-se um maior investimento no crescimento da parte aérea, sugerindo estratégias de crescimento aquisitivas. Os resultados também destacam a plasticidade fenotípica de *H. dulcis* a condições contrastantes de disponibilidade de água no solo, tanto em situações de deficiência como de excesso hídrico. A manutenção do crescimento e a plasticidade fenotípica da espécie sob diferentes disponibilidades hídricas pode favorecer a invasão em fragmentos do sul do Brasil, os quais apresentam condições microclimáticas influenciadas pelo grau de fragmentação.

**Palavras-chave:** Crescimento radicular. Invasibilidade. Plasticidade fenotípica. Tolerância a seca.

DOI: <https://doi.org/10.31512/vivencias.v20i41.1136>

Submissão: 27-07-2023

Aceite: 13-11-2023

**Abstract:** *Hovenia dulcis* is a non-native tree species with a high invasion capacity in natural ecosystems in southern Brazil. The invasion of this species has been observed in anthropized forest



Esta obra está licenciada com uma Licença Creative Commons Atribuição-NãoComercial-SemDerivações 4.0 Internacional.

fragments, where it is associated with changes in local abiotic conditions. The objective of this study was to evaluate the tolerance of *H. dulcis* to water stress. *H. dulcis* plants were subjected to three water treatments: control, water deficit, and water saturation, over 15 and 30 days. Parameters of shoot and root growth, dry mass accumulation, and foliar functional traits were assessed among the water treatments and evaluation periods. The results of this study indicated that morphological parameters were more influenced by the evaluation time than by differences in water treatments. Under water deficit conditions, a greater investment in root biomass accumulation and a reduction in specific leaf area were observed, revealing resource conservation strategies. Nonetheless, under water saturation conditions, a higher investment in shoot growth was noticed, suggesting more acquisitive growth strategies. The results also highlight the phenotypic plasticity of *H. dulcis* to contrasting soil water availability conditions, both under water deficiency and excess. The maintenance of growth and phenotypic plasticity of the species to different water availabilities may favor the invasion in fragments of southern Brazil, where microclimatic conditions are influenced by the degree of fragmentation.

**Keywords:** Root growth. Invasiveness. Phenotypic plasticity. Drought tolerance.

## Introdução

A disponibilidade de água é o principal fator limitante para a diversidade e produtividade dos vegetais, desempenhando um papel crucial em todas as fases de desenvolvimento das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2017). Além disso, a disponibilidade de água é um dos principais filtros ambientais na dinâmica das comunidades florestais (VILLAGRA *et al.*, 2013; LAMBERS *et al.*, 2008). O estresse hídrico limita o crescimento das plantas, resultando na redução do crescimento, na abscisão foliar e, no fechamento dos estômatos, a fim de evitar a excessiva perda de água (TAIZ; ZEIGER, 2017). Essas respostas iniciais ao déficit hídrico resultam na redução da assimilação de carbono e, conseqüentemente, em atributos foliares (LOZANO *et al.*, 2020) e no acúmulo de massa seca (SAUSEN; ROSA, 2010).

As condições abióticas que afetam diretamente o desenvolvimento dos indivíduos também podem influenciar a capacidade de estabelecimento de espécies vegetais (LAMBERS *et al.*, 2008). As espécies não nativas invasoras são consideradas uma das principais ameaças à conservação dos ecossistemas, causando a redução da diversidade biológica, alteração nos processos ecossistêmicos e extinção de outras espécies (VITOUSEK *et al.*, 1996; WILCOVE *et al.*, 1998; RICHARDSON *et al.*, 2008). Essas espécies demonstram uma alta capacidade de adaptação às condições abióticas locais, frequentemente superando o crescimento e estabelecimento das espécies nativas. No sul do Brasil, a espécie *Hovenia dulcis* Thunb. tem se destacado como a principal espécie invasora em diferentes estágios sucessionais, incluindo áreas degradadas e florestas com dossel fechado (DECHOUM *et al.*, 2015). A alta invasibilidade por

*H. dulcis* em florestas secundárias semiabertas é associada com fatores abióticos e bióticos desses ambientes, tais como a incidência de luz (DECHOUM *et al.*, 2015), composição e espessura da serapilheira e maior umidade do solo, que parecem favorecer a germinação e o estabelecimento de plântulas de *H. dulcis* (DECHOUM *et al.*, 2015). De fato, sob condições controladas, uma alta taxa de germinação e de crescimento inicial foi observada em condições de sombra, indicando as estratégias de estabelecimento da espécie na colonização de ambientes sombreados (CAPELLESSO *et al.*, 2023).

Diante do maior de estabelecimento de *H. dulcis* em ambientes semi-sombreados (CAPELLESSO *et al.*, 2023) e da influência da serapilheira na disponibilidade hídrica do solo, este estudo tem como objetivo verificar se as variações nos atributos morfológicos (crescimento e acúmulo de biomassa) de *H. dulcis* podem ser atribuídas à sua tolerância a condições de estresse hídrico do solo. A hipótese de estudo é que com a redução na disponibilidade de água no solo, será observada um menor crescimento e acúmulo de biomassa, comparadas as plantas sob condições de saturação hídrica do solo, indicando que a maior disponibilidade de água no solo pode favorecer o estabelecimento da espécie em ambientes semi-sombreados.

## Material e métodos

### *Condições de estudo e desenho experimental*

As sementes de *H. dulcis* foram coletadas em fragmentos florestais da região do Sul do Brasil. Inicialmente, a viabilidade das sementes foi avaliada, por meio do teste de imersão, onde sementes sobrenadantes foram consideradas inviáveis e descartadas. As sementes viáveis foram desinfestadas em solução de hipoclorito de sódio 2% durante cinco minutos e lavadas em água corrente durante 20 minutos. Posteriormente, as sementes foram colocadas para germinar em uma mistura de vermiculita e substrato comercial (2:1) em bandejas de polietileno plástico, sob temperatura média do ar e umidade relativa média ao longo do período experimental de 21,88 °C ( $\pm 2,83$ ) e 70,41 % ( $\pm 10,55$ ), respectivamente. O experimento foi desenvolvido no Laboratório de Ecologia e Sistemática Vegetal, da Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – Campus de Erechim.

Após a germinação e abertura das folhas cotiledonares, as plântulas foram transferidas para tubetes de 175 cm<sup>3</sup> com substrato composto por vermiculita e substrato comercial (2:1). As plantas foram aclimatadas durante quatro meses sob condições ambientais do laboratório (luminosidade e temperatura), sendo irrigadas em dias alternados para manter os vasos em 80% da capacidade de vaso, e com aplicação de solução nutritiva de Hoagland uma vez por semana.

A disponibilidade de água no solo foi monitorada através da pesagem dos vasos e determinação do conteúdo gravimétrico de água no solo ( $\theta_m$ ). O conteúdo gravimétrico de água no solo foi determinado a partir da equação:

$$\theta_m = (msu - mss) / mss$$

Plantas de *H. dulcis* foram distribuídas em três tratamentos hídricos: déficit hídrico, controle (irrigadas até 80% da capacidade de vaso) e saturação do solo. O déficit hídrico foi

imposto pela suspensão da irrigação. A saturação hídrica do solo mantendo os vasos a 160% da capacidade de vaso. Após os dois períodos (15 e 30 dias), foram realizadas as avaliações das respostas morfológicas. Em cada tratamento hídrico foram utilizadas 10 plantas para cada período.

## Parâmetros de crescimento

Os parâmetros de crescimento avaliados foram: comprimento da raiz, número de folhas, diâmetro do caule, altura da parte aérea. O comprimento da raiz principal e a altura da parte aérea foram mensurados com auxílio de régua, da região do colo até o ápice radicular e caulinar, respectivamente. O diâmetro do caule foi determinado a cinco centímetros do colo, com auxílio de paquímetro digital, e o número de folhas por contagem.

A área foliar e conteúdo relativo de água na folha foram determinados na folha completamente expandida. A área foliar foi determinada com auxílio do programa ImageJ. Para avaliar o conteúdo relativo de água nas folhas, inicialmente pesaram-se as folhas em balança de precisão logo após a excisão, para a determinação da massa fresca (MF). A seguir foram embebidas em água destilada em placas de Petri, por 24 horas, sobre refrigeração e protegidas de luz. Depois dessa hidratação, o material foi então pesado para determinação da massa túrgida (MT). As folhas foram colocadas em sacos de papel e secas na estufa (60 °C) por uma semana, e depois pesadas para determinação da massa seca (MS). O conteúdo relativo de água (CRAf) foi calculado pela seguinte equação:

$$\text{CRAf} = (\text{MF} - \text{MS}) / (\text{MT} - \text{MS})$$

A parte área e raiz foram separadas para determinação da massa seca da raiz, da parte aérea, a razão entre elas e a massa seca total da planta. As plantas foram secas em estufa a 60° C até peso constante e, posteriormente, pesadas em balança analítica de precisão. A área foliar específica (AFE) foi determinada pela razão entre a área foliar e a massa foliar. O conteúdo de massa seca foliar foi avaliado por meio da razão entre a massa foliar seca e a massa foliar fresca (CMSF). Todos os parâmetros foram avaliados em 10 plantas (repetições biológicas) por tratamento hídrico e período, totalizando 60 plantas.

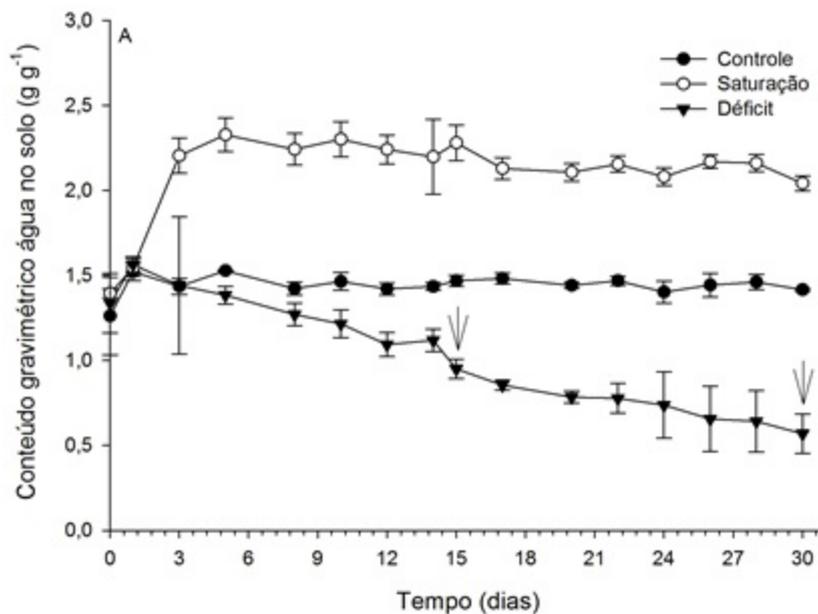
## Análise de dados

A variação no conteúdo gravimétrico de água no solo e nas características morfológicas entre os tratamentos hídrico (Controle, déficit hídrico e saturação hídrica) ao longo do período experimental (15 e 30 dias) foram avaliados por meio de Análise de variância (ANOVA) *two-way*, seguido de teste de Tukey. Todas as variáveis morfológicas com distribuição não normal foram logaritmizadas (comprimento da raiz, número de folhas, altura da parte aérea, área foliar específica, massa seca da parte aérea, massa seca da raiz e massa seca total). As análises foram realizadas no pacote ‘vegan’ (OKSANEN *et al.*, 2022), no ambiente estatístico R (R CORE TEAM, 2022).

## Resultados e discussão

A interrupção da irrigação resultou na redução do conteúdo gravimétrico de água do solo de  $1,5 (\pm 0,05) \text{ g g}^{-1}$  para  $1,0 (\pm 0,06) \text{ g g}^{-1}$  (15 dias) e para  $0,5 (\pm 0,11) \text{ g g}^{-1}$  (30 dias), o que corresponde a uma redução de cerca de 33% e 67%, respectivamente (Figura 1). As plantas do tratamento controle permaneceram com valores constantes no conteúdo gravimétrico de água do solo ao longo do período experimental (média de  $1,38 \pm 0,04 \text{ g g}^{-1}$ ), enquanto as plantas sob saturação hídrica apresentaram valores médios do conteúdo gravimétrico de água no solo de  $2,4 (\pm 0,08) \text{ g g}^{-1}$  (aumento de 60%).

Figura 1. Conteúdo gravimétrico de água no solo durante o período experimental. As setas indicam os períodos de desmonte para avaliação do crescimento.



O crescimento da raiz não apresentou diferença nos tratamentos hídricos nos dois tempos de avaliação. No entanto, após 30 dias, as plantas submetidas ao déficit hídrico exibiram os menores valores de comprimento radicular em comparação com as plantas controle e sob saturação hídrica (Figura 2a; Tabela 1). Esse resultado contrasta com a expectativa de que as plantas sob condições de déficit hídrico aumentassem seu crescimento radicular como uma estratégia para maximizar a absorção de água (BOONMAN *et al.*, 2020; MANCHADI *et al.*, 2006). Cabe ressaltar que a avaliação realizada neste estudo focou exclusivamente no comprimento da raiz principal. É importante considerar que, sob condições de crescimento em vasos, o aumento no crescimento das raízes laterais pode representar uma estratégia para otimizar a absorção de água durante períodos de déficit hídrico (POORTER; NAGEL, 2000; SAUSEN; ROSA, 2010). Portanto, embora não tenha sido observado um aumento no comprimento da raiz principal, é possível que tenha ocorrido um redirecionamento do investimento para o crescimento de raízes laterais, que não foi avaliado neste estudo.

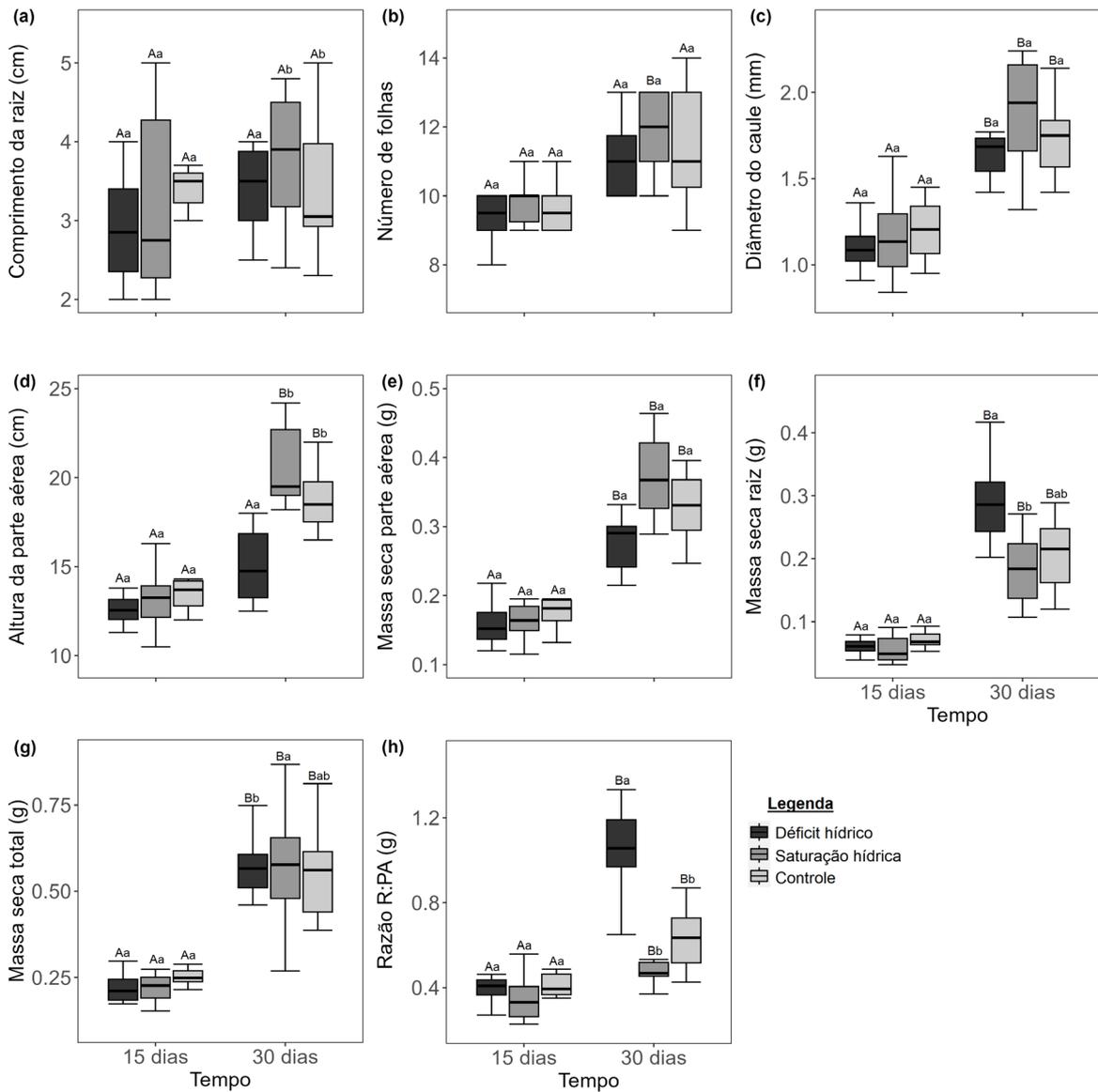
O número de folhas não apresentou diferenças entre os tratamentos hídricos e tempos de avaliação (Figura 2b; Tabela 1), com exceção do tratamento de saturação aos 30 dias, onde foi observado um maior número de folhas. Esses resultados sugerem que o déficit hídrico não atuou como um fator limitante para essa espécie, uma vez que a abscisão foliar é uma resposta fisiológica que permite à planta evitar a perda excessiva de água (AMMAR *et al.*, 2020; GORETA *et al.*, 2007). A tolerância da espécie ao déficit hídrico pode desempenhar um papel relevante em termos de conservação, uma vez que a capacidade de manter folhas pode favorecer sua sobrevivência em comparação com espécies nativas na região sul do país (BINOTTO *et al.*, 2016). Essa vantagem adaptativa pode contribuir para a invasão de *H. dulcis* em ambientes estressantes, o que pode ter implicações significativas para a biodiversidade local.

O diâmetro do caule e a altura da parte aérea apresentaram um aumento após 30 dias de experimento (Figura 2c; Figura 2d; Tabela 1). Esse padrão temporal de crescimento, especialmente no diâmetro do caule, evidencia o rápido crescimento da espécie, característica que é observada em espécies não-nativas invasoras (FRIDLEY *et al.*, 2022). Além disso, essas características de investimento em crescimento são essenciais para o crescimento e sustentação dos organismos (FALSTER; WESTOBY, 2003; BURDA *et al.*, 2022; POORTER *et al.*, 2003). No entanto, é importante ressaltar que os menores valores de diâmetro do caule e altura da parte aérea foram observados para o tratamento de déficit hídrico, evidenciando os efeitos negativos da menor disponibilidade de água no solo no crescimento da parte aérea.

Quanto ao acúmulo de biomassa, não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos hídricos aos 15 dias (Figuras 2e, 2f, 2g; Tabela 1). Entretanto, após 30 dias, o acúmulo de biomassa na parte aérea e total foi menor no tratamento de déficit hídrico em comparação com o tratamento de saturação (Figura 2e e 2g). Por outro lado, foi observado um maior acúmulo de biomassa nas raízes sob condições de déficit hídrico (Figura 2f), acompanhado pela maior razão R:PA (Figura 2h). Esses resultados indicam a alocação de recursos para as raízes, o que pode maximizar a absorção de água e estar associado a um maior investimento em raízes laterais (GIEHL; VON WIRÉN, 2018). A maior capacidade de adquirir, alocar e usar recursos, como observada neste trabalho em *H. dulcis*, pode ser associada com um aumento na vantagem competitiva de espécies não-nativas invasoras em relação às espécies nativas, especialmente em ambientes de dossel fechado (FRIDLEY *et al.*, 2023). A capacidade de maximizar o crescimento das raízes em resposta ao déficit hídrico pode permitir o acesso a recursos hídricos mais profundos no solo, o que pode ser uma estratégia importante em muitas espécies em ambientes com disponibilidade limitada de água (LOZADA *et al.*, 2022).

As diferenças observadas nos parâmetros de crescimento e acúmulo de biomassa contribuem para uma melhor compreensão das estratégias de aquisição de recursos de *H. dulcis* em resposta a redução na disponibilidade de água no solo e destacam a importância de considerar a alocação de biomassa e o crescimento diferencial entre partes da planta ao estudar a ecologia e a invasibilidade de espécies não nativas em ecossistemas vulneráveis e conservados.

Figura 2. Parâmetros de crescimento e acúmulo de biomassa em plantas de *Hovenia dulcis* submetidas aos tratamentos hídricos após 15 e 30 dias. (a) Comprimento da raiz, (b) Número de folhas, (c) Diâmetro do caule, (d) Altura parte aérea, (e) massa seca da parte aérea, (f) massa seca da raiz, (g) massa seca total (h) razão raiz:parte aérea (razão R:PA). Letras maiúsculas diferentes indicam diferenças entre os tempos (15 e 30 dias) e letras minúsculas indicam diferenças dentro do mesmo tempo entre os tratamentos hídricos (Controle, Saturação e Déficit hídrico).



A área foliar específica (AFE) apresentou maiores valores aos 15 dias em todos os tratamentos hídricos, sendo que a saturação hídrica resultou nos maiores valores observados (Figura 3a; Tabela 1). Entretanto, após 30 dias, ocorreu uma redução na AFE em todos os tratamentos hídricos. Essa diminuição na AFE foi acompanhada por um aumento de aproximadamente 50% na massa foliar, indicando um maior investimento em massa seca foliar em detrimento da área foliar. No tratamento de déficit hídrico, observaram-se os menores valores de AFE após 15 dias (Figura 3a), devido a redução da área foliar sob suspensão da irrigação. Muitas espécies, em resposta ao déficit hídrico, reduzem a área foliar, o que permite as folhas a manter o turgor e minimizar o dano celular, e essa resposta é relacionada com um aumento a sobrevivência nessas condições. A redução em AFE é correlacionado com o conteúdo de massa seca foliar (CMSF),

sendo associada com a tolerância a seca (MARKESTEIJN *et al.*, 2011). Embora não tenha sido observada diferença no conteúdo de massa seca foliar (CMSF) entre os tratamentos hídricos em ambos os períodos de avaliação (Figura 3c, Tabela 1), nossos resultados indicam que a redução no tamanho foliar foi uma estratégia rápida adotada por *H. dulcis* para minimizar a perda de água em resposta a redução no conteúdo gravimétrico de água no solo.

Adicionalmente, observamos que o menor conteúdo relativo de água na folha (CRAF) foi observado aos 30 dias nas plantas submetidas a suspensão da irrigação (Figura 3b; Tabela 1). Essa redução no CRAF evidencia a resposta da planta à progressiva diminuição da disponibilidade de água no solo, uma vez que a planta perde água para o ambiente, mas não consegue suprir essa deficiência pela redução de água no solo. Esses resultados enfatizam a importância da resposta rápida da planta às variações na disponibilidade de água e sobre as estratégias de ajuste nos atributos foliares. As respostas observadas neste estudo destacam a plasticidade fenotípica de *H. dulcis* em ambientes com condições hídricas variáveis e pode ter implicações importantes para o manejo e conservação de ecossistemas vulneráveis à invasão por espécies não nativas.

Figura 3. Atributos foliares em plantas de *Hovenia dulcis* submetidas aos tratamentos hídricos após 15 e 30 dias.

(a) área foliar específica (AFE), (b) conteúdo relativo de água na folha (CRAF) e (c) conteúdo de massa seca foliar (CMSF). Letras maiúsculas indicam diferenças entre os tempos (15 e 30 dias) e letras minúsculas indicam diferenças dentro do mesmo tempo para os diferentes tratamentos hídricos (Controle, Saturação e Déficit hídrico).

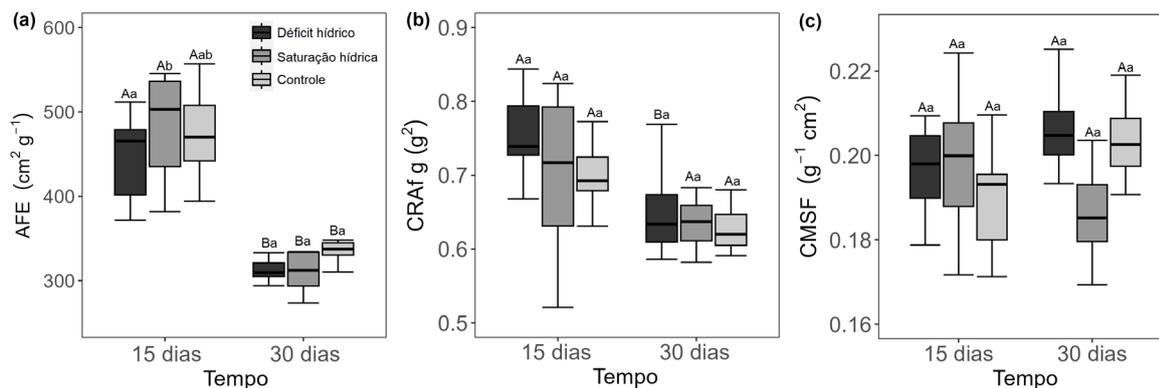


Tabela 1. Resultados da ANOVA de dois fatores para os tratamentos hídricos (TH) e períodos (tempo) em características morfológicas e atributos funcionais foliares de plantas de *H. dulcis* após 15 e 30 dias sob condições controle, déficit e saturação hídrica. Comprimento da raiz (Cr), Número de Folhas (Nf), Diâmetro do caule (Dc), Altura da parte aérea (APa), massa seca da parte aérea (MSPa), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), razão raiz:parte aérea (R:PA), área foliar específica 9AFE), conteúdo relativo de água na folha (CRAf) e Conteúdo de massa seca foliar (CMSf).

Características morfológicas	Fatores	F	P
Cr (cm)	TH	1,41	0,25
	Tempo	4,71	0,03
Nf	TH	0,25	0,78
	Tempo	27,91	<0,001
Dc (mm)	TH	2,14	0,13
	Tempo	120,77	<0,001
APa (cm)	TH	5,76	0,005
	Tempo	66,22	<0,001
MSPa (g)	TH	3,55	0,03
	Tempo	132,53	<0,001
MSR (g)	TH	7,33	0,001
	Tempo	228,02	<0,001
Características morfológicas	Fatores	F	P
MST (g)	TH	1,05	0,36
	Tempo	217,33	<0,001
Razão R:PA (g)	TH	20,37	<0,001
	Tempo	84,72	<0,001
AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	TH	4,79	0,01
	Tempo	57,08	<0,001
CRAf (g <sup>2</sup> )	TH	1,44	0,24
	Tempo	20,3	<0,001
CMSf (g <sup>-1</sup> cm <sup>2</sup> )	TH	1,26	0,29
	Tempo	0,29	0,59

Os resultados observados neste estudo indicam que a espécie *H. dulcis* apresenta atributos morfológicos e foliares associados a maior conservação de recursos em situações de redução na disponibilidade de água no solo. Entre as respostas observadas destaca-se o maior investimento no acúmulo de biomassa das raízes e redução na área foliar específica. Essas características permitem que a espécie maximize a absorção de água e evite perda excessiva, o que reflete em estratégias de conservação de recursos. Todavia, sob situação contrastante, de saturação hídrica, a espécie apresenta atributos aquisitivos, tais como o investimento no crescimento da parte aérea. A plasticidade fenotípica da espécie pode ser particularmente importante na invasão aos ambientes subtropicais.

## Considerações finais

*H. dulcis* é uma espécie com alta capacidade de invasão nos fragmentos florestais do sul Brasil, o que a torna o foco de estudos que visam compreender seu potencial de germinação, estabelecimento e recrutamento nesses ecossistemas. A capacidade de germinação e estabelecimento em diferentes condições de luminosidade pode facilitar sua invasão em ambientes que sofreram distúrbios, principalmente em bordas de fragmentos e/ou fragmentos em estágio inicial e intermediário. Embora as condições ambientais de disponibilidade de luz para essa espécie sejam bem conhecidas nesses fragmentos florestais, o impacto das condições hídricas do solo em seu desenvolvimento é desconhecido.

Neste trabalho, avaliamos se a capacidade de estabelecimento de *H. dulcis* em florestas secundárias semiabertas está associada à tolerância a condições contrastantes de disponibilidade hídrica do solo. Nossos resultados evidenciaram a tolerância de *H. dulcis* em diferentes condições de disponibilidade de água no solo, tanto em situações de déficit como de saturação hídrica. Os parâmetros morfológicos avaliados neste estudo indicaram um efeito principalmente do tempo de avaliação, mais do que diferenças entre os tratamentos hídricos.

É importante destacar que após 30 dias de suspensão da irrigação nós observamos uma redução de 67% no conteúdo gravimétrico de água no solo, o que não nos permite inferir que as respostas observadas em *H. dulcis* indiquem a tolerância a seca. Todavia, a partir do conjunto de atributos avaliados nós observamos que as plantas submetidas a suspensão da irrigação apresentaram estratégias de conservação de água, em resposta a progressiva redução na disponibilidade de água no solo.

Por outro lado, nas plantas em condições de saturação hídrica do solo, as diferenças nos parâmetros morfológicos entre os tempos de avaliação (15 e 30 dias) evidenciaram estratégias de crescimento que foram similares às observadas nas plantas do grupo controle. A alta invasibilidade em fragmentos florestais subtropicais pode ser associada à plasticidade fenotípica da espécie diante de condições contrastantes de disponibilidade hídrica do solo. Adicionalmente, a ausência de diferenças entre as plantas em condições controle e sob saturação hídrica do solo permite inferir que a espécie também parece tolerar ambientes fechados, caracterizados por maior sombreamento e umidade do solo, o que facilita sua capacidade de invasão e estabelecimento em fragmentos florestais conservados.

## Referências

AMMAR, A.; BEN AISSA, I.; MARS, M.; GOUIAA, M. Comparative physiological behavior of fig (*Ficus carica* L.) cultivars in response to water stress and recovery. **Scientia Horticulturae**, v. 260, n. 108881, 2020. DOI: [10.1016/j.scienta.2019.108881](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108881)

BINOTTO, B.; ANTONIAZZI, A. P.; NEUMANN, G. M.; SAUSEN, T. L.; BUDKE, J. C. Tolerância de plântulas de *Cedrela fissilis* Vell. a diferentes amplitudes e intensidades de inundação. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 4, p. 1339-1348, 2016. DOI: [10.5902/1980509825153](https://doi.org/10.5902/1980509825153)

BOONMAN, C. C. F.; van LANGEVELDE, F.; OLIVEIRAS, I.; COUÉDON, J.; LUIJKEN, N.; MARTINI, D.; VEENENDALL, E. M. On the importance of root traits in seedlings of tropical tree species. **New Phytologist**, v. 227, n. 1, p. 156-167, 2020. <https://doi.org/10.1111/nph.16370>

BURDA, T. M.; CAPELLESO, E. S.; FRANCI, L. C.; MARQUES, M. C. M. Allometric relationships of tropical trees along a successional gradient. **Trees**, v. 36, p. 439-449, 2022. DOI: 10.1007/s00468-021-02219-3

CAPELLESO, E., S.; SCRONVOSKI, K. L.; BUDKE, J. C.; SALINAS, L. M.; BUSTAMANTE, R.; SAUSEN, T. L. Shade explains *Hovenia dulcis* Thunb. invasiveness in subtropical forest fragments: a microcosm experiment. **Acta Ambiental Catarinense**, v. 20, n.1, 2023. DOI: 10.24021/raac.v20i1.6026

DECHOUM, M.S.; CASTELLANI, T.T.; ZALBA, S.M.; REJMÁNEK, M.; PERONI, N.; TAMASHIRO, J. Y. Community structure, succession and invasibility in a seasonal deciduous forest in southern Brazil. **Biological Invasions**, v. 17, p.1697–1712, 2015a. DOI: 10. 1007/ s10530- 014- 0827-6

DECHOUM, M.S.; ZENNI, R.D.; CASTELLANI, T.T.; ZALBA, S.M.; REJMÁNEK, M. Invasions across secondary forest successional stages: effects of local plant community, soil, litter, and herbivory on *Hovenia dulcis* seed germination and seedling establishment. **Plant Ecology**, v. 216, p. 823-833, 2015b. DOI: 10.1007/s11258-015-0470-z

FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Plant height and evolutionary games. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 7, p. 337-343, 2003. DOI: 10.1016/S0169-5347(03)00061-2

FRIDLEY, J.D.; BELLINGHAM, P. J.; CLOSSET-KOPP, D.; DAEHLER, C. C.; DECHOUM, M.S.; MARTIN, P. H.; MURPHY, H. T.; ROJAS-SANDOVAL, J.; TNG, D. A general hypothesis of forest invasions by woody plants based on whole-plant carbon economics. *Journal of Ecology*, v. 111, p. 4–22, 2023. DOI: 10.1111/1365-2745.14001

GIEHL, R. F. H.; VON EIRÉN, N. Hydropatterning-how roots test the waters. **Science**, v. 362, n. 6421, p. 1358-1359, 2018. DOI: 10.1126/science.aav9375

GORETA, S.; LESKOVAR, D. I.; JIFON, J. L. Gas exchange, water status, and growth of pepper seedlings exposed to transient water deficit stress are differentially altered by antitranspirants. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 132, n. 5, p. 603-610, 2007. DOI: 10.21273/JASHS.132.5.603

LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. (Eds). **Plant Physiological Ecology**, Springer New York, 540 p. 2008.

LOZANO, Y.M.; AGUILAR-TRIGUEROS, C.A.; FALIG, I.C.; RILLIG, M.C. Root trait responses to drought are more heterogeneous than leaf trait responses. **Functional Ecology**, v. 34, p. 2224–2235, 2020. DOI: 10.1111/1365-2435.13656

MANSCHADI, A. M.; CHRISTOPHER, J.; deVOIL, P.; HAMMER, G. L. The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. **Functional Plant Biology**, v. 33, n. 9, p. 823-837, 2006. DOI: 10.1071/FP06055

MARKESTEIJN, L.; POORTER, L.; PAZ, H.; SACK, L.; BONGERS, F. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, p. 137-148, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x

POORTER, L.; BONGERS, F.; STERCK, F. J.; WÖLL, H. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. **Ecology**, v. 84, n. 3, p. 602-608, 2003. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0602:AORFTS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0602:AORFTS]2.0.CO;2)

POORTER, H.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, p.595-607, 2000.

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

RICHARDSON, D.M.; VAN WILGEN, B.W.; NUNEZ, M.A. Alien conifer invasions in South America: short fuse burning? **Biological Invasions**, v. 10, p. 573-577, 2008. DOI: /10.1007/s10530-007-9140-y

SAUSEN, T.L.; ROSA, L.M. G. Growth and carbon assimilation limitations in *Ricinus communis* (Euphorbiaceae) under soil water stress conditions. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, p. 648-654, 2010. DOI: 10.1590/S0102-33062010000300008

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 6 ed. Porto Alegre: Artmed. 2017.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F.G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P.R.; O'HARA, R.B.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M.H.H.; SZOECS E.; WAGNER, H. **vegan**: Community Ecology Package, version 2.5-7. 2022.

VILLAGRA, M.; CAMPANELLO, P.I.; BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G. Functional relationships between leaf hydraulics and leaf economic traits in response to nutrient addition in subtropical tree species. **Tree physiology**, v. 33, p. 1308-1318, 2013. DOI: 10.1093/treephys/tpt098

VITOUSEK, P.M.; D'ANTONIO, C.M.; LOOPE, L.L.; WESTBROOK, R. Biological invasions as global environmental change. **American Scientist**, v. 84, p. 468-478, 1996.

WILCOVE, D.S.; ROTHSTEIN, D.; DUBOW, J.; PHILLIPS, A.; LOSOS, E. Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States Assessing the relative importance of habitat destruction, alien species, pollution, overexploitation, and disease. **BioScience**, v. 48, p. 607-615, 1998. DOI: 10.2307/1313420