

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

BÁRBARA DE OLIVEIRA RAMALDES

**TOLERÂNCIA A REGIMES TÉRMICOS CONTRASTANTES EM
MUDAS DE *Myrsine coriacea* PROVENIENTES DE MATRIZES
LOCALIZADAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ALTITUDE**

**VITÓRIA – ES
2020**

BÁRBARA DE OLIVEIRA RAMALDES

**TOLERÂNCIA A REGIMES TÉRMICOS CONTRASTANTES EM
MUDAS DE *Myrsine coriacea* PROVENIENTES DE MATRIZES
LOCALIZADAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ALTITUDE**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Fisiologia Vegetal.

Orientador(a): Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte

**VITÓRIA – ES
2020**

Ficha catalográfica disponibilizada pelo Sistema Integrado de
Bibliotecas - SIBI/UFES e elaborada pelo autor

Ramaldes, Bárbara de Oliveira, 1994-
R165t Tolerância a regimes térmicos contrastantes em mudas de
Myrsine coriacea provenientes de matrizes localizadas ao longo
de um gradiente de altitude / Bárbara de Oliveira Ramaldes. -
2020.

93 f. : il.

Orientador: Paulo Cezar Cavatte.

Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e
Naturais.

1.Fisiologia vegetal. 2.Temperatura. 3.Altitude. 4. Ecótipo.
5. Mudanças climáticas. 6. Manejo florestal. I. Cavatte, Paulo
Cezar. II. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de
Ciências Humanas e Naturais. III. Título.

CDU: 57

**TOLERÂNCIA A REGIMES TÉRMICOS CONTRASTANTES EM
MUDAS DE *Myrsine coriacea* PROVENIENTES DE MATRIZES
LOCALIZADAS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ALTITUDE**

BÁRBARA DE OLIVEIRA RAMALDES

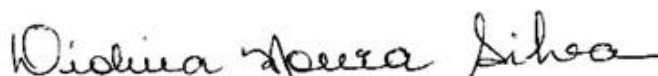
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais, da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do Grau de Mestre em Biologia Vegetal na área de concentração Fisiologia Vegetal.

Aprovada em 28 de fevereiro de 2020.

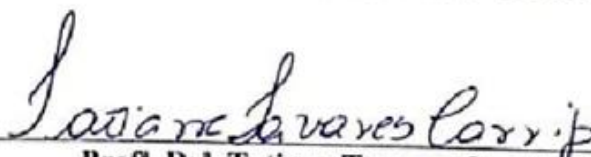
Comissão Examinadora:



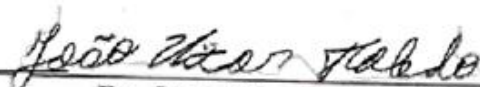
Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte (UFES)
Orientador e Presidente da Comissão Examinadora



Prof. Dr. Diolina Moura Silva (UFES)
Examinadora Titular Interna



Prof. Dr. Tatiana Tavares Carrijo (UFES)
Examinadora Titular Externa



Dr. João Vítor Toledo (UFES)
Examinador Titular Externo

A **Deus**, meu sustentador

Ao meu marido amado, **Demilson Junior**

Aos meus pais maravilhosos, **Nilson e Edina**

DEDICO, bem como todas as demais conquistas.

AGRADECIMENTOS

A Deus toda honra, glória e louvor, a fim de que eu diminua e Ele cresça!

Ao meu amado marido, Demilson Junior, por todo amor, carinho, compreensão e apoio;

Aos meus pais, Nilson e Edina, por me concederem a vida e contribuírem para a construção de quem eu sou. Por sempre acreditarem em mim e sonharem os meus sonhos;

À minha avó, D. Nita, e minha sogra, Sueli, por todas as palavras de incentivo e orações;

À Universidade Federal do Espírito Santo e, especialmente, ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, pela oportunidade de desenvolvimento profissional no campo da Ciência;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa de pesquisa;

À Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES) e à empresa Vale pelo financiamento do projeto de pesquisa do qual este trabalho faz parte;

Ao meu orientador, Professor Paulo Cezar Cavatte, pela confiança, orientação e por toda paciência que teve comigo durante esse período de amadurecimento científico. Agradeço por compartilhar seus conhecimentos e contribuir para minha formação profissional;

Ao Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal da UFES de Jerônimo Monteiro, pela infraestrutura e colaboração para a execução deste trabalho nas casas de vegetação climatizadas, em especial ao professor José Eduardo Macedo Pezzopane, por acolher esta ideia, e ao Dr. João Vítor Toledo, por todo apoio com os equipamentos;

Aos laboratórios da UFES de Alegre: Laboratório de Botânica, Laboratório de Fisiologia e Nutrição, Laboratório de Bioquímica e Biologia, e Laboratório de Farmacognosia, pela disponibilidade de equipamentos e materiais necessários;

Ao Renan Hollunder, pela contribuição e auxílio nas análises estatísticas;

Aos meus colegas que contribuíram de maneira imprescindível, ajudando nos cuidados e análises com nossas plantinhas de *Myrsine coriacea* e compartilhando seus conhecimentos: Vinícius Moreira, Angélica Tomazeli, Josimar Aleixo, Jéssica Pereira, Thales Capetine e todos que contribuíram, mesmo que de forma indireta; e aos colegas de pesquisa, que trabalharam no laboratório de Botânica, pela convivência e colaboração mútua;

Às queridas, Cida, Sônia e D. Maria, por me acolherem em Jerônimo Monteiro com tanto carinho.

A todos, muito obrigada!

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Localização e respectivas altitudes (em metros) das sete populações de coleta dos frutos da espécie *Myrsine coriacea*, situadas em municípios do estado do Espírito Santo, Brasil..... 29
- Figura 2** – Mudanças de *Myrsine coriacea* em tubetes, sobre a bancada do Viveiro Florestal Universitário da UFES (Jerônimo Monteiro-ES, Brasil)..... 30
- Figura 3** – Plantas de *Myrsine coriacea* cultivadas em vasos e distribuídas em bancadas de metal em casas de vegetação, localizadas na área experimental do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal da UFES (Jerônimo Monteiro-ES, Brasil). 31
- Figura 4** – Estrutura das casas de vegetação, localizadas na área experimental do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal da UFES (Jerônimo Monteiro-ES, Brasil): (A) área externa e (B) interna das casas de vegetação; (C) sensores de temperatura e umidade relativa do ar; (D) sensor de radiação fotossinteticamente ativa; (E) estrutura de armazenamento do datalogger; (F) painel de controle. 33
- Figura 5** – Equipamentos de controle de temperatura e umidade relativa do ar em casas de vegetação climatizadas, localizadas na área experimental da UFES (Jerônimo Monteiro-ES, Brasil). (A) Exaustores; (B) painéis evaporativos em visão interna e (C) externa das casas de vegetação; (D) ar-condicionado..... 34
- Figura 6** – Variações das médias horárias, durante o período de dezembro de 2018 a abril de 2019, de (A) temperatura do ar (Tar), (B) déficit de pressão de vapor (DPV) e (C) temperatura do solo (Tsolo) em dois regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)], estabelecidos em casas de vegetação em Jerônimo Monteiro-ES, Brasil..... 36
- Figura 7** – Variação média, durante o período de dezembro de 2018 e abril de 2019, da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidida (A) e acumulada ao longo dos dias (B) em casas de vegetação climatizadas, localizadas em Jerônimo Monteiro-ES, Brasil. 37
- Figura 8** – Altura do caule (ALC, cm), diâmetro do caule (DIC, mm) e número de folhas (NUF, un.) de plantas de *Myrsine coriacea* após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Quadrados cinza: BDA (Baixa demanda atmosférica); Círculos brancos: ADA (Alta demanda atmosférica). * indica diferença significativa ($P \leq 0,05$) pelo teste *F*. Utilizou-se menor escala para a representação dos dados da população localizada à 1774 metros de altitude em função da magnitude dos dados. 46
- Figura 9** – Taxa de crescimento relativo (TCR) de altura do caule (TCR_a , $cm\ cm^{-1}\ dia^{-1}$), diâmetro do caule (TCR_d , $mm\ mm^{-1}\ dia^{-1}$) e número de folhas (TCR_n , $un.\ un^{-1}\ dia^{-1}$) de plantas de *Myrsine coriacea* após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Quadrados cinza: regime térmico de BDA – Baixa demanda atmosférica; Círculos brancos: regime térmico de ADA – Alta demanda atmosférica. * indica diferença significativa ($P \leq 0,05$) pelo teste *F*. 47

Figura 10 – Plantas de *Myrsine coriacea* provenientes de populações nativas, localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. A) Regime térmico de BDA – baixa demanda atmosférica; B) Regime térmico de ADA – Alta demanda atmosférica. A disposição das plantas nas imagens representa o gradiente de menor para maior altitude de origem (m), seguindo da extremidade esquerda para a direita..... 48

Figura 11 – Diferença relativa (%) entre os regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)] na altura do caule (ALC), diâmetro do caule (DIC) e número de folhas (NUF), avaliada ao longo do período de cultivo (20, 35, 50, 65, 80, 95 e 110 dias após o cultivo) em plantas de *Myrsine coriacea*, provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude..... 49

Figura 12 – Massa seca total (MST, g), razão de área foliar (RAF, cm^2g^{-1}) e fração de massa caulinar (FMC, g g^{-1}) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Barras brancas: BDA (Baixa demanda atmosférica); Barras cinza: ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as populações de origem dentro de cada regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste Scot-Knott. * indica diferença significativa dentro das populações entre os regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste *F*..... 52

Figura 13 – Diferença relativa (%) entre os regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)] na massa seca total (MST), área foliar total (AFT), área foliar unitária (AFU), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), fração de massa radicular (FMR), fração de massa caulinar (FMC) e fração de massa foliar (FMF) em plantas de *Myrsine coriacea*, provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude..... 53

Figura 14 – Diferença relativa (%) entre os regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)] na taxa fotossintética máxima sob irradiância saturante (A_{max}), taxa de respiração no escuro (R_d), ponto de compensação luminosa (PCL), ponto de saturação luminosa (PSL), convexidade da curva (θ) e eficiência quântica (ϕ) em plantas de *Myrsine coriacea*, provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude..... 56

Figura 15 – Ponto de compensação luminosa (PCL, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Barras brancas: BDA (Baixa demanda atmosférica); Barras cinza: ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as populações de origem dentro de cada regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste Scot-Knott. * indica diferença significativa dentro das populações entre os regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste *F*. 58

Figura 16 – Curvas de resposta da assimilação líquida de CO_2 (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), taxa de transporte de elétrons (ETR , $\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e eficiência quântica (ϕ , mol mol^{-1}) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PAR), em plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Quadrados cinza: BDA (Baixa demanda atmosférica), Círculos brancos: ADA (Alta demanda atmosférica)..... 59

Figura 17 – Curvas de resposta de condutância estomática (g_s , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$), concentração intracelular de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{ar}$) e taxa transpiratória (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PAR), em plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Quadrados cinza: BDA (Baixa demanda atmosférica), Círculos brancos: ADA (Alta demanda atmosférica). .. 60

Figura 18 – Curvas de resposta de taxa respiratória (R_p , $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), relação entre a taxa de fotorrespiração e de fotossíntese bruta (R_p/A_g) e velocidade máxima de carboxilação da RubisCO (V_{cmax} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PAR), em plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Quadrados cinza: BDA (Baixa demanda atmosférica), Círculos brancos: ADA (Alta demanda atmosférica)..... 61

Figura 19 – Diferença relativa (%) entre os regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)] de clorofila *a* (CLa); clorofila *b* (CLb); clorofilas totais (CL_T); carotenoides (CAR); relação entre a concentração de clorofila *a* e clorofila *b* (CLa/ CLb); relação entre a concentração de clorofilas totais e carotenoides (CL_T/ CAR); nitrogênio foliar (N); fósforo foliar (P); carbono foliar (C); relação entre a concentração de nitrogênio e fósforo foliares (N/P); relação entre a concentração de carbono e nitrogênio foliares (C/N); composição isotópica de ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$); composição isotópica de ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$), em plantas de *Myrsine coriacea*, provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude.. 65

Figura 20 – Relação entre a concentração de clorofila *a* e clorofila *b* (CLa/ CLb, g kg⁻¹ MS), relação entre a concentração de clorofilas totais e carotenoides (CLT/ CAR, g kg⁻¹ MS), nitrogênio foliar (N, %), relação entre a concentração de carbono e nitrogênio foliares (C/N) e composição isotópica de ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$, ‰) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Barras brancas: BDA (Baixa demanda atmosférica); Barras cinza: ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as populações de origem dentro de cada regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste Scot-Knott. * indica diferença significativa dentro das populações entre os regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste *F*. 66

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Caracterização das regiões de localização das sete populações de coleta de frutos da espécie *Myrsine coriacea*, do estado do Espírito Santo, Brasil. Altitude (ALT), coordenadas geográficas (latitude e longitude), temperatura do ar média anual (T_{ar}) e precipitação acumulada (PRE), de um ciclo fenológico completo da espécie (dezembro de 2015 a novembro de 2016). Dados climáticos adaptados de Valente, 2017. 29
- Tabela 2** – Análise química do substrato utilizado no experimento para o plantio de mudas de *Myrsine coriacea*. 31
- Tabela 3** – Valores máximos, médios e mínimos de temperatura do ar (T_{ar}), déficit de pressão de vapor (DPV) e temperatura do solo (T_{solo}) nos períodos diurno e noturno entre dezembro de 2018 e abril de 2019, nos regimes térmicos de BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica), estabelecidos em casas de vegetação climatizadas, localizadas na área experimental da UFES (Jerônimo Monteiro-ES, Brasil)... 35
- Tabela 4** – Proporção da variação total explicada (%) pelos fatores regimes térmicos (RET) e altitude de origem (ALT), e pela interação entre os fatores (RET x ALT), obtida na análise de variância (ANOVA) de dois fatores, em características de crescimento de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes..... 50
- Tabela 5** – Variabilidade (%) intra e interpopulacional (CV_{intra} e CV_{inter} , respectivamente) de características de crescimento de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)]. 51
- Tabela 6** – Altura do caule (ALC), diâmetro do caule (DIC), áreaa foliar total (AFT), número de folhas (NUF), área foliar unitária (AFU), área foliar específica (AFE), fração de massa radicular (FMR) e fração de massa foliar (FMF) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes (RET): BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as médias dos regimes térmicos e das populações de origem pelos testes *F* e Scott-Knott, respectivamente, à significância de 5%. 54
- Tabela 7** – Proporção da variação total explicada (%) pelos fatores regimes térmicos (RET) e altitude de origem (ALT), e pela interação entre os fatores (RET x ALT), obtida na análise de variância (ANOVA) de dois fatores, em parâmetros de curvas de luz e taxa respiratória de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. 55
- Tabela 8** – Variabilidade (%) intra e interpopulacional (CV_{intra} e CV_{inter} , respectivamente), de parâmetros de curvas de luz e taxa respiratória de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)]. 56

Tabela 9 – Taxa fotossintética máxima sob irradiância saturante (A_{max}), taxa de respiração no escuro (R_d), ponto de saturação luminosa (PSL) e eficiência quântica (Φ) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes (RET): BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as médias dos regimes térmicos e das populações de origem pelos testes F e Scott-Knott, respectivamente, à significância de 5%. 57

Tabela 10 – Proporção da variação total explicada (%) pelos fatores regimes térmicos (RET) e altitude de origem (ALT), e pela interação entre os fatores (RET x ALT), obtida na análise de variância (ANOVA) de dois fatores, em características bioquímicas de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes..... 62

Tabela 11 – Variabilidade (%) intra e interpopulacional (CV_{intra} e CV_{inter} , respectivamente) de características de bioquímicas de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)]...... 63

Tabela 12 – Clorofila a (CL a), clorofilas totais (CL T), carotenoides (CAR), fósforo foliar (P); carbono foliar (C); relação entre a concentração de nitrogênio e fósforo foliares (N/P) e composição isotópica de ^{13}C ($\delta^{13}C$) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes (RET): BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as médias dos regimes térmicos e das populações de origem pelos testes F e Scott-Knott, respectivamente, à significância de 5%..... 65

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

A	Assimilação líquida de CO ₂
A/PAR	Curvas de assimilação líquida de CO ₂ em resposta à luz
ADA	Alta demanda atmosférica
ALC	Altura do caule
ALT	Altitude de origem
A_{max}	Taxa fotossintética máxima sob irradiância saturante
a_b	Absorvância foliar da luz azul
a_r	Absorvância foliar da luz vermelha
a_f	Absorvância foliar
AFE	Área foliar específica
AFT	Área foliar total
AFU	Área foliar unitária
B	Proporção de luz nos comprimentos de onda azuis
β	Fração dos quanta absorvidos que atinge o PSII
BDA	Baixa demanda atmosférica
CAR	Carotenoides
C	Carbono foliar
C_i	Concentração intracelular de CO ₂
CL_a	Clorofila <i>a</i>
CL_b	Clorofila <i>b</i>
CL_T	Clorofilas totais
C/N	Relação de concentração de carbono e nitrogênio foliares
CO₂	Dióxido de carbono
CV_{intra}	Coefficiente de variação intrapopulacional
CV_{inter}	Coefficiente de variação interpopulacional
CV_T	Coefficiente de variação Total
DIC	Diâmetro do Caule
DPV	Déficit de pressão de vapor do ar
E	Transpiração
ea	Pressão parcial de vapor
es	Saturação de vapor de água
ETR	Taxa de transporte de elétrons
FMC	Fração de massa caulinar
FMF	Fração de massa foliar
FMR	Fração de massa radicular
g_s	Condutância estomática
IPCC	<i>Intergovernmental Panel Climate Change</i>
K_m	Constante de Michaelis-Menten
K_c	Constante de Michaelis-Menten para CO ₂
K_o	Constante de Michaelis-Menten para O ₂
MSC	Massa seca caulinar

MSF	Massa seca foliar
MSR	Massa seca radicular
MST	Massa seca total
N	Nitrogênio foliar
N/P	Relação da concentração de nitrogênio e fósforo foliares
NUF	Número de folhas
O	Concentração de oxigênio
P	Fósforo foliar
PCL	Ponto de Compensação luminosa
PSL	Ponto de Saturação luminosa
Q	Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativa
RAF	Razão de área foliar
R_d	Respiração no escuro
R_{light}	Respiração na luz
R_p	Fotorrespiração
R_p/A_g	Relação entre a taxa de fotorrespiração e assimilação bruta
RET	Regimes térmicos
TCR	Taxa de crescimento relativo
TCR_a	Taxa de crescimento relativo da altura do caule
TCR_d	Taxa de crescimento relativo do diâmetro do caule
TCR_f	Taxa de crescimento relativo do número de folhas
T_f	Temperatura foliar
V_{cmax}	Velocidade máxima de carboxilação da RuBisCO
δ¹³C	Composição isotópica de ¹³ C
δ¹⁵N	Composição isotópica de ¹⁵ N
θ	Convexidade da curva
φ	Eficiência quântica
I*	Ponto de fotocompensação luminoso na ausência de respiração no cloroplasto

RESUMO

Espécies com ampla distribuição geográfica, como *Myrsine coriacea* (Primulaceae), podem expressar estratégias ecofisiológicas divergentes, o que pode ser consequência da adaptação a longo prazo às condições específicas de cada local de ocorrência. No presente estudo, investigamos os efeitos de regimes térmicos contrastantes sobre o crescimento, desempenho fotossintético e características bioquímicas de plantas de *M. coriacea*, provenientes de matrizes localizadas ao longo de um gradiente de altitude na Mata Atlântica. Testou-se a hipótese de que existe divergência de estratégias ecofisiológicas de tolerância a regimes térmicos contrastantes entre plantas provenientes de populações localizadas em baixas e altas altitudes. Para isso, mudas foram produzidas após a coleta de sementes de populações nativas. Posteriormente, as plantas foram cultivadas em casas de vegetação climatizadas (altitude: 120 m) sob regimes térmicos contrastantes. O experimento foi montado em delineamento inteiramente casualizado, em esquema fatorial 2 x 7: dois regimes térmicos contrastantes [Baixa demanda atmosférica (BDA) e Alta demanda atmosférica (ADA)] e sete populações, localizadas ao longo de um gradiente de altitude (639 a 1774 metros de altitude). As plantas foram cultivadas durante 120 dias sob condições contrastantes de temperatura do ar (T_{ar}) e déficit de pressão de vapor (DPV): BDA (T_{ar} (média) dia/noite: 28,2/21,2 °C e DPV_{médio} dia/noite: 0,60/0,05 kPa) e ADA (T_{ar} (média) dia/noite: 30,2/25,3 °C e DPV_{médio} dia/noite: 1,19/0,22 kPa). Os resultados indicaram maior produção de biomassa em BDA, maior capacidade fotossintética por unidade de área foliar em ADA, nenhuma variação na concentração de pigmentos fotossintéticos entre os regimes térmicos e respostas distintas na concentração foliar de nutrientes e razão isotópica de carbono 13 ($\delta^{13}C$), independentemente da altitude de origem. Altitude de origem explicou maior parte da variação total na maioria das características analisadas. Com o aumento da altitude de origem, principalmente acima de 900 metros de altitude, intensificaram-se as diferenças nas características de crescimento entre os regimes térmicos, enquanto, geralmente, nenhuma tendência significativa ocorreu em características fotossintéticas e bioquímicas. Plantas da população localizada a 1774 metros de altitude destacaram-se com maior divergência de respostas ecofisiológicas das demais populações, com menor produção de biomassa e desempenho fotossintético, e distintas respostas bioquímicas. Provavelmente, estratégias diferenciais para lidar com regimes térmicos contrastantes podem ter conduzido à diferenciação de ecótipos dentro da espécie sob as variações térmicas em gradiente altitudinal, como na população de 1774 metros de altitude. Os resultados demonstram que o desempenho ecofisiológico de populações de *M. coriacea*, localizadas em altitudes abaixo de 900 metros, é mais limitado o que pode ser agravado em cenário de mudanças globais. Estratégias adaptativas podem facilitar a sobrevivência *in situ*, porém a ocorrência em maiores altitudes ou latitudes (com menores temperaturas) pode contribuir para a sobrevivência nesse cenário. A utilização da espécie para majeto florestal em locais de baixa demanda atmosférica (baixas temperaturas), é recomendada com mudas provenientes de matrizes localizadas em maiores altitudes (acima de 900 metros). Em contrapartida, manejo em locais de alta demanda atmosférica (elevadas temperaturas), pode-se utilizar mudas provenientes de todas as altitudes amostradas neste estudo, com exceção apenas da população de 1774 metros de altitude.

Palavras-chave: Altitude • capororoca • ecofisiologia • ecótipo • temperatura •

ABSTRACT

Species with a wide geographical distribution, such as *Myrsine coriacea* (Primulaceae), may include divergent ecophysiological changes, which may be a consequence of long-term adaptation to the specific conditions of each place of occurrence. We investigated the effects of contrasting thermal regimes on growth, photosynthetic performance and biochemical characteristics of *M. coriacea* plants, the results of matrices located along an altitude gradient in the Atlantic Forest. The hypothesis that there is a divergence of ecophysiological strategies for tolerance to contrasting thermal regimes between plants from populations located at low and high altitudes was tested. For this, the seedlings were produced after the collection of native seeds. Subsequently, as plants were grown in climate greenhouses (altitude: 120 m) under contrasting thermal regimes. The experiment was set up in a randomized design, in a 2 x 7 factorial scheme: two contrasting thermal regimes [Low atmospheric demand (BDA) and High atmospheric demand (ADA)] and seven populations, located along an altitude gradient (639 a 1774 meters of altitude). The plants were grown for 120 days under contrasting conditions of air temperature (T_{ar}) and vapor pressure deficit (DPV): BDA (T_{ar} (mean) day/night: 28.2/21.2 °C and DPV_{mean} day/night: 0.60/0.05 kPa) and ADA (T_{ar} (mean) day/night: 30.2/25.3 °C and DPV_{mean} day/night: 1.19/0.22 kPa). The results indicate greater biomass production in the BDA, greater photosynthetic capacity per unit of leaf area in the ADA, no variation in the concentration of photosynthetic pigments between the thermal regimes and different responses in the leaf nutrient concentration and isotopic carbon ratio 13 ($\delta^{13}C$), regardless of the origin altitude. Origin altitude explained most of the total variation in most of the characteristics analyzed. With the increase in the original altitude, mainly above 900 meters of altitude, the differences in growth characteristics between thermal regimes intensified, while, generally, no significant trend occurred in photosynthetic and biochemical characteristics. Plants from the population located at 1774 meters of altitude stood out with greater divergence in ecophysiological responses from other populations, with less biomass production and photosynthetic performance, and different biochemical responses. Probably, differential strategies to deal with contrasting thermal regimes may have led to the differentiation of ecotypes within the species under thermal variations in an altitudinal gradient, as in the population of 1774 meters of altitude. The results demonstrate that the ecophysiological performance of *M. coriacea* populations, located at altitudes below 900 meters, is more limited, which can be aggravated in a scenario of global changes. Adaptive strategies can facilitate survival in situ, but occurring at higher altitudes or latitudes (with lower temperatures) can contribute to survival in this scenario. The use of the species for forest majestic in places of low atmospheric demand (low temperatures), is recommended with seedlings from matrices located at higher altitudes (above 900 meters). In contrast, management in places with high atmospheric demand (high temperatures), seedlings from all altitudes sampled in this study can be used, with the exception of the population of 1774 meters of altitude.

Keywords: • Altitude • capororoca • ecophysiology • ecotype • temperature •

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	16
2. OBJETIVO GERAL	19
3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	19
4. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	20
4.1 EFEITOS DA ALTITUDE SOBRE A VEGETAÇÃO	20
4.2 IMPACTOS DA TEMPERATURA E MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE A VEGETAÇÃO	21
4.3 ESTRATÉGIAS ECOFISIOLÓGICAS DAS PLANTAS SOB CONDIÇÕES AMBIENTAIS ADVERSAS.	23
4.4 <i>MYRSINE CORIACEA</i> : ESPÉCIE MODELO PARA ESTUDOS DE IMPACTOS AMBIENTAIS	25
5. MATERIAIS E MÉTODOS	28
5.1 ÁREA DE ESTUDO E DESENHO EXPERIMENTAL	28
5.2 MATERIAL VEGETAL E CONDIÇÕES EXPERIMENTAIS	28
5.3 ESTABELECIMENTO DAS CONDIÇÕES TÉRMICAS	32
5.4 ANÁLISE DE CRESCIMENTO.....	38
5.4.1 <i>Métodos não destrutivos</i>	38
5.4.2 <i>Métodos destrutivos</i>	38
5.5 AVALIAÇÃO DAS TROCAS GASOSAS	39
5.6 ANÁLISES BIOQUÍMICAS	42
5.6.1 <i>Pigmentos cloroplastídicos</i>	42
5.6.2 <i>Nitrogênio, Fósforo e Carbono foliares</i>	43
5.6.3 <i>Isótopos de Nitrogênio e Carbono</i>	43
5.7 TESTES E ANÁLISES ESTATÍSTICAS	43
6. RESULTADOS	45
6.1 ANÁLISE DE CRESCIMENTO.....	45
6.1.1 <i>Características não destrutivas do crescimento</i>	45
6.1.2 <i>Características destrutivas do crescimento</i>	50
6.1.2.1 <i>Resumo da análise de variância</i>	50
6.1.2.2 <i>Variabilidade intra e interpopulacional</i>	50
6.1.2.3 <i>Creascimento</i>	51
6.2 TROCAS GASOSAS	55
6.2.1 <i>Resumo da análise de variância</i>	55
6.2.2 <i>Variabilidade intra e interpopulacional</i>	55
6.2.3 <i>Curvas de luz e taxa respiratória</i>	56
6.3 ANÁLISES BIOQUÍMICAS	62
6.3.1 <i>Resumo da análise de variância</i>	62
6.3.2 <i>Variabilidade intra e interpopulacional</i>	63
6.3.3 <i>Pigmentos, nitrogênio, fósforo e carbono foliares</i>	63
7. DISCUSSÃO	68
8. CONCLUSÕES.....	77
9. REFERÊNCIAS	78

1. INTRODUÇÃO GERAL

Uma das grandes dúvidas que envolvem as espécies de plantas em regiões tropicais baseia-se em lacunas de conhecimentos que impossibilitam prever suas respostas em cenário de mudanças globais. Para tanto, é necessário compreender se plantas possuem nichos térmicos estreitos, encontrando-se próximas a um limite térmico, o que causaria limitações no desempenho ecofisiológico sob pequenas variações climáticas, ou se maior parte das espécies possuem habilidade para se aclimatarem ou adaptarem às variações de aquecimento atuais e/ou futuras (MALHI *et al.*, 2010). Para que seja possível identificar a capacidade adaptativa de tolerância vegetal às condições térmicas distintas, faz-se necessário ampliar o conhecimento sobre as diferentes respostas ecofisiológicas entre populações de espécies nativas de ambientes tropicais.

A temperatura é apontada como um dos fatores ambientais mais críticos que afetam o metabolismo vegetal (NIEVOLA *et al.*, 2017), visto que a taxa de crescimento e a capacidade de sobrevivência sofrem impactos consideráveis mesmo sob pequenas alterações térmicas (SALISBURY; ROSS, 1985; WAY; OREN, 2010). Estima-se que o aumento de 1 °C na temperatura sazonal em zonas tropicais e subtropicais promova limitação de 16% no crescimento vegetal (LOBELL *et al.*, 2008). O efeito da temperatura sobre o crescimento pode ser explicado por respostas estomáticas que se expressam buscando-se um equilíbrio entre a necessidade de obter carbono e de evitar a perda de água via transpiração (HAWORTH *et al.*, 2016; BERTOLINO *et al.*, 2019). O aumento da temperatura também pode afetar o saldo de carbono em espécies de altitude, visto que as temperaturas mais amenas, comuns em regiões de montanhas, são associadas com menores pontos de compensação e saturação luminosa (KÖRNER, 2003) possivelmente por não favorecerem a respiração mitocondrial. Portanto, compreender os mecanismos vegetais de tolerância às condições térmicas pode contribuir para o desenvolvimento de estratégias de manejo valendo-se das habilidades de termotolerância vegetal (RIBEIRO *et al.*, 2015).

As condições climáticas de cada região podem variar ao longo de um gradiente de altitude (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Em altitudes mais elevadas pode ocorrer a diminuição na temperatura e pressão atmosférica, aumento na incidência de radiação solar, maior velocidade dos ventos, maior formação de neblina e, possivelmente, maiores índices pluviométricos (JONES, 1992). Essas alterações afetam o desempenho vegetal, impactando, principalmente, o crescimento, o desenvolvimento (HUSCH *et al.*, 1982) e os processos fisiológicos como a fotossíntese e a respiração (LARCHER, 2006). Como consequência, podem ocorrer mudanças em características fenotípicas morfológicas e fisiológicas, como

retorção de troncos e ramos, dossel de aspecto homogêneo e denso (KOEHLER *et al.*, 2002; RODERJAN *et al.*, 2002; SCHEER *et al.*, 2011), menor crescimento vegetativo, folhas menores e de maior espessura (BRESSON *et al.*, 2011); aumento na assimilação de dióxido de carbono e nitrogênio (KORNER; DIEMER, 1987); maior eficiência no uso da água e desempenho fotossintético (HULTINE; MARSHALL, 2000), maior concentração de clorofila por unidade de área (VITOUSEK, *et al.* 1990), entre outros.

As variações das condições climáticas e da disponibilidade de recursos ao longo do gradiente altitudinal causam alterações na pressão seletiva sobre os indivíduos (BRESSON *et al.*, 2011), a qual também é intensificada pelo cenário de mudanças climáticas (LESICA; McCUNE, 2004; PAULI *et al.*, 2007). A sobrevivência das populações *in situ* pode, teoricamente, ser facilitada pela plasticidade fenotípica e/ou ocorrência de alelos adaptativos (CHEVIN; LANDE, 2010; CHEVIN *et al.*, 2010; NICOTRA *et al.*, 2010), os quais possibilitam a sobrevivência em casos de repentinas mudanças nas condições ambientais (BRESSON, 2009). A investigação acerca do desempenho ecofisiológico de indivíduos provenientes de diferentes populações e níveis de altitude em jardim comum possibilita identificar a diferenciação genética entre as populações (TURESSON, 1922; CLAUSEN *et al.*, 1940). A caracterização da variabilidade genética é fundamental para a identificação de genótipos arbóreos que possuem potencial para futuros programas de florestamento (BUSSOTTI *et al.*, 2015; PASCHOA *et al.*, 2018), portanto, os resultados encontrados neste trabalho podem possibilitar a adoção de estratégias mais eficientes de conservação e manejo florestal.

A Mata Atlântica consiste em um dos biomas brasileiros que possui uma expressiva biodiversidade, com alto grau de endemismo de espécies da flora e fauna, o que é favorecido pela heterogeneidade dos ambientes florestais (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; JOLY *et al.*, 2014), que influencia na distribuição e riqueza das espécies (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; KLIMES, 2003; KORNER; PAULSEN, 2004; MITTERMEIER *et al.*, 2004). Infelizmente, a composição florestal da Mata Atlântica encontra-se altamente fragmentada (FONSECA, 1985; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; TABARELLI; RODA, 2005; COLOMBO; JOLY, 2010; JOLY *et al.*, 2014; SCARANO; CEOTTO, 2015; BRASIL, 2019). Por esse motivo, muitas técnicas de restauração vêm sendo realizadas no bioma, utilizando, principalmente, espécies nativas de distintos grupos funcionais para o plantio, as quais demonstram um desempenho satisfatório até mesmo em ambientes altamente degradados (RODRIGUES *et al.*, 2009).

Myrsine coriacea (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult. (Primulaceae), popularmente denominada como capororoca, é uma espécie frequentemente utilizada em projetos de restauração ambiental (CASTRO *et al.*, 2012; SHIMAMOTO *et al.*, 2014). A espécie é arbórea, nativa no Brasil, sendo a espécie que possui maior amplitude de nicho entre as demais do gênero na América do Sul (SÁNCHEZ-TAPIA *et al.*, 2018). Na Floresta Atlântica, a espécie pode ser encontrada desde áreas ao nível do mar, como planícies costeiras arenosas, até aproximadamente 2.400 metros de altitude, em campos de altitude (CARRIJO *et al.*, 2017). Entender como *M. coriacea* é capaz de ocupar ambientes altamente heterogêneos pode contribuir para um melhor entendimento de respostas adaptativas das plantas, quando submetidas a condições térmicas contrastantes (RIBEIRO *et al.*, 2015).

Estudos realizados por Moreira (2015) em plantas *M. coriacea* em seus locais naturais de ocorrência demonstraram que o desempenho ecofisiológico das populações sofre variações ao longo de um gradiente de altitude, com menor crescimento e capacidade fotossintética em maiores altitudes. Contudo, por mais que seja relatada alta plasticidade fenotípica na espécie, ainda não se sabe se as respostas adaptativas de tolerância a temperaturas contrastantes podem ser expressas de forma distinta em diferentes populações de ocorrência em amplo gradiente térmico. Nesse contexto, questiona-se se as plantas de maiores altitudes divergem em estratégias ecofisiológicas daquelas de ocorrência de menores altitudes em função da variação de temperatura. No presente estudo, investigaram-se os efeitos de regimes térmicos contrastantes sobre o crescimento, desempenho fotossintético e características bioquímicas de plantas de *M. coriacea* provenientes de matrizes localizadas ao longo de um gradiente de altitude na Mata Atlântica. Testou-se a hipótese de que existe divergência em estratégias ecofisiológicas de tolerância a regimes térmicos contrastantes entre plantas provenientes de populações de baixa e alta altitude.

2. OBJETIVO GERAL

Investigar os efeitos de regimes térmicos contrastantes sobre o crescimento, desempenho fotossintético e características bioquímicas de mudas de *M. coriacea*, provenientes de matrizes localizadas ao longo de um gradiente de altitude na Mata Atlântica.

3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estabelecer jardins comuns com dois regimes térmicos contrastantes para o cultivo de plantas de *Myrsine coriacea* provenientes de matrizes nativas localizadas ao longo de um gradiente de altitude;
- Avaliar características funcionais morfológicas, fisiológicas e bioquímicas;
- Determinar a variabilidade intra e interpopulacional de características ecofisiológicas em cada regime térmico de cultivo contrastante;
- Identificar divergências em estratégias ecofisiológicas de tolerância aos regimes térmicos.

4. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

4.1 Efeitos da altitude sobre a vegetação

Ao longo do gradiente de altitude, diversos fatores ambientais variam, como diminuição na pressão atmosférica e temperatura, que são globalmente relatados (KÖRNER, 2003). Alterações como maior incidência de radiação solar, velocidade dos ventos, formação de neblina e índices pluviométricos (JONES, 1992), geralmente, seguem padrões regionais, podendo variar em relação à altitude dependendo do local (KÖRNER, 2003). Esses fatores afetam fortemente o crescimento e o desenvolvimento vegetal (HUSCH *et al.*, 1982) e os processos fisiológicos como a fotossíntese e a respiração (LARCHER, 2006).

Devido às variações dos fatores ambientais ao longo do gradiente altitudinal, em altitudes elevadas podem ocorrer mudanças morfológicas, fisiológicas e bioquímicas. Plantas de altitude podem ter retorção de troncos e ramos, dossel de aspecto homogêneo e denso (KOEHLER *et al.*, 2002; RODERJAN *et al.*, 2002; SCHEER *et al.*, 2011); menor crescimento vegetativo, folhas menores e de maior espessura (BRESSION *et al.*, 2011); aumento da taxa fotossintética e assimilação de dióxido de carbono e nitrogênio (KORNER; DIEMER, 1987); maior eficiência no uso da água e desempenho fotossintético (HULTINE; MARSHALL, 2000); maior concentração de clorofila por unidade de área (VITOUSEK, *et al.* 1990), entre outros. Todas essas alterações em características ecofisiológicas podem contribuir para a sobrevivência vegetal em ambientes heterogêneos, como em altitudes elevadas.

Com o aumento da altitude, além de maior intensidade e frequência de radiação solar, há tendência de maior incidência de radiação UV-B (*i.e.* parte da radiação do tipo “ultravioleta”, com comprimentos de onda de 280 a 320 nm) (JONES, 2012). A radiação solar pode ser amenizada em dias com maior nebulosidade, como é comum nas regiões montanas. No entanto, ainda assim, a intensidade de radiação UV-B é maior em altitudes mais elevadas em relação às menores altitudes (KÖRNER, 2003). Em resposta a essa condição ambiental, as plantas podem produzir folhas mais espessas como mecanismo de proteção dos pigmentos fotossintéticos, amenizando os efeitos nocivos dos raios UV-B (KARABOURNIOTIS *et al.* 1992; RUHLAND; DAY 1996; LI *et al.*, 2013), e/ou proteção das células mesofílicas aos efeitos das baixas temperaturas encontradas em elevadas altitudes (WOODWARD, 1979). No entanto, a temperatura consiste no fator mais determinante para a distribuição das espécies em nichos térmicos, tanto em gradientes de latitude, quanto de altitude (HOCHACHKA; SOMERO, 2002). Entre seus possíveis efeitos, a temperatura atua diretamente sobre processos metabólicos catalisados por enzimas, devido às amplas variações de energia de

ativação das diversas reações (LAMBERS *et al.*, 2008). Como exemplo, a redução da temperatura comumente condiciona menores pontos de compensação e saturação luminosa em espécies alpinas (KÖRNER, 2003), possivelmente por não favorecer a respiração, que leva à perda de carbono.

As variações nas condições ambientais e disponibilidade de recursos que ocorrem ao longo do gradiente de altitude também podem causar variações na fitofisionomia. Caglioni *et al.* (2018) observaram que não somente a variação climática em distintas altitudes influenciam diretamente na fisionomia das regiões altomontanas, mas também diversos outros fatores associados à geologia, geomorfologia, hidrologia e aspectos pedológicos. Em altitudes mais baixas, os solos são profundos, úmidos e argilosos, o que proporciona maior riqueza de espécies e indivíduos de maior porte (RODRIGUES *et al.*, 2007), quando comparadas às altitudes mais elevadas, que possui solos mais rasos, indivíduos de menor porte e menor riqueza de espécies (BLUM *et al.*, 2011; JOLY *et al.*, 2012). As mudanças na composição florística podem ocorrer tanto de forma gradativa ao longo do gradiente de altitude (KLEIN, 1980), quanto de formas abruptas em poucas distâncias, sendo relacionadas, por exemplo, a variações do pH e umidade (HEMP, 2006).

Em gradiente de altitude, em pequenas distâncias podem ocorrer grandes variações de temperatura (VITASSE *et al.*, 2014), influenciando na distribuição e riqueza das espécies (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; KLIMES, 2003; KORNER; PAULSEN, 2004; MITTERMEIER *et al.*, 2004). Oliveira-Filho e Fontes (2000) pontuam uma relação intrínseca entre as variações florísticas que ocorrem na Mata Atlântica e variações de altitude e as respectivas alterações térmicas. Esses fatores reforçam a afirmativa de Malhi *et al.* (2010) de que os estudos em altitudes tropicais são “ferramentas poderosas” para identificar o efeito da temperatura sobre a biodiversidade, ecologia e também sobre as respostas dos ecossistemas florestais às mudanças globais.

4.2 Impactos da temperatura e mudanças climáticas sobre a vegetação

Os principais fatores abióticos que influenciam nas características funcionais das plantas e, conseqüentemente, no crescimento, são temperatura, luz, água, solo, pH e composição atmosférica (PIETRUSZKA *et al.*, 2007). As plantas sempre são encontradas em locais onde as condições ambientais são favoráveis para a sobrevivência, sendo que, entre os fatores mais influentes, destaca-se a temperatura (LEWICKA; PIETRUSZKA, 2006).

A temperatura é apontada como um dos fatores ambientais mais críticos que podem influenciar no estabelecimento de mudas, visto que, mesmo sob pequenas alterações térmicas,

a taxa de crescimento e a capacidade de sobrevivência sofrem impactos consideráveis (SALISBURY; ROSS, 1985). Estima-se que, em zonas tropicais e subtropicais, o aumento de 1 °C na temperatura sazonal promova limitação de 16% no crescimento vegetal (LOBELL *et al.*, 2008). O efeito da temperatura sobre o crescimento pode ser explicado por respostas estomáticas que se expressam buscando-se um equilíbrio entre a necessidade de obter carbono e de evitar a perda de água via transpiração (HAWORTH *et al.*, 2016; BERTOLINO *et al.*, 2019). No entanto, sob um aumento de temperatura, a economia de água pode resultar em superaquecimento dos tecidos, conduzindo à fotoinibição e danos foliares (BERTOLINO *et al.*, 2019). Destaca-se, portanto, a importância de compreender os mecanismos vegetais de tolerância às temperaturas, a fim de utilizar estratégias de manejo valendo-se das habilidades de termotolerância vegetal (RIBEIRO *et al.*, 2015).

A temperatura também representa o principal fator para a determinação da distribuição geográfica em nichos térmicos, tanto em gradientes de latitude, quanto de altitude (HOCHACHKA; SOMERO, 2002), contudo, permanecem incertos os mecanismos fisiológicos que sob controle térmico determinam os limites de distribuição (RANDIN *et al.*, 2013). Os estudos têm relacionado a distribuição das espécies arbóreas, nos limites de ocorrência, aos fatores climáticos (WOODWARD *et al.*, 1990), porém têm partido do objetivo de apenas caracterizar a ocorrência e abundância das espécies, sem investigar quais são os fatores que efetivamente influenciam e controlam a amplitude geográfica de cada uma delas (*e.g.* fisiologia, história de vida ou alcance de dispersão) (VITASSE *et al.*, 2014).

A diversidade florística no bioma Mata Atlântica geralmente é associada às expressivas variações nas condições climáticas costeiras do Brasil. A temperatura é apontada como o principal fator dessa variação entre as formações florestais e incluindo a ocorrência de geadas, atua gerando as diferenças dentro de cada formação da floresta tropical costeira (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; DIAS, 2005). Gradientes naturais de temperatura na Mata Atlântica são configurados com a variação da altitude, acarretando alterações na caracterização climática das regiões (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), contudo, as mudanças climáticas podem intensificar as diferenças térmicas nas diferentes regiões do bioma.

De acordo com IPCC – *Intergovernmental Panel Climate Change* – (2014) as variações térmicas na superfície da Terra são estimadas de 0,9 a 1,3 °C entre os anos de 2016 e 2035. Os estudos têm projetado maior frequência de dias quentes em grande parte do planeta, porém destacam-se maiores intensidades deste fenômeno nos trópicos (IPCC, 2019). Como uma floresta tropical, a Mata Atlântica é um dos três *hotspots*, de maiores

biodiversidades, mais vulneráveis às mudanças climáticas (BELLARD *et al.*, 2014). Com o aquecimento global e intensivo processo de urbanização, as temperaturas noturnas são mais afetadas do que as diurnas, com previsão de aumento de 1,5 a 2 °C entre os extremos de temperaturas diurnas e noturnas. (IPCC, 2019). Considerando as previsões de variações climáticas, o efeito de baixa e alta temperatura tem sido amplamente avaliado em espécies vegetais, no entanto, estudos considerando-se temperaturas amenas (20 a 35 °C), para a análise de respostas que refletem certa plasticidade no metabolismo, têm sido menos frequentes, mesmo considerando-se sua importância para a compreensão da fisiologia vegetal (LEWICKA; PIETRUSZKA, 2006).

O cenário de mudanças climáticas, incluindo variações de temperatura, intensificam as pressões seletivas às quais as plantas estão submetidas (LESICA; McCUNE, 2004; PAULI *et al.*, 2007). Neste cenário, a distribuição das espécies vegetais tende a ocorrer em locais onde as condições ambientais são favoráveis para o funcionamento fisiológico, o que pode ocasionar em um processo de migração para maiores altitudes, em busca de condições ótimas (MALHI; PHILLIPS, 2004; BUCKERIDGE *et al.*, 2007). A pressão climática sobre as regiões de mais baixas altitudes pode caracterizar as regiões montanas dos trópicos como importantes refúgios (MALHI *et al.*, 2010). Além da migração, portanto, existem outras estratégias vegetais que podem contribuir para alcançarem o sucesso de sobrevivência, contornando-se os impactos ambientais.

4.3 Estratégias ecofisiológicas das plantas sob condições ambientais adversas

Uma das grandes dúvidas que envolvem as espécies de plantas em regiões tropicais baseia-se em lacunas de conhecimentos que impossibilitam prever suas respostas em cenário de mudanças globais. Para tanto, é necessário compreender se as plantas possuem nichos térmicos estreitos, encontrando-se próximas a um limite térmico, o que causaria limitações no desempenho ecofisiológico sob pequenas variações climáticas, ou se maior parte das espécies possuem habilidade para se aclimatarem ou adaptarem às variações de aquecimento atuais e/ou futuras (MALHI *et al.*, 2010). Para que seja possível identificar a capacidade adaptativa de tolerância vegetal às condições térmicas distintas, faz-se necessário ampliar o conhecimento sobre as diferentes respostas ecofisiológicas entre populações de espécies nativas de ambientes tropicais.

O cenário de mudanças climáticas prevê aumento de temperatura e maiores períodos de estiagem, principalmente em menores latitudes (IPCC, 2007; 2014), o que podem direcionar a expressão de estratégias adaptativas pelas plantas, podendo amenizar os efeitos

adversos. Essas estratégias são de extrema importância, principalmente, para as plantas, que são organismos sésseis, e, portanto, a capacidade de responderem às condições ambientais de forma ideal pode contribuir para a sobrevivência em ambientes sob variações e/ou naturalmente heterogêneos (SCHLICHTING, 1986; SULTAN, 1995; PINTADO *et al.*, 1997; JUMP; PEÑUELAS, 2005; HOFFMANN; SGRÒ, 2011).

Em condições de mudanças ambientais, as possíveis estratégias adaptativas expressas nas plantas podem incluir: **aclimação**, permitindo a permanência nos locais de ocupação atuais; **adaptação local**, a partir de modificação genética intraespecífica proporcionada pela frequência alélica e causada pela pressão seletiva das variações ambientais; **migração**, em busca de condições mais favoráveis para a sobrevivência, possivelmente em direção às maiores latitudes e/ou altitudes; ou **extinção populacional**, em razão de baixa plasticidade ou devido ao isolamento geográfico (BUSSOTTI *et al.*, 2015). Algumas das consequências previstas são aumento de mortalidade de plantas (ALLEN *et al.*, 2010) e alteração na composição florística de espécies arbóreas (AITKEN *et al.*, 2008).

A exposição das plantas a expressiva variação climática em curtas distâncias ocorre em gradientes de altitude, onde é possível estabelecer experimentos biológicos com mudanças climáticas naturais (KÖRNER, 2003), os quais são muito importantes, visto que a capacidade de adaptação das plantas a gradientes climáticos naturais pode contribuir para que estejam aptas a responderem às mudanças climáticas (VITASSE *et al.*, 2009). As variações das condições climáticas e da disponibilidade de recursos ao longo do gradiente altitudinal (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; KLIMES, 2003; KÖRNER; PAULSEN, 2004; BRESSON *et al.*, 2011) podem causar alterações na pressão seletiva sobre os indivíduos (BRESSON *et al.*, 2011; SOULARUE; KREMER, 2012), a qual também é intensificada pelo cenário de mudanças climáticas (LESICA; McCUNE, 2004; PAULI *et al.*, 2007). Portanto, a sobrevivência da população *in situ* pode, teoricamente, ser facilitada pela plasticidade fenotípica e/ou ocorrência de alelos adaptativos (CHEVIN; LANDE, 2010; CHEVIN *et al.*, 2010; NICOTRA *et al.*, 2010), os quais podem contribuir para a sobrevivência em casos de repentinas mudanças nas condições ambientais (BRESSON, 2009).

Em gradiente de altitude, variações de temperatura têm sido associadas à expressão de alta plasticidade fenotípica e significativa diferenciação genética em respostas morfológicas foliares interpopulacionais em espécies temperadas (WOODWARD, 1983; SCHEEPENS *et al.*, 2010; BRESSON *et al.*, 2011; VITASSE *et al.*, 2014). Portanto, os estudos ecofisiológicos contribuem para analisar o efeito de variações ambientais mediante as respostas das plantas (LÜTTGE *et al.*, 2007), os quais frequentemente partem de avaliações

de características funcionais à nível bioquímico, fisiológico, morfológico ou fenológico, permitindo identificar as estratégias ecofisiológicas adotadas pelas plantas em respostas às condições ambientais a que estão submetidas (McGILL *et al.*, 2006; VIOLLE *et al.*, 2007).

Entre as características ecofisiológicas das plantas, o crescimento destaca-se como o processo mais importante para o entendimento e previsão das respostas vegetais às condições ambientais (LAMBERS *et al.*, 2008). As alterações fisiológicas são influenciadas pelas condições ambientais locais e constituição genética das populações de origem (STOJNIC *et al.*, 2016; PŠIDOVÁ *et al.*, 2018). A variabilidade em características funcionais das plantas pertencentes à mesma espécie geralmente expressa significância adaptativa (SCHEEPENS *et al.*, 2010). Por esse motivo, torna-se interessante a investigação acerca do desempenho ecofisiológico de indivíduos de diferentes níveis de altitude em jardim comum, visto que possibilita identificar a diferenciação genética entre as populações (TURESSON, 1922; CLAUSEN *et al.*, 1940). A caracterização da variabilidade genética é fundamental para a identificação de genótipos arbóreos que possuem potencial para futuros programas de florestamento (BUSSOTTI *et al.*, 2015; PASCHOA *et al.*, 2018).

4.4 *Myrsine coriacea*: espécie modelo para estudos de impactos ambientais

O gênero *Myrsine* L. é representado por espécies popularmente denominadas como capororoca ou capororoquinha que, tipicamente, se desenvolvem em diferentes altitudes. A ocorrência é documentada inclusive, em formações altomontanas (MEIRELES *et al.*, 2008), onde podem ser encontrados indivíduos da espécie *Myrsine coriacea* (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult. Esta espécie, por sua vez, ocorre desde o nível do mar até aproximadamente 2400 metros de altitude na Mata Atlântica.

M. coriacea é nativa do Brasil (FREITAS, 2015) com ocorrência pantropical em distintas vegetações, desde a América Central até o Uruguai (OTEGUI, 1998). No Brasil, ocorre nos biomas: Cerrado e Mata Atlântica (FREITAS, 2015), desde o estado de Pernambuco à região sul do estado do Rio Grande do Sul, e abrange estados da região centro-oeste (Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso do Sul e Mato Grosso) (CARVALHO, 2003; FREITAS, 2015). A distribuição da espécie faz-se relevante, visto que ao ocupar ambientes heterogêneos, os indivíduos podem ser submetidos a diferentes condições térmicas (STOWE *et al.*, 2013). O estudo dessas espécies pode contribuir para um melhor entendimento de respostas adaptativas e no desempenho ecofisiológico, quando submetidas a condições térmicas contrastantes (RIBEIRO *et al.*, 2015), visto que, geralmente, a capacidade de ocupar diferentes ambientes pode ser associada à expressiva plasticidade fenotípica (OLIVEIRA,

2001; SOUZA, 2014; MOREIRA, 2015) e/ou maior variabilidade genética na espécie (LEIMU; FISCHER, 2008; HEREFORD, 2009; HALBRITTER *et al.*, 2018).

A espécie também é comumente encontrada em locais em processo de sucessão ecológica natural (BEGNINI; CASTELLANI, 2013), em áreas de estágio secundário (CHEUNG *et al.*, 2010). Espécie pioneira (FREITAS; CARRIJO, 2008), *M. coriacea* produz grande quantidade de frutos, de dispersão zoocórica (*i.e.* por animais) (LORENZI, 1992; BACKES; IRGANG, 2002; CARVALHO, 2003). Os principais dispersores de frutos da espécie são as aves (JESUS; MONTEIRO-FILHO, 2007; BEGNINI; CASTELLANI, 2013) e mamíferos (OLIVEIRA; LEME, 2013). A atração à fauna frugívora é de extrema importância para o ecossistema (REIS; KAGEYAMA, 2003), visto que, nesse caso, as plantas atuam como poleiros naturais para os dispersores. Os dispersores podem excretar sementes de outras espécies embaixo da copa das nucleadoras (REIS *et al.*, 1999), à exemplo de *M. coriacea* (BEGNINI; CASTELLANI, 2013), contribuindo para o estabelecimento de novos indivíduos nessas áreas e, conseqüentemente, para os processos de regeneração de áreas degradadas (JORDANO *et al.*, 2006). Além disso, sementes de *M. coriacea* são altamente resistentes, mantendo-se viáveis ainda que estejam com baixíssimo percentual de umidade (CARVALHO *et al.*, 2006), possibilitando maiores períodos de armazenamento.

Pelo seu evidente papel promissor para a regeneração da biodiversidade, é amplamente documentada a utilização da espécie em projetos de restauração ambiental (SHIMAMOTO *et al.*, 2014). No entanto, são necessários mais estudos acerca das respostas fisiológicas da espécie a diferentes condições ambientais (MOREIRA, 2015), devido à necessidade de associação ecológica e fisiológica aos ambientes de ocorrência, para a implementação de projetos de recuperação de áreas degradadas (VIEIRA, 2013), a fim de potencializar o manejo ambiental com a espécie.

Alguns estudos da espécie têm contribuído para o entendimento da fenologia, fisiologia, morfologia e anatomia. O estudo fenológico com *M. coriacea*, que é uma espécie dioica, realizado por Valente (2017), demonstra que o dimorfismo sexual é expresso no desempenho ecofisiológico, porém, é identificado somente nos períodos de floração e frutificação. Esses resultados corroboram para que pesquisas fisiológicas sejam realizadas durante o crescimento inicial, sem que seja necessária a determinação do sexo dos indivíduos. Além disso, pontua que esses resultados são dependentes das condições ambientais a que a espécie está se desenvolvendo. Em estudo anterior, realizado com indivíduos adultos por Moreira (2015), demonstrou que a taxa fotossintética líquida (A), condutância estomática (g_s), concentração intracelular de dióxido de carbono (C_i) e área foliar específica foram menores

em indivíduos localizados em Campos de Altitude (2.160 m de altitude) quando comparados com os indivíduos de restinga (4 m de altitude) e de Floresta Ombrófila Densa (822 m de altitude). O estudo pontua alta plasticidade fenotípica na espécie, considerando a evidente capacidade de ocupar ambientes heterogêneos. Souza (2014), em trabalho comparativo entre duas espécies do gênero *Myrsine* L. (*M. coriacea* e *M. umbellata*), conclui que ambas expressam alta plasticidade fenotípica. A afirmação é baseada na identificação de traços morfo-anatômicos peculiares que contribuíram para a instalação e sobrevivência em condições ambientais contrastantes, como em elevadas altitudes.

Tendo em vista que esses trabalhos foram desenvolvidos em populações que configuram um gradiente de altitude, e que as condições abióticas e disponibilidade de recursos variam com mudanças altimétricas, é possível considerar que o gradiente vertical afeta a fisiologia vegetal de *M. coriacea*. Por esse motivo, torna-se imprescindível que pesquisas investiguem quais os fatores têm ocasionado as variações interpopulacionais e como a espécie responde às condições ambientais. As diferenças em respostas ecofisiológicas na espécie, comparando-se populações localizadas em um gradiente de altitude, demonstram que esta não possui apenas características morfológicas distintas entre populações, mas também variações que podem existir tanto em nível fisiológico e anatômico, como também, genético e evolutivo. As características de ampla distribuição e plasticidade fenotípica, associadas ao alto grau de polimorfismo, contribuem para uma previsão das respostas ecofisiológicas das espécies localizadas em ambientes heterogêneos, frente ao contexto de alterações climáticas, tornando-a um modelo para estudos de impactos ambientais.

5. MATERIAIS E MÉTODOS

5.1 Área de estudo e desenho experimental

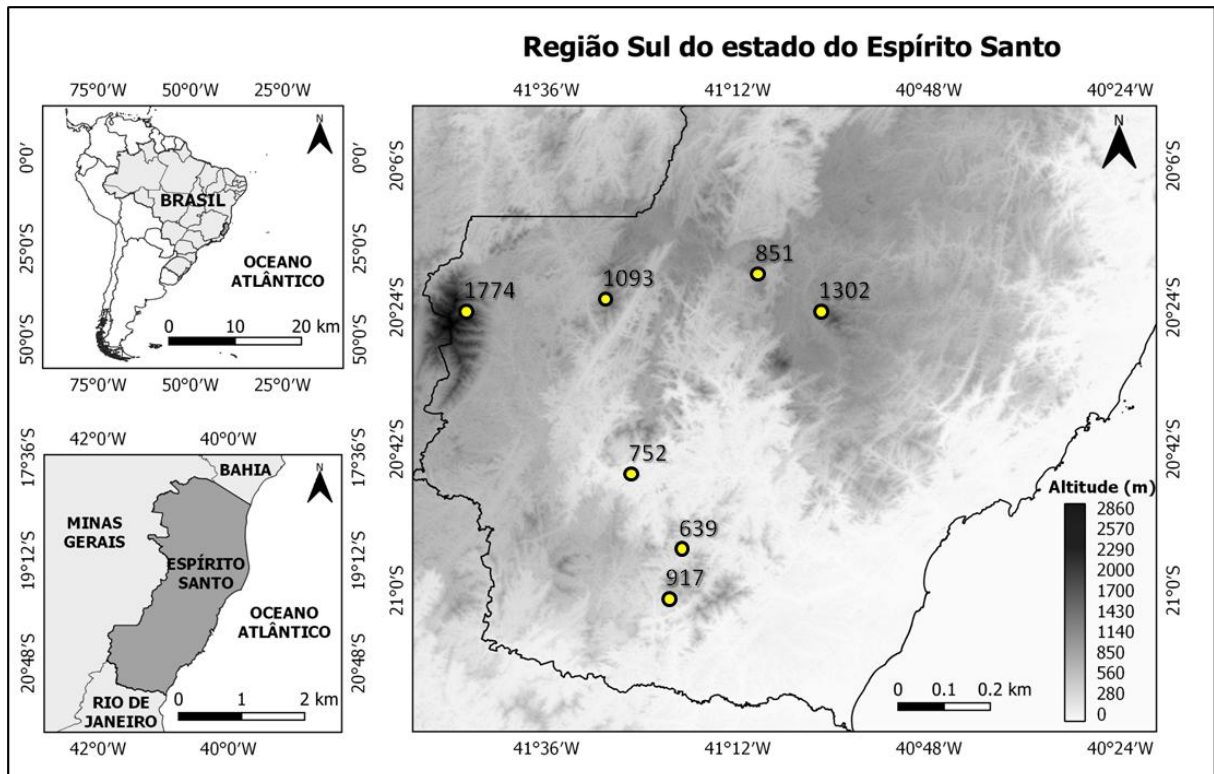
O experimento foi estabelecido em casas de vegetação localizadas na área experimental do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), município de Jerônimo Monteiro, ES (20°78'94''S 41°38'89''O, altitude 120 m). De acordo com a Classificação de Köppen, o clima na região é “Cwa”, caracterizado como temperado úmido, com estação de inverno seca e verão quente. A temperatura média anual da região é de 23,1 °C e precipitação média anual de 1.341 mm (LIMA *et al.*, 2008).

O experimento foi constituído de 14 tratamentos em esquema fatorial de 2 x 7 (dois regimes térmicos contrastantes x sete populações, localizadas ao longo de um gradiente de altitude, sob delineamento inteiramente casualizado. O total de 140 plantas foi distribuído nos tratamentos (10 plantas por tratamento). Foram estabelecidos dois regimes térmicos contrastantes, baixa demanda atmosférica (BDA) e alta demanda atmosférica (ADA), sendo que, em cada condição, foram cultivadas 70 plantas, durante 120 dias. As mudas utilizadas para cultivo foram obtidas a partir de sementes de matrizes nativas, provenientes de sete populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude. A execução metodológica desta pesquisa ocorreu entre dezembro de 2018 a junho de 2019.

5.2 Material vegetal e condições experimentais

Populações de *Myrsine coriacea* foram selecionadas em fragmentos da Floresta Atlântica, localizados em diferentes altitudes das regiões Sul e Serrana do estado do Espírito Santo, ao longo de um gradiente de altitude, com variação de 639 a 1774 metros (**Figura 1; Tabela 1**). Para caracterização das populações, as coordenadas geográficas foram obtidas utilizando-se GPS (Garmin[®], GPSMAP 64S).

Para a seleção das populações, consideraram-se as diferenças altitudinais e climáticas, incluindo precipitação acumulada e temperatura média. Essa caracterização foi realizada por Valente (2017), após análise durante um ano (ciclo fenológico completo da espécie). Em cada uma das sete populações, foram selecionadas, para a coleta de frutos/sementes, 12 plantas matrizes, semelhantes em altura e diâmetro à altura do peito.



Fonte: a autora (QGIS 3.8.2)

Figura 1 – Localização e respectivas altitudes (em metros) das sete populações de coleta dos frutos da espécie *Myrsine coriacea*, situadas em municípios do estado do Espírito Santo, Brasil.

Tabela 1 – Caracterização das regiões de localização das sete populações de coleta de frutos da espécie *Myrsine coriacea*, do estado do Espírito Santo, Brasil. Altitude (ALT), coordenadas geográficas (latitude e longitude), temperatura do ar média anual (T_{ar}) e precipitação acumulada (PRE), de um ciclo fenológico completo da espécie (dezembro de 2015 a novembro de 2016). Dados climáticos adaptados de Valente, 2017.

Município	Latitude	Longitude	ALT (m)	T_{ar} (°C)	PRE (mm)
Muqui	20°55'S	41°26'W	639	23,3	1030
Alegre	20°37'S	41°23'W	752	23,4	1115
Venda Nova do Imigrante	20°23'S	41°11'W	851	20,4	1090
Mimoso do Sul	20°55'S	41°32'W	917	22,6	950
Iúna	20°22'S	41°28'W	1093	22,1	1105
Domingos Martins	20°24'S	41°01'W	1302	19,9	1030
Dores do Rio Preto	20°28'S	41°49'W	1774	12,3	1215

Frutos maduros foram coletados e transportados para o Laboratório de Botânica no Centro de Ciências Exatas, Naturais e da Saúde (CCENS, UFES, Alegre-ES), onde as sementes foram submetidas à escarificação mecânica e secas à sombra. No Viveiro Universitário Florestal da UFES (Jerônimo Monteiro, ES), as sementes foram estratificadas

em bandejas (40 cm de comprimento x 32 cm de largura x 15 cm de altura), contendo areia como substrato. Decorridos três meses após a germinação das sementes, quando as plântulas possuíam dois pares de folhas, foi realizada a repicagem para tubetes de polipropileno, com capacidade de 280 cm³ (190 cm de comprimento x 6,3 cm de diâmetro), contendo substrato comercial (Tropstrato[®], HT hortaliças). As mudas foram mantidas sob sombrite, com capacidade de retenção de 50% de radiação, e eram irrigadas, por microaspersão, três vezes ao dia.

Decorridos nove meses após a repicagem, foram selecionadas 10 mudas de cada população para o plantio (**Figura 2**), optando pelas mudas saudáveis e mais homogêneas em altura e número de folhas. Para o plantio, foram utilizados vasos pintados de branco, com capacidade de 12 litros, os quais possuíam dimensões de 30 cm de altura, 25 cm de diâmetro superior e 22 cm de diâmetro inferior, contendo furos no fundo, que permitiam o escoamento do excesso de água. Em cada vaso, foram adicionados, aproximadamente, 9 kg de substrato composto pela mistura de solo, areia e substrato comercial (Tropstrato[®], HT hortaliças), na proporção 2:1:1 (v/v/v). Após a mistura homogênea dos constituintes, uma amostra do substrato foi coletada para análise química de rotina, realizada conforme Embrapa (1997), pelo Laboratório de Análise Química de Solo Raphael M. Bloise (CCAIE - UFES, Alegre-ES). Os resultados das características químicas do substrato utilizado para o plantio estão apresentados na **Tabela 2**.



Fonte: a autora

Figura 2 – Mudanças de *Myrsine coriacea* em tubetes, sobre a bancada do Viveiro Florestal Universitário da UFES (Jerônimo Monteiro-ES, Brasil).

Tabela 2 – Análise química do substrato utilizado no experimento para o plantio de mudas de *Myrsine coriacea*.

pH	P	K	Na	Ca	Mg	Al	H+Al	SB	t	T	V	m
H ₂ O	mg dm ⁻³			cmol dm ⁻³					%			
5,42	196,98	322,0	98,0	3,89	0,80	0,0	2,23	5,94	5,94	8,16	72,72	0,0

SB: Soma de Bases trocáveis; T: Capacidade de troca catiônica a pH 7 (CTC); t: Capacidade de troca catiônica efetiva; V: Índice de saturação em bases; m: Índice de saturação em alumínio; pH: relação solo-água 1:2,5; P: extrator Mehlich-1 e determinação por clorimetria; K e Na: extrator Mehlich-1 e determinação por espectrofotometria de chama; Ca e Mg: extrator KCl 1 mol/L e determinação por espectrometria de absorção atômica; Al: extrator KCl 1 mol/L e determinação por titulometria; H+Al: extrator acetato de cálcio 0,5 mol/L pH 7,0.

Os vasos foram distribuídos em casas de vegetação sobre bancadas de metal, com dimensões de 2 m de comprimento, 1,2 m de largura e 1 m de altura. Durante o período experimental, tentou-se suprir as necessidades hídricas e nutricionais, além de controlar a incidência de pragas e doenças. Para isso, diariamente, foram realizadas duas irrigações, mantendo-se o substrato dos vasos próximo à capacidade de campo. Na superfície do solo foi adicionada grama seca, com a finalidade de limitar as perdas de água por evaporação (**Figura 3**). Em todas as plantas, foram realizadas duas adubações de macronutrientes com fertilizante formulado 4:14:8 de NPK, com intervalo de, aproximadamente, 50 dias entre as adubações. Para cada adubação, 1 kg de fertilizante foi macerado e diluído em 80 L de água, adicionando 500 mL em cada vaso. Controle manual e uso de inseticidas foram necessários para o controle de pragas, como ácaro, cochonilha, pulgão e mosca branca. O controle das condições experimentais e recursos disponíveis visou evitar que esses fatores influenciassem no crescimento das plantas, para que as respostas fisiológicas fossem consequência somente dos efeitos das condições térmicas estabelecidas nas casas de vegetação.



Fonte: a autora

Figura 3 – Plantas de *Myrsine coriacea* cultivadas em vasos e distribuídas em bancadas de metal em casas de vegetação, localizadas na área experimental do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal da UFES (Jerônimo Monteiro-ES, Brasil).

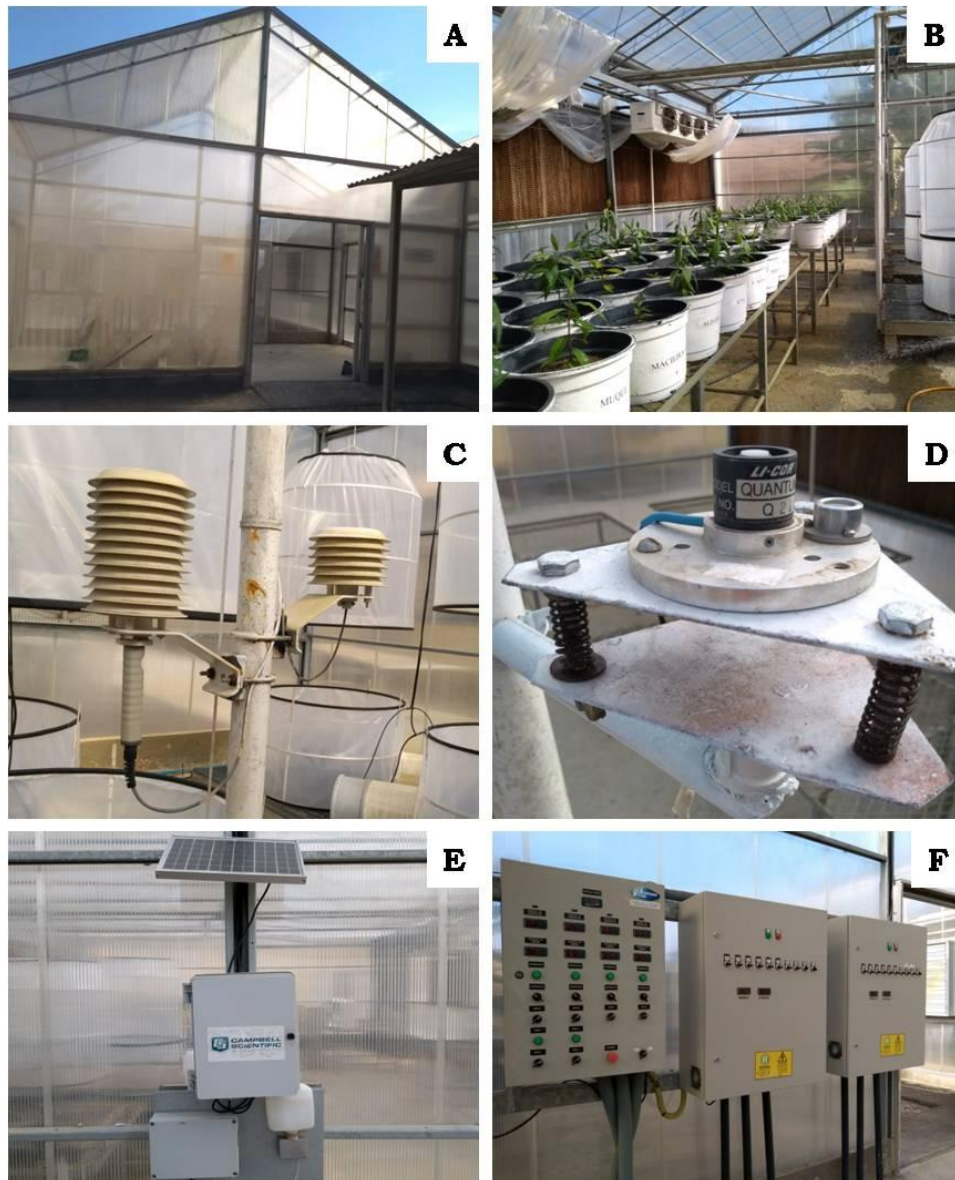
5.3 Estabelecimento das condições térmicas

Os regimes térmicos foram planejados com a finalidade de simular as condições térmicas verificadas naturalmente nas populações localizadas em baixa e alta altitude na Floresta Atlântica. O controle da temperatura dentro das casas de vegetação teve como objetivo estabelecer dois regimes térmicos contrastantes, os quais consistiram em: baixa demanda atmosférica (BDA) e alta demanda atmosférica (ADA). A variação de temperatura foi programada para seguir uma diferença mínima entre os regimes térmicos de, pelo menos, 2 °C durante o dia e 5 °C durante a noite. Em consequência da variação de temperatura nos regimes térmicos, a umidade relativa do ar também sofreu variações ao longo do dia. Os valores de pressão de saturação de vapor de água (es) e pressão parcial de vapor (ea), foram utilizados para determinar o déficit de pressão de vapor (DPV), calculado de acordo com Pereira *et al.* (2002):

$$\begin{aligned} \text{DPV} &= es - ea \\ es &= 0,6108 * 10^{7,5*Ta/237,3+Ta} \\ ea &= \text{UR\%} * es/100 \end{aligned}$$

Onde: es e ea são expressos em kPa; T_{ar} (temperatura do ar) em °C, e UR (umidade relativa) em %.

As casas de vegetação (Van der Hoeven[®]) (**Figura 4A e B**), utilizadas para o cultivo das plantas, eram climatizadas por meio de estações meteorológicas. Sensores de temperatura e umidade relativa do ar (Marca Vaisala[®], CS500) (**Figura 4C**) foram instalados no centro de cada casa de vegetação, à cerca de 1,6 m de altura, aproximadamente à altura das folhas das plantas. Próximo a esses sensores, havia um sensor da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) (LI-COR[®], QUANTUM) (**Figura 4D**). Os dados de temperatura, umidade relativa e PAR foram coletados a partir de um *datalogger* (Campbell Scientific Inc[®], CR-10x) (**Figura 4E**), o qual realizava leituras de dados a cada 10 segundos e o armazenamento a cada 10 minutos. O controlador de temperatura (Full Gauge[®], MT-543Ri plus) encontrava-se instalado num painel de controle externo à casa de vegetação e se comunicava com *software* Sistrad[®], utilizado para a programação das variações de temperatura ao longo do dia (**Figura 4F**).



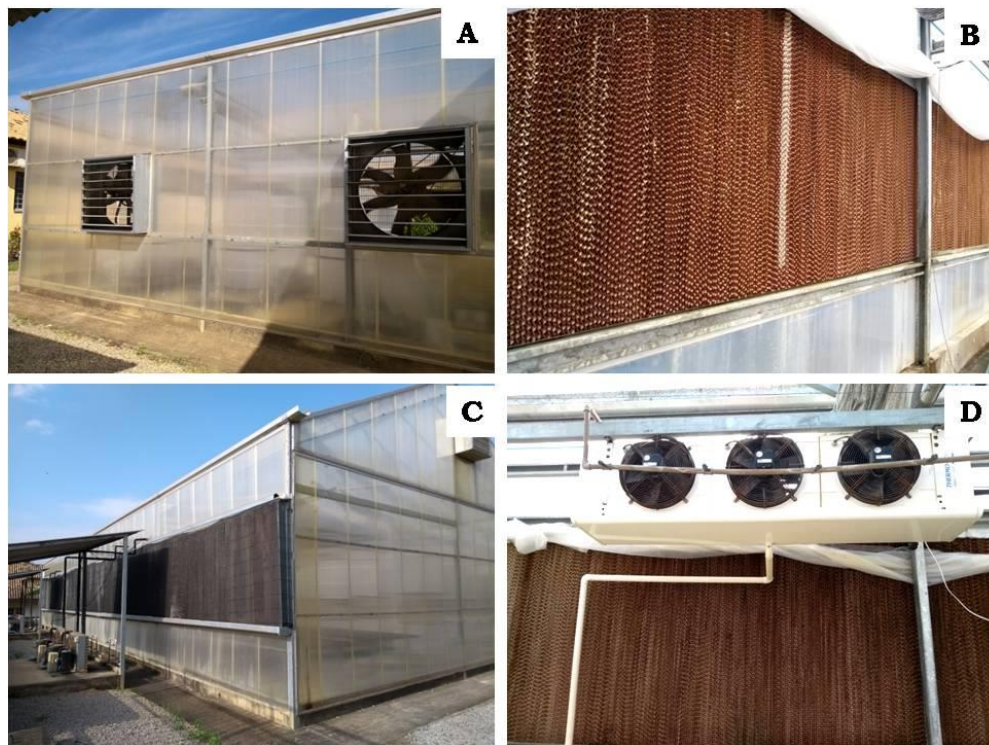
Fonte: a autora

Figura 4 – Estrutura das casas de vegetação, localizadas na área experimental do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal da UFES (Jerônimo Monteiro-ES, Brasil): (A) área externa e (B) interna das casas de vegetação; (C) sensores de temperatura e umidade relativa do ar; (D) sensor de radiação fotossinteticamente ativa; (E) estrutura de armazenamento do *datalogger*; (F) painel de controle.

A variação da temperatura do ar (T_{ar} °C) e umidade relativa do ar (UR %) foi controlada, durante o período diurno, por meio de um sistema de resfriamento evaporativo, estabelecido por meio de exaustores (sistema de pressão negativa) (**Figura 5A**) e *pad cooling* (painéis evaporativos) (**Figura 5B e C**). Durante o período noturno, o controle da T_{ar} e UR ocorria com o acionamento de ares-condicionados (**Figura 5D**).

Os equipamentos funcionavam de acordo com a programação prévia de temperatura, com variações que ocorriam a cada 30 minutos, durante o período diurno, e a cada 1 hora, no

período noturno. Durante o período diurno, caso a temperatura excedesse a amplitude programada, os exaustores eram ligados automaticamente. Enquanto os exaustores permaneciam ligados, uma motobomba d'água forçava a circulação de água nos painéis evaporativos, a qual evaporava devido à perda de energia em forma de calor latente, reduzindo a temperatura do ar. Portanto, os exaustores forçavam a passagem do ar através dos painéis evaporativos, contribuindo para o controle da temperatura nas condições pré-estabelecidas. Durante o período noturno, iniciava-se a programação de controle de temperatura pelo funcionamento de ares-condicionados. A ativação ocorria às 18:00 horas e o desligamento às 8:00 horas do dia seguinte.



Fonte: a autora

Figura 5 – Equipamentos de controle de temperatura e umidade relativa do ar em casas de vegetação climatizadas, localizadas na área experimental da UFES (Jerônimo Monteiro-ES, Brasil). (A) Exaustores; (B) painéis evaporativos em visão interna e (C) externa das casas de vegetação; (D) ar-condicionado.

A temperatura do solo nos vasos (T_{solo}) foi determinada utilizando um Termopar tipo T (Omega[®], TT-T-24-1000). O sensor foi instalado no centro do vaso, à 10 cm de profundidade. Os dados de temperatura do ar, DPV e temperatura do solo foram categorizados de acordo com os horários diários, considerando como período diurno desde o nascer do sol até o poente (6-18 horas) e noturno desde o pôr do sol até o amanhecer (18-6

horas). Para obter os valores máximos, médios e mínimos foram considerados os dados coletados durante todo o período do experimento (**Tabela 3**).

Tabela 3 – Valores máximos, médios e mínimos de temperatura do ar (T_{ar}), déficit de pressão de vapor (DPV) e temperatura do solo (T_{solo}) nos períodos diurno e noturno entre dezembro de 2018 e abril de 2019, nos regimes térmicos de BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica), estabelecidos em casas de vegetação climatizadas, localizadas na área experimental da UFES (Jerônimo Monteiro-ES, Brasil).

Características	Regimes térmicos			
	BDA		ADA	
	Diurno	Noturno	Diurno	Noturno
T_{ar} (°C)				
Máxima	31,5	26,8	32,8	28,6
Média	28,2	21,2	30,2	25,3
Mínima	20,6	17,8	24,7	23,1
DPV (kPa)				
Máximo	1,08	0,13	1,77	0,56
Médio	0,60	0,05	1,19	0,22
Mínimo	0,17	0,03	0,47	0,08
T_{solo} (°C)				
Máxima	31,6	30,7	32,8	32,2
Média	25,4	24,5	27,9	27,6
Mínima	17,8	19,5	22,6	24,3

A média da T_{ar} durante o dia foi aproximadamente 2,0 °C superior em ADA, em comparação à BDA, e à noite, essa diferença foi de aproximadamente 4,0 °C. A média da T_{solo} foi aproximadamente 3,0 °C superior em ADA, em comparação à BDA, independentemente do período. A média do DPV foi maior em ADA (aproximadamente ou superior a 50%), em comparação à BDA, independentemente do período. Destaca-se que houve maior amplitude nos valores de temperatura em BDA e, nos valores de DPV, em ADA (**Tabela 3**). A T_{ar} , DPV e T_{solo} variaram, ao longo do dia, seguindo um mesmo padrão em ambos os regimes térmicos. Após 6:00 horas, a T_{ar} e DPV, aumentavam, de forma progressiva, até aproximadamente 14:00 horas. Em seguida, declinavam até o amanhecer do dia seguinte (**Figura 6A e Figura 6B**). O padrão de variação da T_{solo} ocorreu de forma semelhante à temperatura do ar e entre os regimes térmicos. Destaca-se que, a partir das 9:00 horas, a T_{solo} aumentava progressivamente, atingindo o pico somente por volta das 17:00 horas, quando, então, a temperatura decrescia até, aproximadamente, 8:00 horas do dia seguinte (**Figura 6C**).

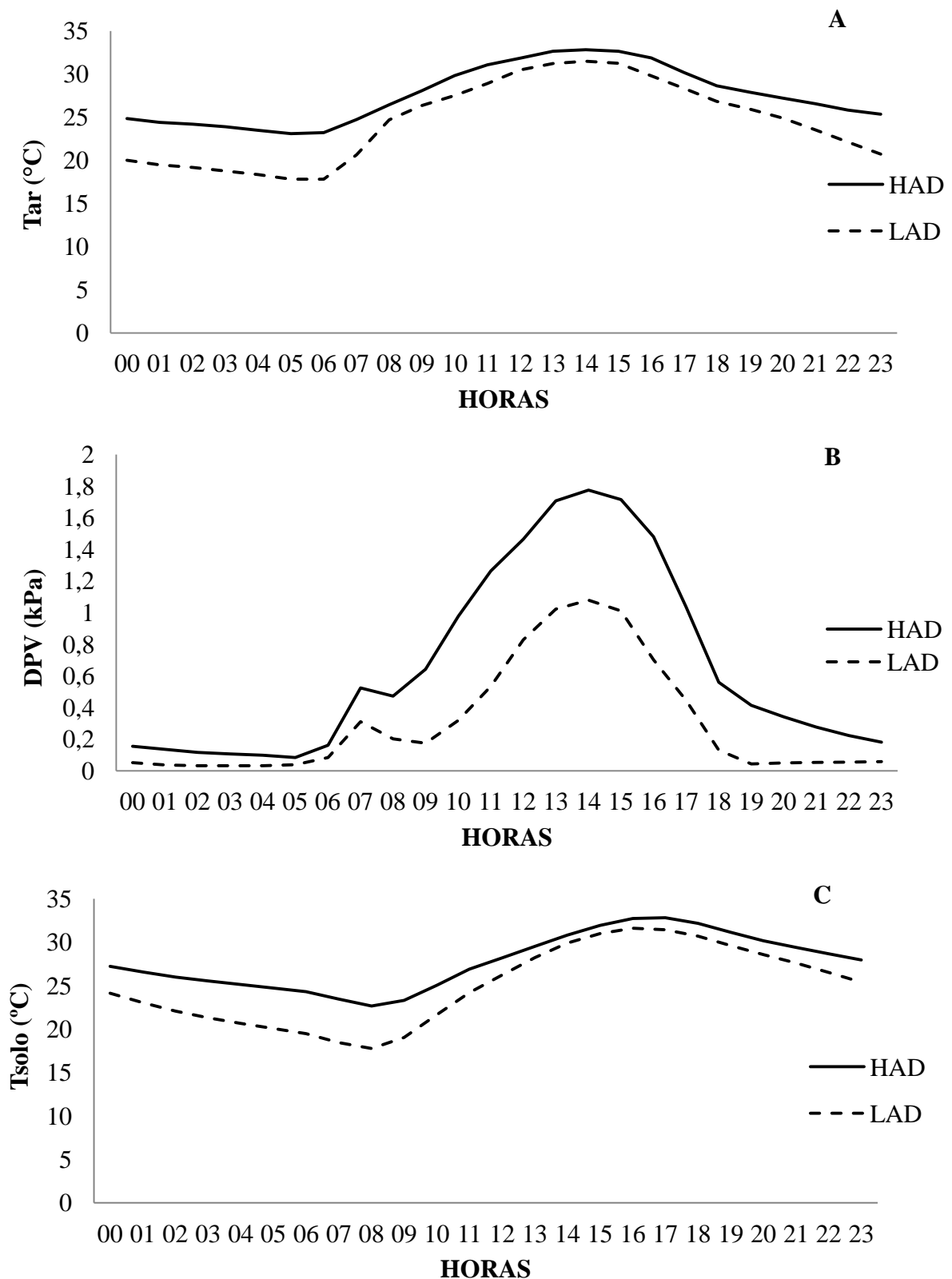


Figura 6 – Variações das médias horárias, durante o período de dezembro de 2018 a abril de 2019, de (A) temperatura do ar (T_{ar}), (B) déficit de pressão de vapor (DPV) e (C) temperatura do solo (T_{solo}) em dois regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)], estabelecidos em casas de vegetação em Jerônimo Monteiro-ES, Brasil.

Por volta das 6:00 horas, com o nascer do sol, iniciava-se a incidência de radiação solar sobre as casas de vegetação, atingindo a média de, aproximadamente, $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em torno das 13:00 horas. De 14:00 horas em diante, ocorria um decréscimo da incidência solar até o poente (**Figura 7A**). A média da radiação acumulada por dia, ao longo de todo o período de cultivo, foi de, aproximadamente, $30,5 \text{ mol m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ (**Figura 7B**).

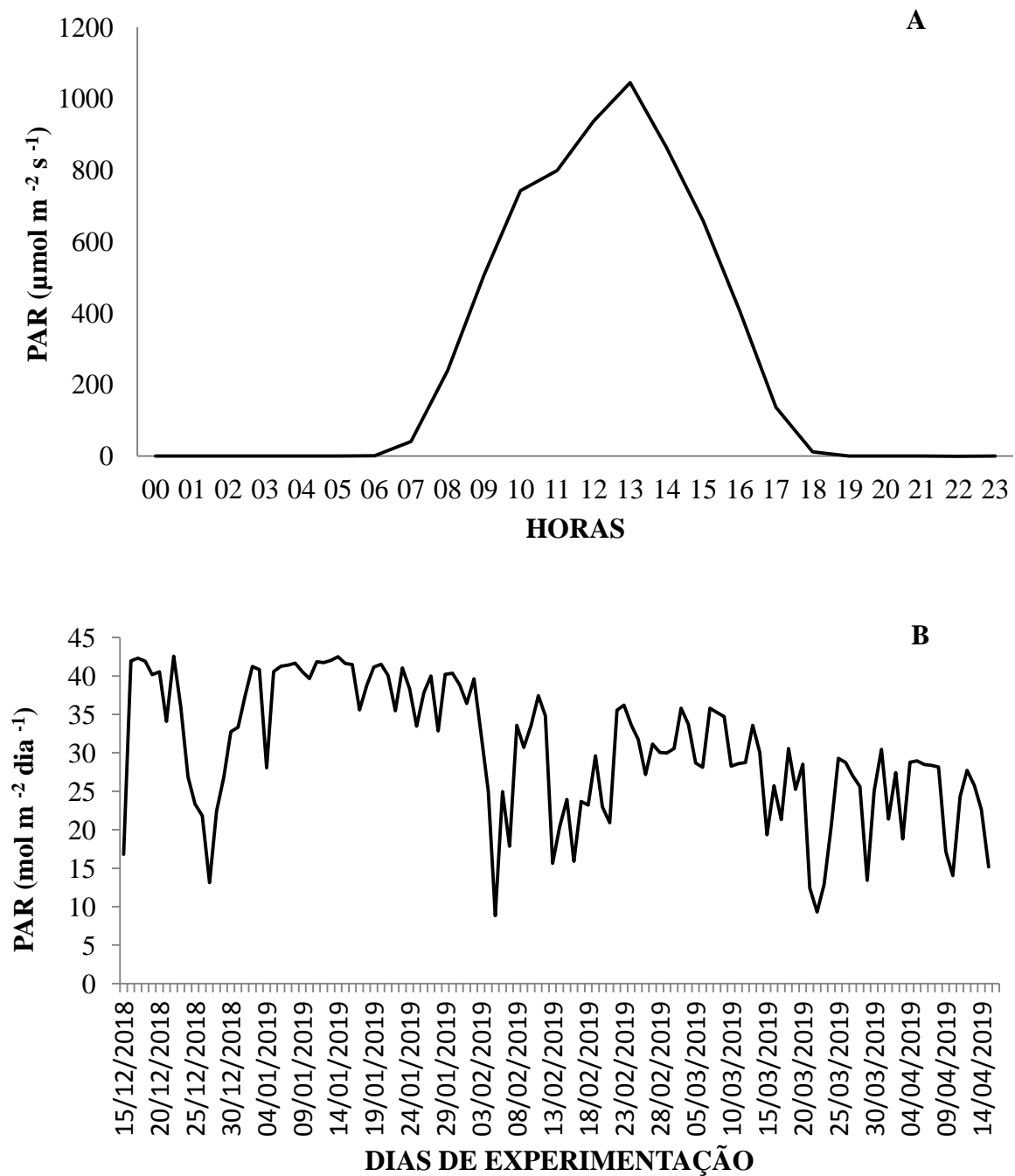


Figura 7 – Variação média, durante o período de dezembro de 2018 e abril de 2019, da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidida (A) e acumulada ao longo dos dias (B) em casas de vegetação climatizadas, localizadas em Jerônimo Monteiro-ES, Brasil.

5.4 Análise de crescimento

5.4.1 Métodos não destrutivos

As características não destrutivas do crescimento foram analisadas nos 140 indivíduos amostrados. Sete medições quinzenais foram realizadas durante a condução do experimento, sendo que a primeira ocorreu 20 dias após o plantio e as demais aos 35, 50, 65, 80, 95 e 110 dias após o plantio. As análises consistiam em medidas de altura do caule (ALC), determinada do nível do substrato até a gema apical caulinar, com régua graduada (precisão de 0,1 cm); diâmetro do caule (DIC), determinado na região do coleto, utilizando-se um paquímetro digital (precisão de 0,01 mm); e contagem do número de folhas (NUF). Após o último dia de coleta de dados, foram calculadas as taxas de crescimento relativo (TCR) referentes à altura do caule (TCR_a), diâmetro do caule (TCR_d) e número de folhas (TC_f). Para o cálculo, foi utilizada a fórmula:

$$TCR_x = \frac{(LN X_2 - LN X_1)}{t_2 - t_1}$$

Onde: X_2 e X_1 referentes à altura da planta, diâmetro do coleto ou número de folhas nos tempos t_2 e t_1 , respectivamente. LN = logaritmo natural.

5.4.2 Métodos destrutivos

Aos 120 dias após o plantio, o crescimento de oito repetições por tratamento foi determinado por métodos destrutivos. As duas repetições mais heterogêneas, de cada tratamento, foram eliminadas das análises destrutivas. As análises iniciaram pela separação dos órgãos (raiz, caule e folhas) de cada indivíduo, em sacos de papel devidamente identificados. Para isso, inicialmente, as raízes foram lavadas com água de torneira, a fim de retirar resíduos do substrato. Posteriormente, a área foliar total (AFT) e a área foliar unitária (AFU) foram determinadas com medidor de área foliar (LI-COR[®], LI-3100). Para determinar a AFT, a área foliar de todas as folhas de cada planta foi determinada no medidor. Para a AFU foram coletadas, separadamente, cinco folhas, totalmente expandidas, do terço superior da planta, e submetidas ao medidor de área foliar. Para o cálculo de AFU foi utilizada a seguinte fórmula:

$$AFU (cm^2) = \frac{\text{área foliar de 5 folhas (cm}^2\text{)}}{5}$$

Para determinar a área foliar específica (AFE), 12 discos foliares, com área conhecida, foram coletados das cinco folhas utilizadas para determinar AFU. Posteriormente, os discos foram secos até atingir massa constante. A AFE foi calculada da seguinte maneira:

$$\text{AFE (m}^2 \text{ kg}^{-1}) = \frac{\text{área de um disco} * n^{\circ} \text{ de discos (m}^2\text{)}}{\text{peso seco dos discos (kg)}}$$

Toda a biomassa vegetal foi seca em estufa de circulação forçada a 60 °C, até que atingissem massa constante. Em seguida, foram determinadas a massa seca das raízes, caule e folhas, utilizando balança de precisão (Shimadzu/Marte[®], UX4200H). A partir dos dados de massa seca de raiz (MSR), caule (MSC) e folha (MSF), foram calculadas:

- Massa seca total: **MST (g) = MSR (g) + MSC (g) + MSF (g)**
- Fração de massa radicular: **FMR (g g⁻¹) = $\frac{MSR (g)}{MST (g)}$**
- Fração de massa caulinar: **FMC (g g⁻¹) = $\frac{MSC (g)}{MST (g)}$**
- Fração de massa foliar: **FMF (g g⁻¹) = $\frac{MSF (g)}{MST (g)}$**

A razão de área foliar (RAF) foi determinada a partir dos dados de AFT e MST, conforme a equação:

$$\text{RAF (cm}^2 \text{ g}^{-1}) = \frac{\text{AFT (cm}^2\text{)}}{\text{MST (g)}}$$

5.5 Avaliação das trocas gasosas

As curvas de luz (*A/PAR*) foram realizadas por meio de analisador de gás por infravermelho portátil - IRGA (Li-COR[®], Li 6400), equipado com fonte de luz artificial (LI-6400-02B). A variação da radiação fotossinteticamente ativa (*PAR*) aplicada foi de 0 a 2000 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, de forma decrescente, variando nas intensidades de 2000, 1500, 1000, 600, 200, 100, 50, 25, 0 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Para cada curva, determinou-se o tempo m\u00e1ximo de 23 minutos, sendo 2,5 minutos para cada ponto de medi\u00e7\u00e3o. As curvas *A/PAR* foram realizadas aos 90 dias ap\u00f3s o plantio, entre 8:00 e 12:00 horas, com concentra\u00e7\u00e3o de CO₂ constante de 400 mol mol⁻¹. Durante a an\u00e1lise, a temperatura do bloco foi controlada de

acordo com a temperatura do ar de cada regime térmico. Assim, a temperatura do bloco durante as medições foi aproximadamente 2 °C inferior em BDA em comparação com ADA. As medições foram realizadas em quatro plantas (repetições) por tratamento, em folhas totalmente expandidas, localizadas no terço superior da planta. Foram determinadas as seguintes características: taxa fotossintética líquida (A), condutância estomática (g_s), concentração intercelular de CO_2 (C_i), transpiração (E) e taxa de transporte de elétrons (ETR). As curvas A/PAR foram ajustadas mediante o uso do modelo exponencial, proposto por Prioul e Chartier (1977):

$$A = \frac{\phi * PAR + Agmax - [(\phi * PAR + Agmax)^2 - 4\theta * \phi * PAR * Agmax]^{0.5}}{2\theta} - R_d$$

Onde:

A = taxa de assimilação líquida de CO_2 [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$];

$\Phi_{(PAR_0)}$ = rendimento quântico em $PAR = 0$ [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \mu\text{mol}^{-1}$ (fótons)];

PAR = radiação fotossinteticamente ativa [μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$];

A_{gmax} = taxa de assimilação bruta de CO_2 [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$];

θ = convexidade (sem dimensão);

R_d = taxa respiração no escuro [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$].

A partir do ajuste das curvas A/PAR , os seguintes parâmetros foram estimados: taxa fotossintética máxima sob luz saturante (A_{max}), ponto de compensação luminosa (PCL), ponto de saturação luminosa (PSL), respiração no escuro (R_d), convexidade da curva (θ) e eficiência quântica (Φ). A ETR foi determinada a partir dos valores de absorvância foliar. Para tanto, foram determinadas a radiação fotossinteticamente ativa transmitida (PAR_o) e a radiação fotossinteticamente ativa interceptada pela folha (PAR_i), utilizando um sensor quântico acoplado à base da câmera do IRGA, com intensidade de luz vermelha configurada em 1000 mV. A transmitância foliar (TRA) foi determinada conforme a equação:

$$TRA = PAR_o / PAR_i$$

Posteriormente, a absorvância foliar nos comprimentos de luz vermelha (α_f) e azul (α_b) foram ajustadas de acordo com as seguintes equações:

$$\alpha_f = 0.9407 - [0.8836 * (TRA)]$$

$$\alpha_b = 0.9522 - [0.2546 * (TRA)]$$

Para determinar a absorvância foliar (α_f), foi considerada a proporção de luz azul ($P_B=10\%$) e vermelha ($P_R=90\%$), conforme a equação:

$$\alpha_f = (ab * P_B) + (\alpha_r * P_R)$$

O rendimento quântico efetivo do fotossistema II (ϕ_{PSII}) foi determinado em cada ponto da curva A/PAR . Inicialmente, para determinação da fluorescência no estado estacionário (F_s), as folhas foram aclimatadas por 8 segundos à luz, utilizando intensidade de PAR correspondente a cada ponto da curva (2000, 1500, 1000, 600, 200, 100, 50 ou 25 μmol fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Sequencialmente, foi aplicado um pulso de luz saturante $> 6000 \mu\text{mol}$ fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para determinar a fluorescência máxima (F_m). Utilizando os valores de F_s e F_m , calculou-se os valores de ϕ_{PSI} conforme proposto por Genty *et al.* (1989):

$$\phi_{PSII} = (F_m - F_s) / F_m$$

Para determinar ETR , considerou-se que 50% da energia absorvida eram utilizadas pelo fotossistema II ($\beta=0,5$) (MELIS *et al.*, 1987). A ETR foi calculada em cada ponto da curva A/PAR , conforme a equação proposta por Genty *et al.* (1989):

$$ETR = PAR * \phi_{PSII} * \alpha_f * \beta$$

A taxa não fotorrespiratória de liberação de CO_2 mitocondrial (R_l) foi determinada conforme Martins *et al.* (2014). Os valores de R_l foram corrigidos de acordo com a temperatura foliar determinada pelo IRGA, conforme proposto por Bernacchi *et al.* (2001). A taxa de fotorrespiração (R_p) foi calculada em cada ponto da curva A/PAR , de acordo com a equação proposta por Valentini *et al.* (1995):

$$R_p = (1/12) * [ETR - 4 * (A + R_l)]$$

A assimilação líquida de CO_2 (A) e a concentração interna de CO_2 (C_i), obtidas em cada ponto da curva A/PAR , foram utilizadas para calcular a velocidade máxima de carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (RubisCO) (V_{cmax}). Para tal, o valor da constante de Michaelis-Menten da RubisCO (K_m) e do ponto de compensação de CO_2 na ausência de respiração (I^*) foram determinados, considerando o efeito dependente da

temperatura, de acordo com Bernacchi *et al.* (2001). Os valores de V_{cmax} foram obtidos de acordo com a equação proposta por Farquhar *et al.* (1980):

$$V_{cmax} = (A + R_i) / [(C_i - \Gamma^*) / (C_i + K_m)]$$

O ajuste da curva A/PAR e demais cálculos foram realizados em planilha eletrônica, utilizando o *software* Excel.

5.6 Análises bioquímicas

5.6.1 Pigmentos cloroplastídicos

Inicialmente, folhas totalmente expandidas do terço superior das plantas foram selecionadas para a extração de discos foliares. O material coletado foi armazenado em envelopes de papel alumínio e acondicionado em um recipiente térmico contendo nitrogênio líquido para que fosse transportado da área experimental para o Centro de Ciências Exatas, Naturais e da Saúde (CCENS-UFES). O material vegetal foi mantido em *freezer* a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ para, em seguida, serem secos em liofilizador durante 48 horas. Os discos foliares liofilizados foram armazenados em microtubos de 1,5 mL. Após adicionar, aproximadamente, 10 esferas de vidro de 2 mm de diâmetro, as amostras foram maceradas utilizando o disruptor celular (Roche[®], MagNA Lyser), a 4500 rpm por 30 segundos. Em uma sala escura, aproximadamente 10 mg do material vegetal, pesado em balança analítica (Shimadzu[®], ATX224), foi adicionado em microtubos, juntamente com 2 mL de solução de acetona (80%; v/v). Em seguida, a fim de homogeneizar a solução, aproximadamente 5 esferas de vidro de 2 mm de diâmetro foram adicionadas e então submetida ao disruptor celular a 6000 rpm por 30 segundos. Finalmente, as amostras em microtubos foram centrifugadas a 2500 rpm por 10 minutos a 4°C , como descrito por Porra *et al.* (1989). A determinação da absorvância foi realizada por espectrofotometria, utilizando-se os comprimentos de onda de 663 nm (a_{f663}), 647 nm (a_{f647}) e 470 nm (a_{f470}). As concentrações de clorofilas e carotenoides (em $\text{g kg}^{-1}\text{ MS}$) foram determinadas conforme as fórmulas descritas por Lichthenthaler (1987):

$$\text{Clorofila } a \text{ (CLa)} = 12,25 * a_{f663} - 2,79 * a_{f647}$$

$$\text{Clorofila } b \text{ (CLb)} = 21,50 * a_{f647} - 5,10 * a_{f663}$$

$$\text{Clorofilas totais (CL}_T\text{)} = 7,15 * a_{f663} + 18,71 * a_{f647}$$

$$\text{Carotenoides (CAR)} = (1000 * a_{f470} - 1,82 * \text{CLa} - 85,02 * \text{CLb}) / 198$$

5.6.2 Nitrogênio, Fósforo e Carbono foliares

De cada população, folhas totalmente expandidas do terço superior de cinco repetições foram coletadas e secas em estufa de circulação forçada a 60°C, até atingissem massa constante. Em seguida, o material vegetal foi macerado, em moinho de facas do tipo Willey. Para a determinação da concentração de fósforo foliar (P, g kg⁻¹), as amostras foram encaminhadas para o Laboratório de Análise Agronômica e Ambiental LTDA/Fullin (Linhares-ES). A concentração de P foliar foi determinada após digestão nitro-perclórica e reação com formação do complexo fósforo-molibdato, utilizando ácido ascórbico como agente redutor. A razão entre as concentrações de N e P (N/P g kg⁻¹) foi calculada. Uma amostra do material vegetal foi enviada para o Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura/CENA/USP (Piracicaba-SP) para determinação da concentração de nitrogênio (N, g kg⁻¹) e carbono foliar (C, %). As concentrações de C e N foram determinadas por fluxo contínuo em analisador elementar (Carlo-Erba[®], CHN 1110). A razão entre as concentrações de N e P (N/P, g kg⁻¹) foi calculada.

5.6.3 Isótopos de Nitrogênio e Carbono

Uma amostra do mesmo material vegetal utilizado para determinação das concentrações de N, P e C, foi utilizada para a determinação da composição isotópica de ¹³C ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) e ¹⁵N ($\delta^{15}\text{N}$, ‰). As análises foram realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura/CENA/USP (Piracicaba-SP) utilizando-se espectrômetro de massa (Thermo/Finnigan[®], Delta Plus).

5.7 Testes e análises estatísticas

Toda a análise estatística foi realizada utilizando-se o *software* R 3.6.1 (R Core Team, 2019). O conjunto de dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA, $P \leq 0,05$). Os fatores considerados foram os regimes térmicos (RET), as altitudes de origem (ALT) e interação entre estes (RET x ALT). As características que expressaram o efeito significativo para a interação dos fatores foram analisadas e suas médias representadas graficamente, enquanto aquelas que os fatores atuaram de forma independente, as análises e as médias foram apresentadas em tabelas. O teste Scott-Knott ($P \leq 0,05$) foi utilizado a fim de comparar as médias entre as altitudes de origem dentro de cada regime térmico. As médias entre os regimes térmicos contrastantes, dentro de uma mesma altitude de origem, foram comparadas pelo teste *F* ($P \leq 0,05$).

Por meio do modelo de regressão linear, analisou-se o efeito da altitude de origem sobre as características ecofisiológicas analisadas. O modelo foi estabelecido, para cada característica, pela diferença relativa (DR) entre as médias obtidas em cada regime térmico, de plantas de uma mesma altitude de origem. A DR foi calculada conforme a fórmula abaixo:

$$\mathbf{DR\ (\%)\ =\ \frac{(maior\ valor\ -\ menor\ valor)}{maior\ valor}\ * 100}$$

Para cada característica analisada, foram calculados os coeficientes de variação intra e interpopulacional (CV_{intra} e CV_{inter} , respectivamente), de acordo com Bresson *et al.* (2011). O CV_{intra} determinou a variabilidade intrapopulacional de cada população, em cada regime térmico estabelecido, pelo desvio padrão e a média de cada tratamento e, em seguida, foi calculada a média geral do CV_{intra} para a espécie. O CV_{inter} determinou a variabilidade interpopulacional em cada regime térmico estabelecido considerando o desvio padrão, calculado com a média de cada tratamento, e a média de todas as populações amostradas.

6. RESULTADOS

6.1 Análise de crescimento

6.1.1 Características não destrutivas do crescimento

Altura (ALC), diâmetro do caule (DIC) e número de folhas (NUF) apresentaram maior incremento em plantas cultivadas no regime térmico de BDA, independentemente da altitude de origem. As diferenças significativas entre os regimes térmicos acentuaram-se enquanto o período de cultivo aumentava, aproximadamente, a partir dos 50 dias após o plantio (**Figura 8**). As Taxas de Crescimento Relativo (TCR), de modo geral, foram significativamente superiores no regime térmico de BDA em todas as populações. As diferenças significativas foram identificadas principalmente nos 35 e 50 dias após o plantio (**Figura 9**).

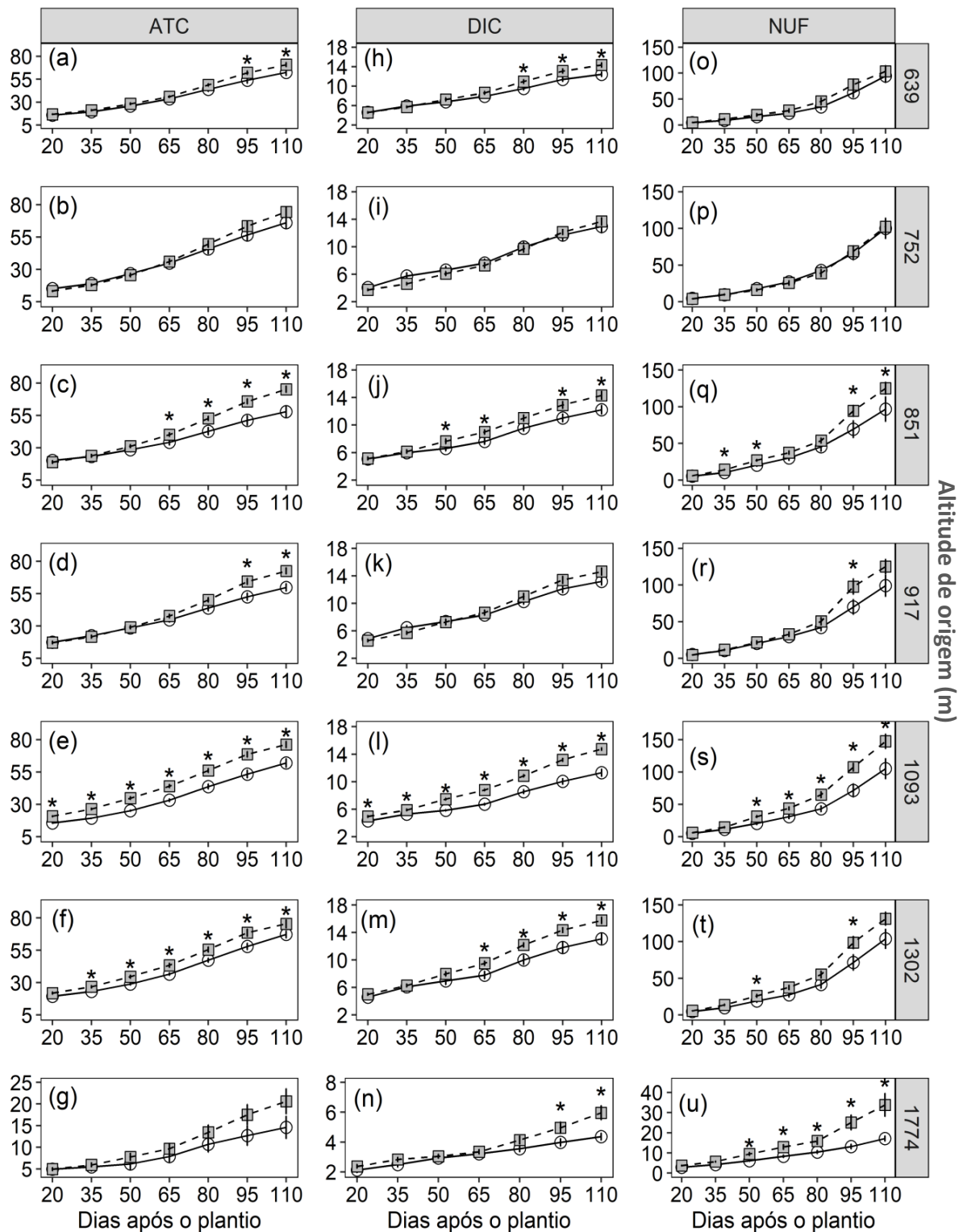


Figura 8 – Altura do caule (ALC, cm), diâmetro do caule (DIC, mm) e número de folhas (NUF, un.) de plantas de *Myrsine coriacea* após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Quadrados cinza: BDA (Baixa demanda atmosférica); Círculos brancos: ADA (Alta demanda atmosférica). * indica diferença significativa ($P \leq 0,05$) pelo teste *F*. Utilizou-se menor escala para a representação dos dados da população localizada à 1774 metros de altitude em função da magnitude dos dados.

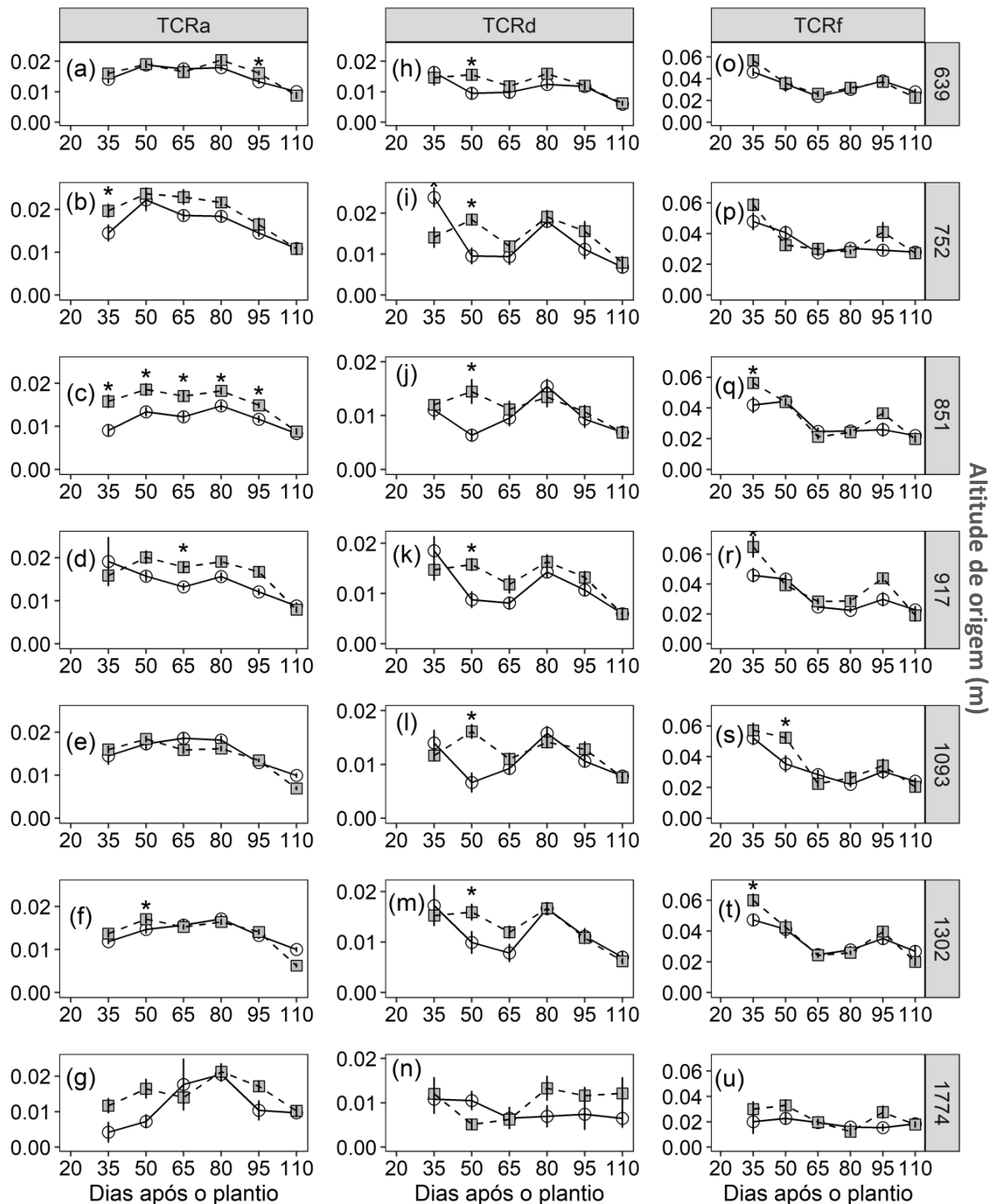


Figura 9 – Taxa de crescimento relativo (TCR) de altura do caule (TCR_a , $\text{cm cm}^{-1} \text{dia}^{-1}$), diâmetro do caule (TCR_d , $\text{mm mm}^{-1} \text{dia}^{-1}$) e número de folhas (TCR_n , $\text{un. un.}^{-1} \text{dia}^{-1}$) de plantas de *Myrsine coriacea* após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Quadrados cinza: regime térmico de BDA - Baixa demanda atmosférica; Círculos brancos: regime térmico de ADA - Alta demanda atmosférica. * indica diferença significativa ($P \leq 0,05$) pelo teste *F*.

O crescimento das plantas da população de 1774 metros de altitude de origem foi significativamente inferior ao observado nas plantas das demais populações amostradas (**Figura 10**). Os incrementos inferiores em ALC (79,8%), DIC (64,8%) e NUF (81,3%), justificam a representação dos dados dessa população em escala reduzida em relação às demais na figura 8. Entre as populações amostradas, a população de origem de 1774 metros de altitude foi a única que teve registro de morte de plantas, o que ocorreu somente no regime térmico de ADA, representando 50% das plantas dessa população cultivadas nessas condições térmicas.



Fonte: a autora

Figura 10 – Plantas de *Myrsine coriacea* provenientes de populações nativas, localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. A) Regime térmico de BDA - Baixa demanda atmosférica; B) Regime térmico de ADA - Alta demanda atmosférica. A disposição das plantas nas imagens representa o gradiente de menor para maior altitude de origem (m), seguindo da extremidade esquerda para a direita.

A diferença relativa entre as plantas cultivadas nos regimes térmicos contrastantes demonstra a existência de maior inclinação com o aumento da altitude de origem. Ao longo do tempo, observa-se que as inclinações são intensificadas à medida que aumenta o período de cultivo (**Figura 11**).

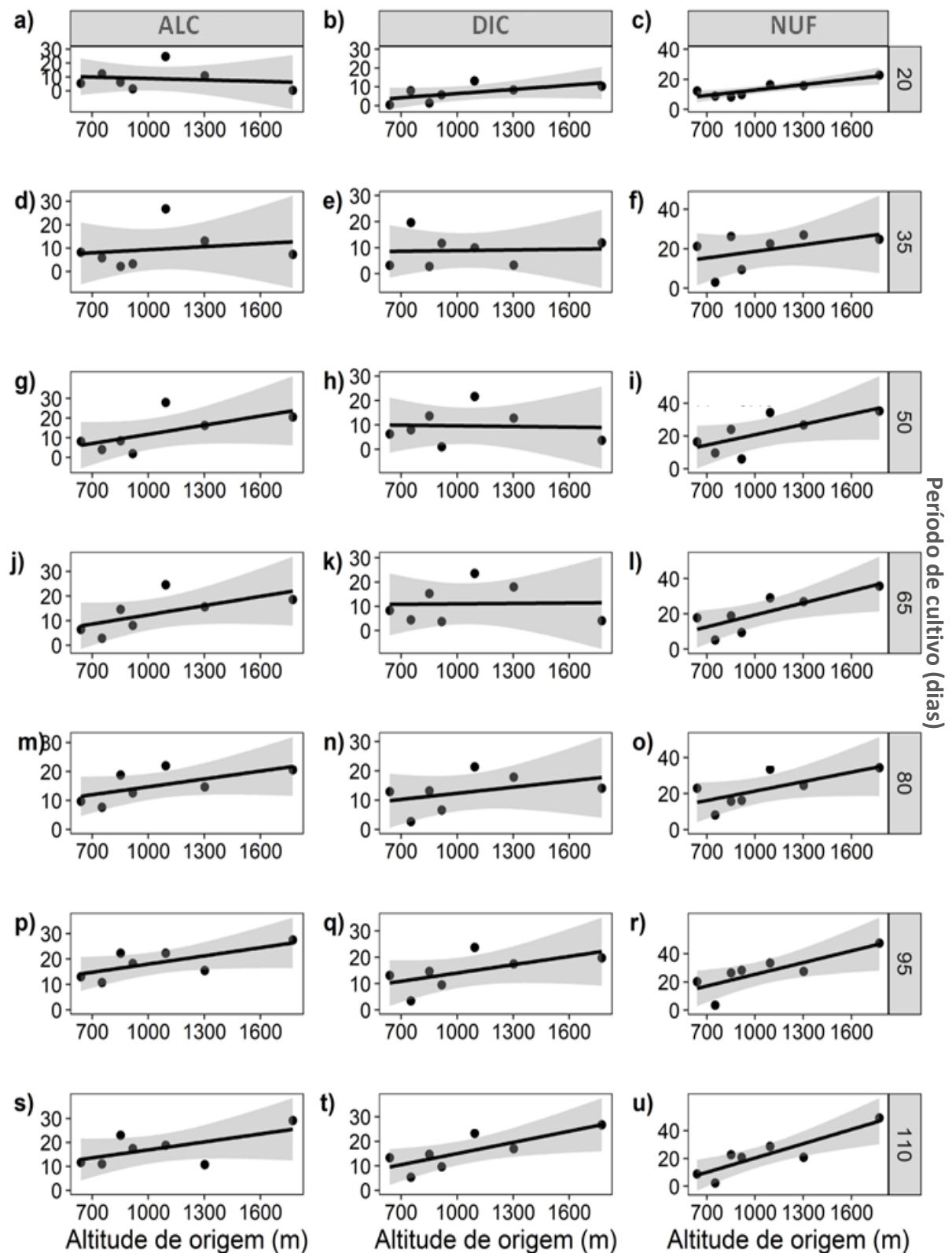


Figura 11 – Diferença relativa (%) entre os regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)] na altura do caule (ALC), diâmetro do caule (DIC) e número de folhas (NUF), avaliada ao longo do período de cultivo (20, 35, 50, 65, 80, 95 e 110 dias após o cultivo) em plantas de *Myrsine coriacea*, provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude.

6.1.2 Características destrutivas do crescimento

6.1.2.1 Resumo da análise de variância

A interação entre os regimes térmicos e as altitudes de origem (RET x ALT) foi significativa apenas em MST, FMC ($P \leq 0,05$) e RAF ($P \leq 0,001$). O efeito isolado dos regimes térmicos foi expressivamente significativo para maior parte das características, no entanto, com baixa proporção explicativa em relação à variação total. O efeito da altitude de origem, com exceção de RAF, foi altamente significativo em todas as características de crescimento analisadas, explicando a maior proporção da variação total, como em MST, AFT, ALC e DIC (mais de 60%) (**Tabela 4**).

Tabela 4 – Proporção da variação total explicada (%) pelos fatores regimes térmicos (RET) e altitude de origem (ALT), e pela interação entre os fatores (RET x ALT), obtida na análise de variância (ANOVA) de dois fatores, em características de crescimento de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes.

Características	RET	<i>p</i>	ALT	<i>p</i>	RET x ALT	<i>p</i>	R ²	\bar{x}
MST	13,2	0,0000	62,0	0,0000	4,3	0,0038	79,6	51,7
ALC	4,9	0,0000	75,9	0,0000	0,7	0,7506	81,5	60,6
DIC	6,3	0,0000	74,9	0,0000	1,2	0,3751	82,4	12,4
AFT	4,9	0,0000	69,6	0,0000	1,3	0,5145	75,8	0,3
NUF	5,1	0,0007	51,8	0,0000	2,1	0,5548	58,9	97,3
AFU	10,5	0,0000	56,8	0,0000	1,1	0,7589	68,3	57,0
AFE	4,1	0,0491	36,3	0,0001	2,7	0,8430	43,2	16,9
RAF	1,0	0,1739	7,1	0,0560	37,7	0,0000	45,8	53,4
FMR	10,0	0,0004	12,5	0,0074	2,5	0,2261	25,0	0,4
FMC	0,3	0,4818	40,0	0,0000	14,8	0,0025	55,0	0,2
FMF	8,3	0,0002	33,3	0,0000	8,3	0,5479	50,0	0,3

Proporção da variância total explicada (Soma dos quadrados da característica/Soma de quadrados total), e nível de significância, avaliado pelo teste *F*. Valores de *P* significativo estão indicados em negrito ($P \geq 0,05$). R² representa a proporção da variância total explicada pelo modelo. \bar{x} : média geral da característica. Massa Seca Total (MST, g); Altura do Caule (ALC, cm); Diâmetro do Caule (DIC, mm); Área Foliar Total (AFT, m²); Número de Folhas (NUF, un.); Área Foliar Unitária (AFU, cm²); Área Foliar Específica (AFE, m²g⁻¹); Razão de Área Foliar (RAF, cm²g⁻¹); Fração de Massa Radicular (FMR, g g⁻¹); Fração de Massa Caulinar (FMC, g g⁻¹); Fração de Massa Foliar (FMF, g g⁻¹).

6.1.2.2 Variabilidade intra e interpopulacional

Em BDA, o valor médio do CV_{inter} foi maior em relação ao CV_{intra} (26,0% e 16,2%, respectivamente). Em ADA, o valor médio do CV_{intra} e CV_{inter} foram semelhantes. O CV_{intra} foi maior em ADA (30,5%) em relação à BDA (**Tabela 5**).

Tabela 5 – Variabilidade (%) intra e interpopulacional (CV_{intra} e CV_{inter} , respectivamente) de características de crescimento de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)].

Características	BDA		ADA		CV_T
	CV_{intra}	CV_{inter}	CV_{intra}	CV_{inter}	
MST	22,6	44,5	34,5	44,5	24,9
ALC	15,7	32,7	20,2	36,0	17,0
DIC	11,8	26,7	14,8	28,9	13,5
AFT	20,3	41,8	36,4	43,9	24,8
NUF	27,1	35,8	35,6	37,8	31,9
AFU	27,2	37,0	35,0	40,3	28,3
AFE	10,1	8,3	10,8	9,2	11,0
RAF	13,4	22,7	22,5	13,2	20,0
FMR	8,1	4,4	14,5	8,8	12,5
FMC	12,2	16,8	11,7	7,7	12,6
FMF	9,7	16,8	18,4	5,6	16,2
Média	16,2	26,0	23,3	25,4	19,3

Características: Massa Seca Total (MST); Altura do Caule (ALC); Diâmetro do Caule (DIC); Área Foliar Total (AFT); Número de Folhas (NUF); Área Foliar Unitária (AFU); Área Foliar Específica (AFE); Razão de Área Foliar (RAF); Fração de Massa Radicular (FMR); Fração de Massa Caulinar (FMC); Fração de Massa Foliar (FMF).

6.1.2.3 Crescimento

Maior MST foi identificada em plantas cultivadas no regime térmico de BDA, independentemente da altitude de origem. Em BDA, foram obtidos três grupos estatisticamente distintos, sendo que as plantas das populações de 917, 1093 e 1302 metros de altitude de origem obtiveram maiores MST. O terceiro grupo, com a menor MST em ambos regimes térmicos, foi composto unicamente pelas plantas da população de origem de 1774 metros de altitude, sendo a única população com diferença significativa em relação às demais em ADA (**Figura 12a**). A produção de biomassa diferiu em maior proporção entre as plantas cultivadas nos regimes térmicos contrastantes à medida que se aumentava a altitude de origem (1093 m, 47,3%; 1302 m, 34,8%; e 1774 m, 72,3%) (**Figura 12a e 13**). No geral, a maioria das características relacionadas ao crescimento demonstrou tendência linear positiva com o aumento da altitude de origem, com exceção apenas de FMF (**Figura 13**).

Em ADA, houve maior razão de área foliar (RAF). Os dados demonstram diferença significativa intrapopulacional, entre os regimes térmicos, nas populações de altitude de origem de 639, 752, 1093 e 1774 metros, sendo que, somente nesta última população houve maior RAF em BDA. Tanto em ADA quanto em BDA, a variação significativa entre as populações ocorreu apenas nas plantas da população de altitude de origem de 1774 m (**Figura 12b**).

A fração de massa caulinar (FMC) diferiu significativamente entre os regimes térmicos dentro das populações de origem de 639 e 1774 metros de altitude, com maiores frações em BDA e em ADA, respectivamente, caracterizando respostas divergentes entre baixa e alta altitude de origem. Em ADA, menor FMC foi expressa nas plantas das populações de 639, 917 e 1774 metros de altitude de origem, sendo que esta última foi a única que diferiu estatisticamente em BDA, com menor fração, (**Figura 12c**).

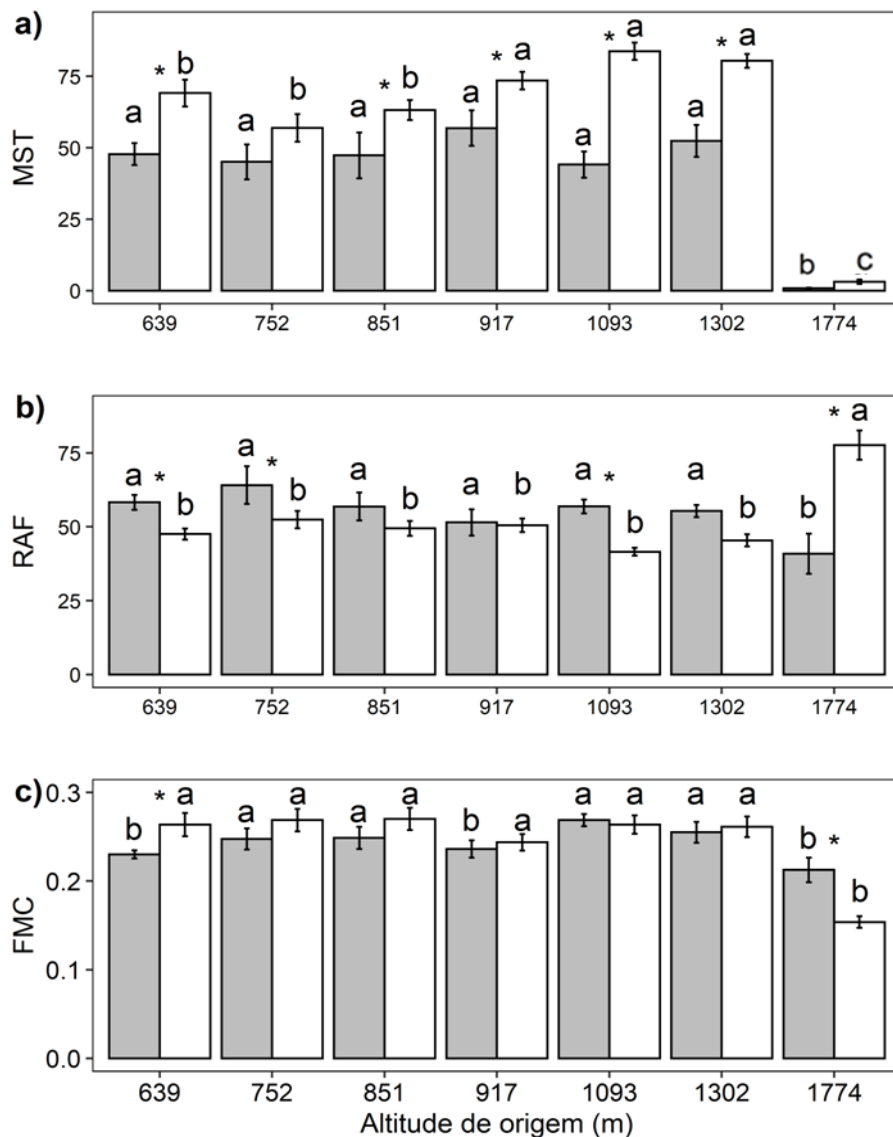


Figura 12 – Massa seca total (MST, g), razão de área foliar (RAF, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) e fração de massa caulinar (FMC, g g^{-1}) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Barras brancas: BDA (Baixa demanda atmosférica); Barras cinza: ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as populações de origem dentro de cada regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste Scot-Knott. * indica diferença significativa dentro das populações entre os regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste *F*.

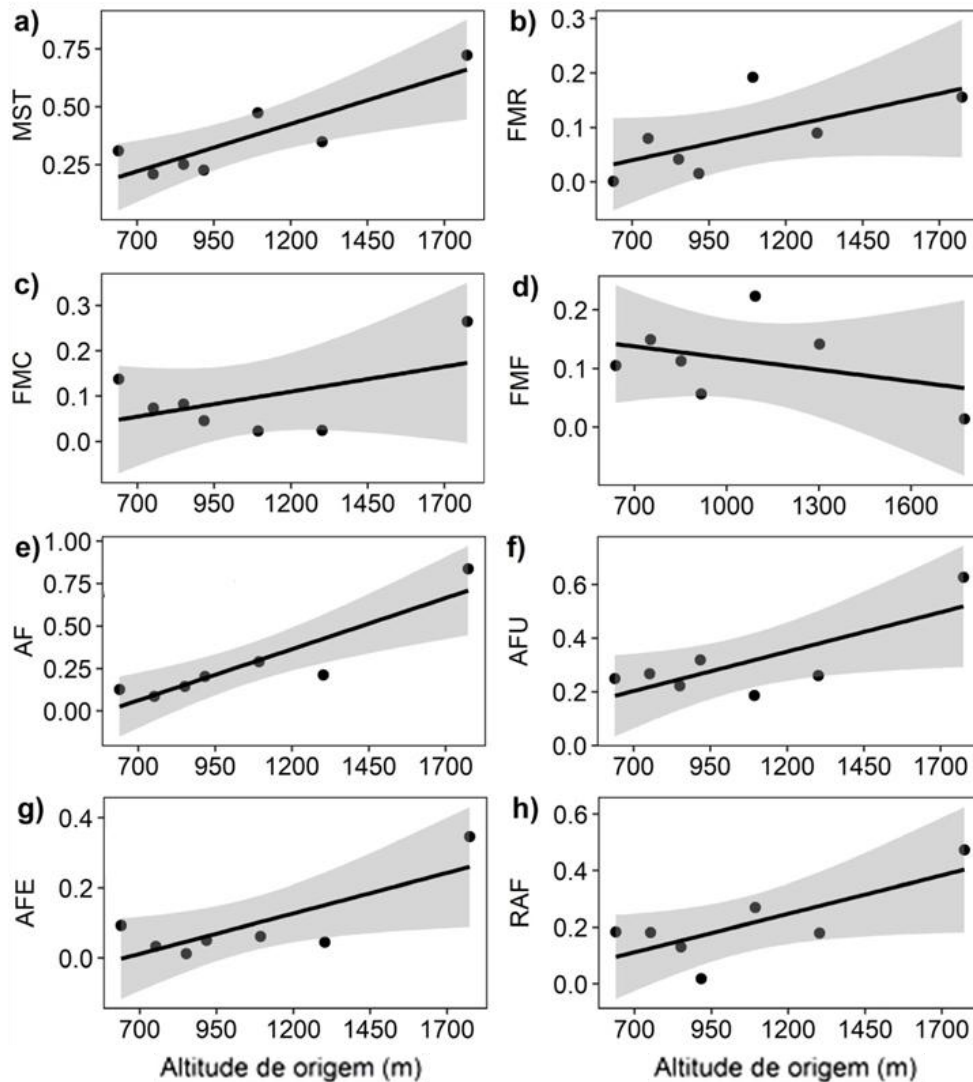


Figura 13 – Diferença relativa (%) entre os regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)] na massa seca total (MST), área foliar total (AFT), área foliar unitária (AFU), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), fração de massa radicular (FMR), fração de massa caulinar (FMC) e fração de massa foliar (FMF) em plantas de *Myrsine coriacea*, provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude.

As características ALC, DIC, AFT, NUF, AFU e FMR foram maiores em BDA, independentemente da altitude de origem, e, entre populações, independentemente dos regimes térmicos, somente foram menores nas plantas da população de 1774 metros de altitude de origem. As características AFE e FMF foram maiores em ADA, independentemente

da altitude de origem e, entre populações, independentemente dos regimes térmicos, somente foram maiores nas plantas da população de 1774 metros de altitude de origem (**Tabela 6**).

Tabela 6 – Altura do caule (ALC), diâmetro do caule (DIC), área foliar total (AFT), número de folhas (NUF), área foliar unitária (AFU), área foliar específica (AFE), fração de massa radicular (FMR) e fração de massa foliar (FMF) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes (RET): BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as médias dos regimes térmicos e das populações de origem pelos testes *F* e Scott-Knott, respectivamente, à significância de 5%.

Características	RET	ALT (m)							Média
		639	752	851	917	1093	1302	1774	
ALC (cm)	BDA	72,05	73,32	75,11	72,56	76,65	72,44	17,04	65,59^a
	ADA	64,99	63,77	58,81	61,50	63,82	67,85	9,06	55,68^b
	Média	68,52^a	68,55^a	66,96^a	67,03^a	70,24^a	70,15^a	13,05^b	60,64
DIC (mm)	BDA	14,84	13,20	14,06	15,06	14,9	15,78	5,46	13,32^a
	ADA	12,30	12,62	12,55	13,57	11,56	13,78	3,74	11,44^b
	Média	13,57^b	12,91^b	13,31^b	14,32^a	13,23^b	14,78^a	4,60^c	12,39
AFT (m ²)	BDA	0,32	0,29	0,31	0,37	0,35	0,36	0,02	0,29^a
	ADA	0,28	0,27	0,26	0,29	0,25	0,29	0,004	0,23^b
	Média	0,30^a	0,28^a	0,29^a	0,33^a	0,30^a	0,32^a	0,01^b	0,26
NUF (un.)	BDA	100,75	101,00	123,87	126,37	138,87	135,00	27,12	107,57^a
	ADA	95,37	97,87	88,00	109,00	106,25	99,62	13,50	87,09^b
	Média	98,06^a	99,44^a	105,94^a	117,69^a	122,56^a	117,31^a	20,31^b	97,33
AFU (cm ²)	BDA	81,79	76,69	67,59	80,71	64,11	76,45	12,58	65,70^a
	ADA	61,40	56,23	52,54	54,99	52,17	56,52	4,69	48,36^b
	Média	71,6^a	66,46^a	60,07^a	67,85^a	58,14^a	66,49^a	8,64^b	57,03
AFE (cm ² g ⁻¹)	BDA	156,72	159,85	162,10	168,88	150,47	164,65	192,61	165,04^b
	ADA	156,39	178,21	161,89	185,40	165,21	160,39	201,80	172,76^a
	Média	156,56^b	169,03^b	162,00^b	177,14^b	157,84^b	162,52^b	197,21^a	16,89
FMR (g g ⁻¹)	BDA	0,43	0,43	0,42	0,45	0,46	0,45	0,41	0,44^a
	ADA	0,43	0,39	0,40	0,45	0,37	0,41	0,35	0,40^b
	Média	0,43^a	0,41^b	0,41^b	0,45^a	0,41^b	0,43^a	0,38^b	0,42
FMF	BDA	0,30	0,31	0,31	0,31	0,28	0,29	0,44	0,32^b

(g g ⁻¹)	ADA	0,34	0,36	0,35	0,32	0,37	0,33	0,45	0,36 ^a
	Média	0,32 ^b	0,33 ^b	0,33 ^b	0,31 ^b	0,32 ^b	0,31 ^b	0,44 ^a	0,34

6.2 Trocas gasosas

6.2.1 Resumo da análise de variância

A interação entre os fatores regimes térmicos e altitudes de origem (RET x ALT) somente teve efeito significativo em LCP ($P \leq 0,05$). De modo geral, o efeito isolado dos regimes térmicos e altitude de origem foram altamente significativos para todas as características. Em exceção, a eficiência quântica (ϕ) expressou o efeito significativo apenas da altitude de origem, enquanto a convexidade da curva (θ) não foi afetada significativamente por nenhum dos fatores, nem pela interação entre eles (**Tabela 7**).

Tabela 7 – Proporção da variação total explicada (%) pelos fatores regimes térmicos (RET) e altitude de origem (ALT), e pela interação entre os fatores (RET x ALT), obtida na análise de variância (ANOVA) de dois fatores, em parâmetros de curvas de luz e taxa respiratória de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes.

Características	RET	<i>p</i>	ALT	<i>p</i>	RET x ALT	<i>p</i>	R ²	\bar{x}
<i>A</i> _{max}	6,7	0,0206	18,0	0,0294	9,7	0,2416	34,3	12,7
<i>R</i> _d	12,0	0,0034	22,7	0,0163	12,0	0,1560	46,7	1,1
PCL	17,3	0,0000	25,6	0,0001	14,1	0,0115	57,0	17,8
PSL	11,5	0,0022	16,7	0,0320	9,5	0,2190	37,8	414,8
θ	0,2	0,7020	12,9	0,1418	12,7	0,1528	25,8	0,6
ϕ	2,3	0,1808	23,3	0,0150	7,7	0,1292	33,3	0,04

Proporção de variância total explicada (Soma dos quadrados da característica/Soma de quadrados total) e nível de significância, avaliado pelo teste *F*. Valores de *P* significativo estão indicados em negrito ($P \geq 0,05$). R² representa a proporção da variância total explicada pelo modelo. \bar{x} : média geral da característica. Fotossíntese líquida máxima (*A*_{max}, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); taxa de respiração no escuro (*R*_d, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); ponto de compensação luminosa (PCL, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); ponto de saturação luminosa (PSL, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); convexidade da curva (θ , adimensional); eficiência quântica (ϕ , mol mol^{-1}).

6.2.2 Variabilidade intra e interpopulacional

Em BDA, o valor médio CV_{intra} foi maior em relação ao CV_{inter} (28,7% e 12,8%, respectivamente). Em ADA, o valor médio do CV_{intra} e CV_{inter} foram similares. O CV_{intra} foi maior em BDA (35,5%) em relação à ADA, enquanto, CV_{inter} foi maior em ADA (38,8%) em relação à BDA (**Tabela 8**).

Tabela 8 – Variabilidade (%) intra e interpopulacional (CV_{intra} e CV_{inter} , respectivamente), de parâmetros de curvas de luz e taxa respiratória de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)].

Características	BDA		ADA		CV_T
	CV_{intra}	CV_{inter}	CV_{intra}	CV_{inter}	
A_{max}	36,1	13,2	18,0	20,8	28,8
R_d	24,1	13,5	22,4	25,4	28,6
PCL	25,0	11,3	25,7	29,7	27,0
PSL	34,0	11,1	14,8	18,3	25,3
θ	37,5	19,9	27,9	19,6	34,3
ϕ	15,5	7,5	9,2	11,5	14,3
Média	28,7	12,8	19,7	20,9	26,4

Características: fotossíntese líquida máxima (A_{max}); taxa de respiração no escuro (R_d); ponto de compensação luminosa (PCL); ponto de saturação luminosa (PSL); convexidade da curva (θ); eficiência quântica (ϕ).

6.2.3 Curvas de luz e taxa respiratória

De modo geral, nenhuma tendência significativa pode ser observada nos parâmetros de curva de luz e taxa respiratória em função da altitude de origem, contudo, destacam-se as características de PCL e PSL com tendências lineares divergentes em relação ao aumento da altitude de origem. A R_d demonstrou tendência linear positiva à medida que se aumentava a altitude de origem (**Figura 14**).

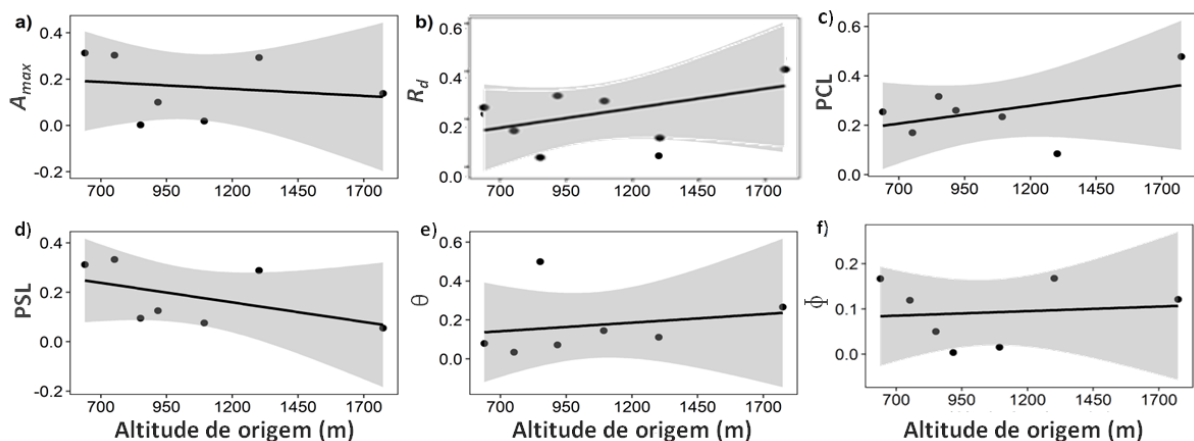


Figura 14 – Diferença relativa (%) entre os regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)] na taxa fotossintética máxima sob

irradiância saturante (A_{max}), taxa de respiração no escuro (R_d), ponto de compensação luminosa (PCL), ponto de saturação luminosa (PSL), convexidade da curva (θ) e eficiência quântica (ϕ) em plantas de *Myrsine coriacea*, provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude.

As características A_{max} , R_d e PSL foram maiores em ADA, enquanto ϕ não variou significativamente entre os regimes térmicos, independentemente da altitude de origem. Entre as populações, independentemente dos regimes térmicos, destacam-se as plantas da origem de 851 metros de altitude, que obteve PSL significativamente menor em relação às demais populações, e as plantas da origem de 1774 metros de altitude, que diferiram significativamente das demais com maior R_d . Ambas as populações, de 851 e 1774 metros de altitude de origem, expressaram menor A_{max} e ϕ , independentemente dos regimes térmicos (**Tabela 9**).

Tabela 9 – Taxa fotossintética máxima sob irradiância saturante (A_{max}), taxa de respiração no escuro (R_d), ponto de saturação luminosa (PSL) e eficiência quântica (ϕ) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes (RET): BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as médias dos regimes térmicos e das populações de origem pelos testes *F* e Scott-Knott, respectivamente, à significância de 5%.

Características	LT	ALT (m)							Média
		639	752	851	917	1093	1302	1774	
A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	BDA	10,96	11,98	9,74	13,41	13,79	10,15	11,52	11,65^b
	ADA	15,94	17,19	9,77	14,91	14,05	14,36	9,93	13,74^a
	Média	13,45^a	14,59^a	9,76^b	14,16^a	13,92^a	12,26^a	10,73^b	12,69
R_d ($\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	BDA	0,99	0,82	0,99	0,78	0,85	1,09	1,08	0,94^b
	ADA	1,32	0,97	1,04	1,11	1,17	0,96	1,83	1,20^a
	Média	1,16^b	0,90^b	1,02^b	0,95^b	1,01^b	1,03^b	1,46^a	1,07
PSL ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	BDA	350,00	368,80	323,60	423,60	430,20	336,20	388,40	374,40^b
	ADA	508,40	552,40	292,80	484,40	465,40	472,20	411,00	455,23^a
	Média	429,20^a	460,60^a	308,20^b	454,00^a	447,80^a	404,20^a	399,70^a	414,81
ϕ (mol mol^{-1})	BDA	0,040	0,043	0,040	0,046	0,046	0,038	0,041	0,042^a
	ADA	0,048	0,048	0,038	0,046	0,046	0,046	0,036	0,044^a
	Média	0,044^a	0,046^a	0,039^b	0,046^a	0,046^a	0,042^b	0,038^b	0,043

Em ADA, de modo geral, se expressa maior PCL, porém, observam-se, de forma acentuada e significativa, diferenças intrapopulacionais entre os regimes térmicos nas

populações de 851 e 1774 metros de altitude de origem. Apenas em ADA e na população de maior altitude (1774m) há diferença entre as populações, representada por maior PCL (**Figura 15**).

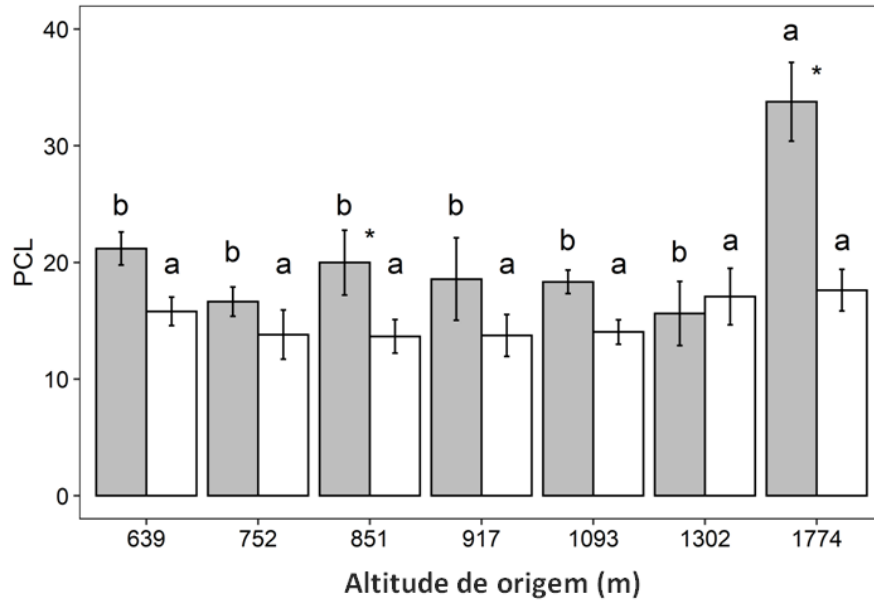


Figura 15 – Ponto de compensação luminosa (PCL, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Barras brancas: BDA (Baixa demanda atmosférica); Barras cinza: ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as populações de origem dentro de cada regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste Scot-Knott. * indica diferença significativa dentro das populações entre os regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste *F*.

As curvas de resposta à luz demonstram, de modo geral, maior assimilação líquida de CO_2 (A) em plantas cultivadas no regime térmico de ADA, porém, sem diferença significativa em ETR e ϕ entre os regimes térmicos (**Figura 16**). Em resposta à luz, maior condutância estomática (g_s) e concentração intracelular de CO_2 (C_i) ocorreram no regime térmico de ADA, sem que resultasse em diferença significativa na taxa transpiratória (E) entre os regimes térmicos (**Figura 17**). Em curvas de resposta à luz, as taxas fotorrespiratórias (R_p) demonstraram respostas divergentes entre as plantas provenientes de populações localizadas em baixa e alta altitude de origem nos regimes térmicos, expressando maior R_p em ADA nas plantas de populações de origem de altitude inferior a 1700 metros. Maior R_p/A_g em ADA ocorreu apenas nas plantas da população de 851 metros de altitude de origem. De modo geral, houve maior V_{cmax} em plantas cultivadas em BDA (**Figura 18**).

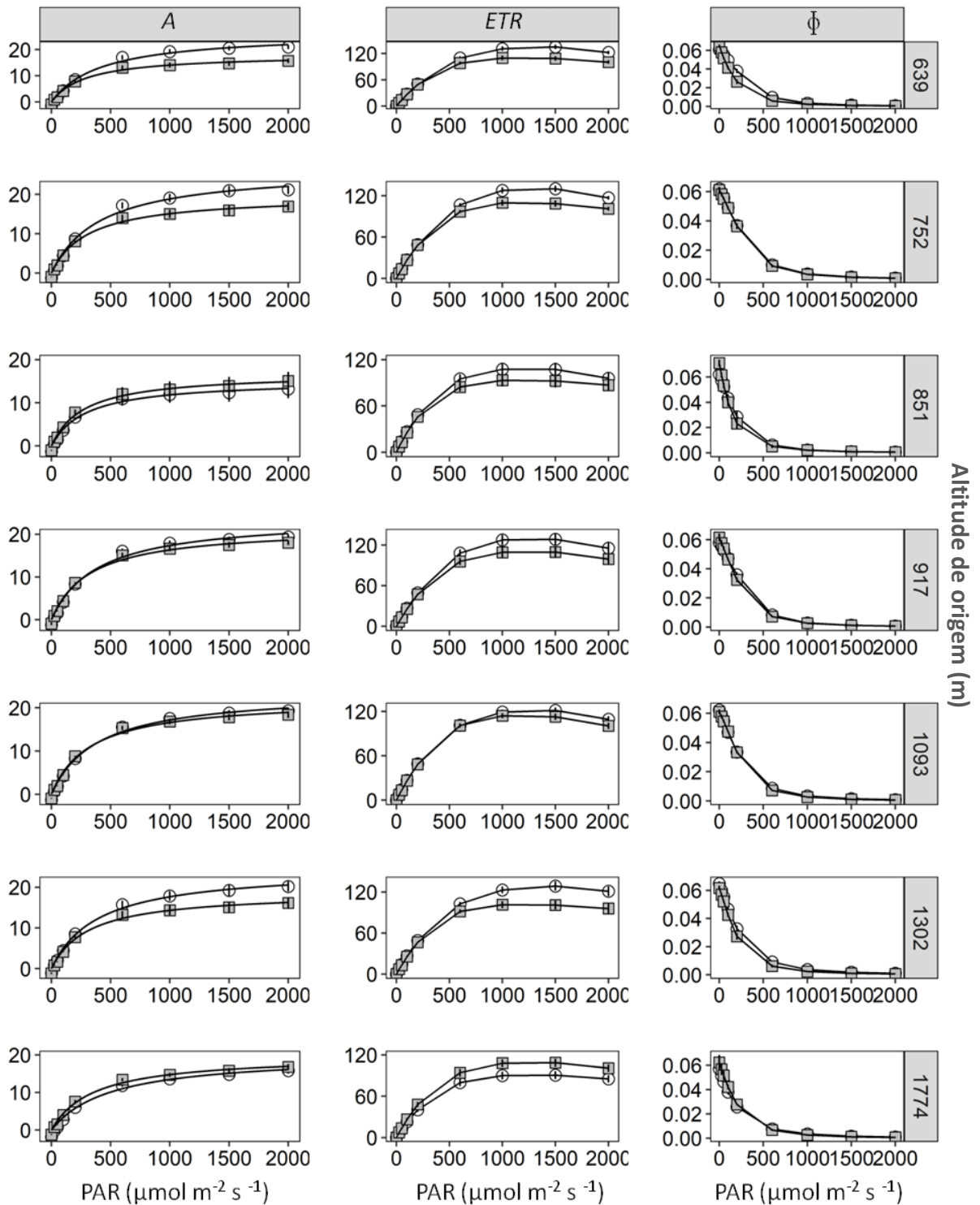


Figura 16 – Curvas de resposta da assimilação líquida de CO_2 (*A*, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa de transporte de elétrons (*ETR*, $\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e eficiência quântica (Φ , mol mol^{-1}) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PAR), em plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Quadrados cinza: BDA (Baixa demanda atmosférica); Círculos brancos: ADA (Alta demanda atmosférica).

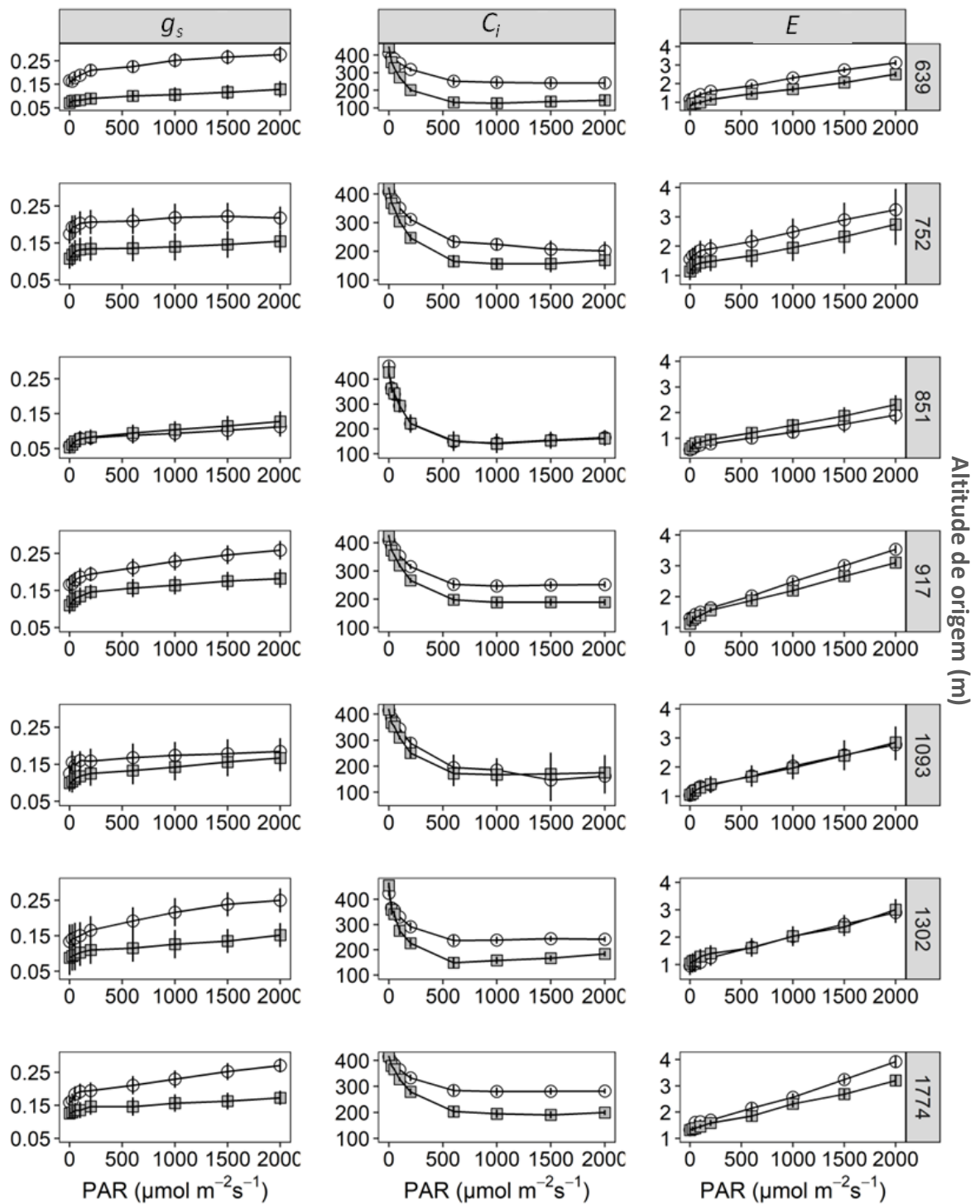


Figura 17 – Curvas de resposta de condutância estomática (g_s , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), concentração intracelular de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol CO}_2\text{ mol}^{-1}\text{ ar}$) e taxa transpiratória (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PAR), em plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Quadrados cinza: BDA (Baixa demanda atmosférica); Círculos brancos: ADA (Alta demanda atmosférica).

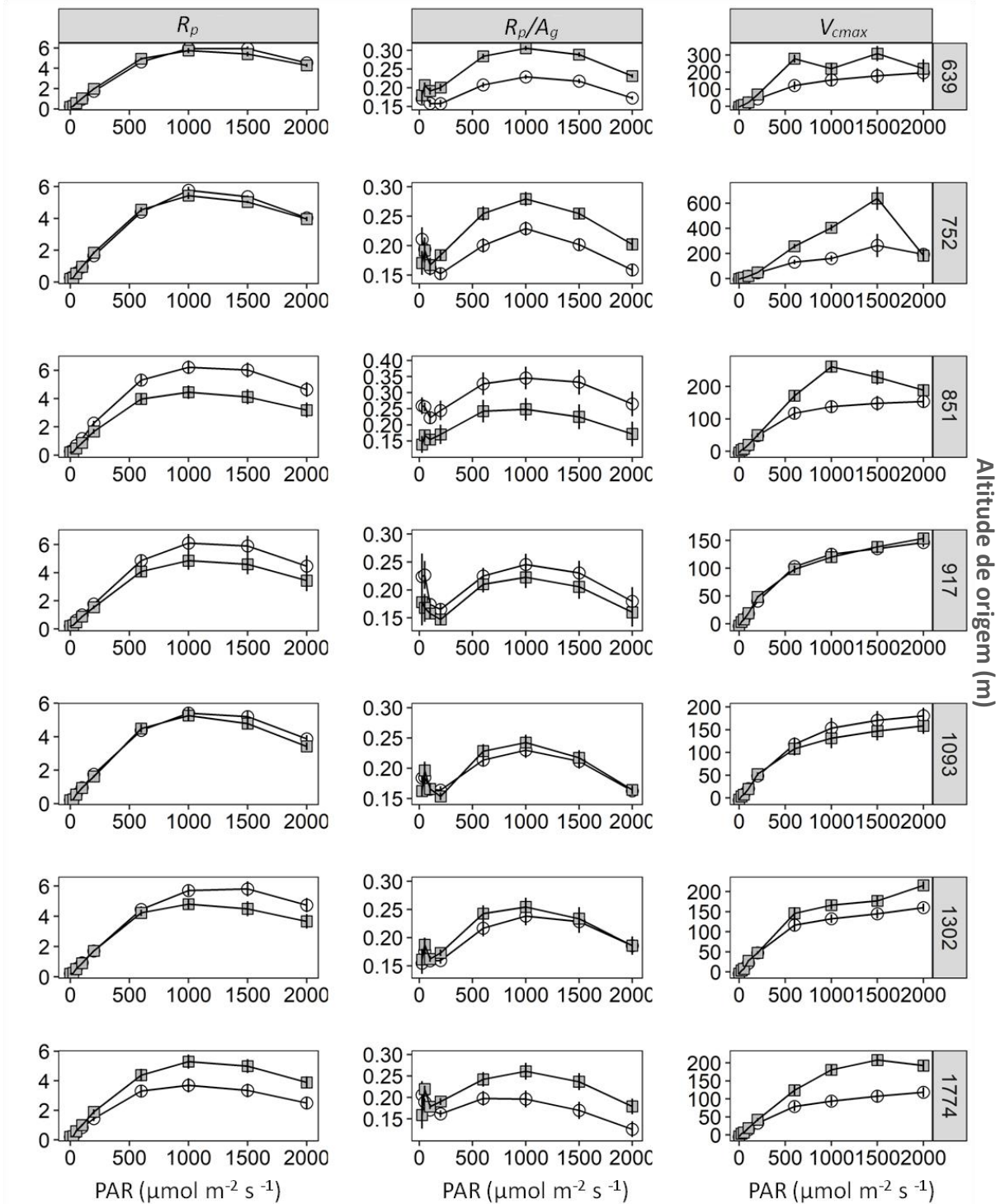


Figura 18 – Curvas de resposta de taxa respiratória (R_p , $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), relação entre a taxa de fotorrespiração e de fotossíntese bruta (R_p/A_g) e velocidade máxima de carboxilação da RubisCO (V_{cmax} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PAR), em plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Quadrados cinza: BDA (Baixa demanda atmosférica); Círculos brancos: ADA (Alta demanda atmosférica).

6.3 Análises bioquímicas

6.3.1 Resumo da análise de variância

A interação entre os fatores, regimes térmicos e altitudes de origem (RET x ALT), foi significativa em algumas das características bioquímicas: CL_T/CAR , N, C/N, $\delta^{15}N$ ($P \leq 0,05$) e CLa/CLb ($P \leq 0,001$). O efeito dos regimes térmicos apenas atuou significativamente em P, C, N/P e $\delta^{13}C$, os quais não responderam de maneira significativa ao efeito da altitude de origem, nem à interação RET x ALT. A altitude de origem influenciou significativamente em CLa , CL_T , CAR, CLa/CLb , N e C/N, explicando maior proporção da variação total dessas características. A maioria das características expressou o efeito significativo de pelo menos um dos fatores e/ou interação, com exceção apenas de CLb , que não foi afetada significativamente por nenhum dos fatores, nem pela interação entre eles (**Tabela 10**).

Tabela 10 – Proporção da variação total explicada (%) pelos fatores regimes térmicos (RET) e altitude de origem (ALT), e pela interação entre os fatores (RET x ALT), obtida na análise de variância (ANOVA) de dois fatores, em características bioquímicas de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes.

Características	RET	<i>p</i>	ALT	<i>p</i>	RET x ALT	<i>p</i>	R ²	\bar{x}
CLa	0,1	0,7362	23,9	0,0040	14,8	0,0506	38,8	6,0
CLb	0,1	0,7657	14,7	0,1009	11,6	0,2062	26,4	2,3
CL_T	0,1	0,7420	21,4	0,0110	14,0	0,0778	35,5	8,3
CAR	0,3	0,6519	23,5	0,0094	11,5	0,1757	35,3	0,9
CLa/CLb	0,3	0,5266	41,7	0,0000	19,7	0,0010	61,7	2,6
CL_T/CAR	0,0	0,9962	9,5	0,3026	18,8	0,0359	28,3	9,3
N	1,8	0,1435	40,9	0,0000	14,5	0,0106	57,3	2,4
P	12,3	0,0034	11,7	0,2009	4,3	0,6418	28,2	0,2
C	13,4	0,0023	9,5	0,3159	3,4	0,8619	26,3	46,9
N/P	10,4	0,0054	5,6	0,6061	14,7	0,0846	30,7	11,5
C/N	1,8	0,1433	39,7	0,0000	12,6	0,0295	54,0	20,2
$\delta^{15}N$	2,3	0,1508	14,0	0,0554	24,0	0,0032	40,3	1,6
$\delta^{13}C$	6,4	0,0390	5,6	0,6850	7,5	0,5263	19,6	-30,1

Proporção de variância total explicada (Soma dos quadrados da característica/Soma de quadrados total) e nível de significância, avaliado pelo teste *F*. Valores de *P* significativo estão indicados em negrito ($P \geq 0,05$). R² representa a proporção da variância total explicada pelo modelo. \bar{x} : média geral da característica. Clorofila *a* (CLa, g kg⁻¹ MS), Clorofila *b* (CLb, g kg⁻¹ MS), Clorofilas totais (CL_T, g kg⁻¹ MS), Carotenoides (CAR, g kg⁻¹ MS), Relação entre a concentração de Clorofila *a* e Clorofila *b* (CLa/CLb, g kg⁻¹ MS), Relação entre a concentração de Clorofilas Totais e Carotenoides (CL_T/CAR, g kg⁻¹ MS), Nitrogênio foliar (N, %), Fósforo foliar (P, %), Carbono foliar (C, %), Relação entre a concentração de nitrogênio e fósforo foliares (N/P, g kg⁻¹), Relação entre a concentração de carbono e nitrogênio foliares (C/N), composição isotópica de ¹⁵N ($\delta^{15}N$, ‰), composição isotópica de ¹³C ($\delta^{13}C$, ‰).

6.3.2 Variabilidade intra e interpopulacional

Em BDA, o valor médio do CV_{intra} foi maior em relação ao CV_{inter} (20,0% e 10,0%, respectivamente). Em ADA, o valor médio do CV_{intra} e CV_{inter} foram semelhantes, o que também é observado individualmente, destacando-se as exceções: C (CV_{inter} 64,7% maior) e $\delta^{13}C$ (CV_{intra} 59,1% maior). CV_{intra} foi maior em BDA em relação a ADA (25%), enquanto maior CV_{inter} ocorreu em ADA (30,6%) (**Tabela 11**).

Tabela 11 – Variabilidade (%) intra e interpopulacional (CV_{intra} e CV_{inter} , respectivamente) de características de bioquímicas de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)].

Características	BDA		ADA		CV_T
	CV_{intra}	CV_{inter}	CV_{intra}	CV_{inter}	
CLa	27,6	12,5	20,9	25,7	26,1
CLb	27,1	12,2	22,6	17,1	25,7
CL_T	27,4	12,4	21,0	23,1	25,8
CAR	24,1	10,5	17,8	19,4	22,4
CLa/CLb	4,9	3,4	8,9	13,2	8,0
CL_T/CAR	10,5	6,3	9,7	6,8	10,8
N	11,6	15,9	10,0	10,4	12,2
P	24,5	12,0	17,9	12,5	26,1
C	1,7	0,9	1,7	0,6	1,9
N/P	27,7	13,7	20,1	12,7	25,2
C/N	11,5	13,3	10,0	10,3	11,6
$\delta^{15}N$	41,7	17,8	36,6	36,9	39,1
$\delta^{13}C$	-2,3	-0,9	-2,2	-0,9	-2,4
Média	20,0	10,0	15,0	14,4	17,9

Características: Clorofila *a* (CLa); Clorofila *b* (CLb); Clorofilas totais (CL_T); Carotenoides (CAR); Relação entre a concentração de Clorofila *a* e Clorofila *b* (CLa/CLb); Relação entre a concentração de Clorofilas Totais e Carotenoides (CL_T/CAR); Nitrogênio foliar (N); Fósforo foliar (P); Carbono foliar (C); Relação entre a concentração de nitrogênio e fósforo foliares (N/P); Relação entre a concentração de carbono e nitrogênio foliares (C/N); composição isotópica de ¹⁵N ($\delta^{15}N$); composição isotópica de ¹³C ($\delta^{13}C$).

6.3.3 Pigmentos, nitrogênio, fósforo e carbono foliares

De modo geral, as características bioquímicas não expressaram tendências lineares significativas das diferenças relativas intrapopulacionais entre regimes térmicos ao longo do gradiente de altitude, porém, destaca-se CLa, CL_T, CAR, CLa/CLb, $\delta^{15}N$ e $\delta^{13}C$, com uma tendência à inclinação linear positiva à medida que se aumentava a altitude de origem. Uma tendência inversa é observada em concentração de P (**Figura 19**).

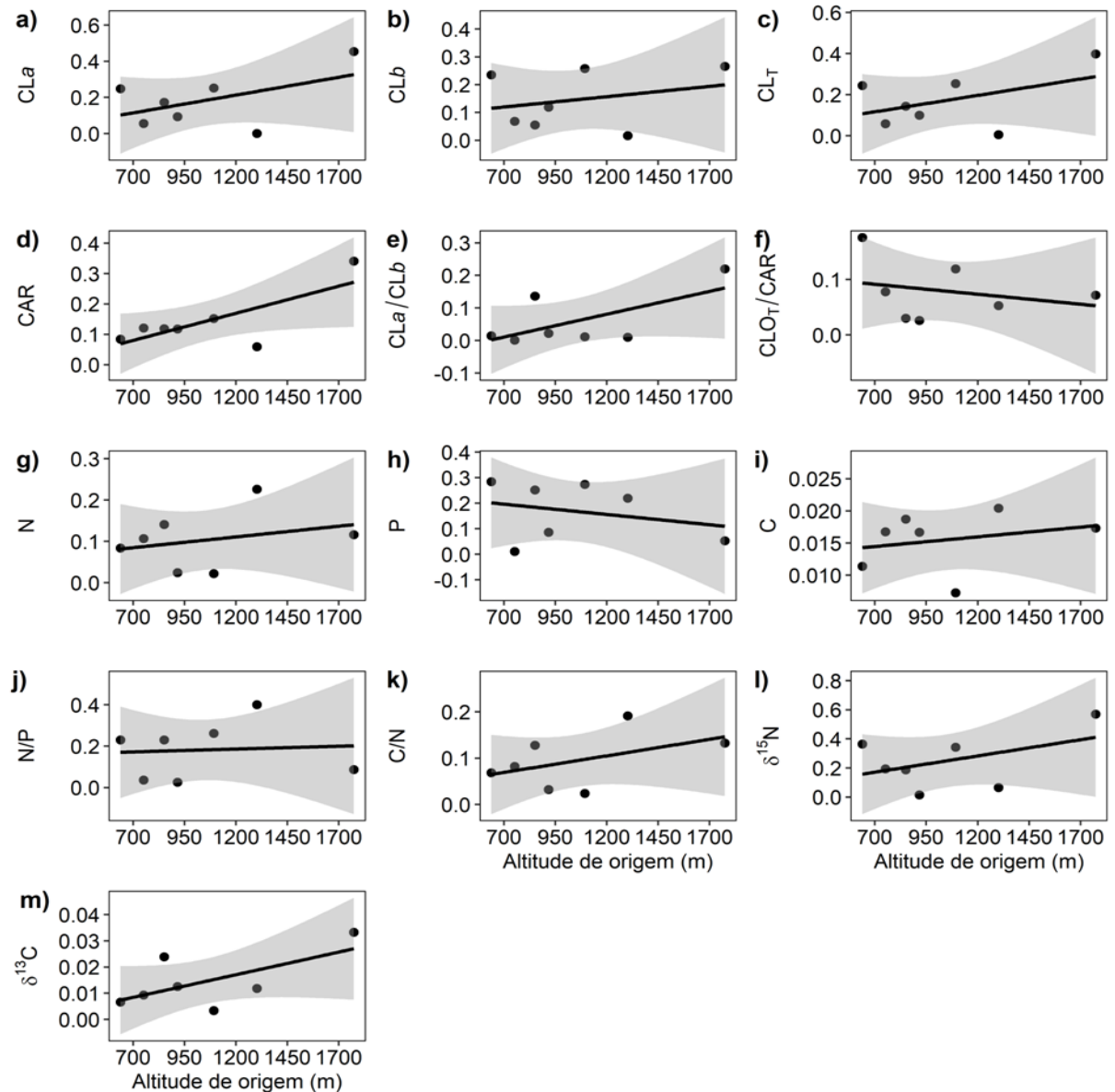


Figura 19 – Diferença relativa (%) entre os regimes térmicos contrastantes [BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica)] de clorofila *a* (CLa); clorofila *b* (CLb); clorofilas totais (CL_T); carotenoides (CAR); relação entre a concentração de clorofila *a* e clorofila *b* (CLa/ CLb); relação entre a concentração de clorofilas totais e carotenoides (CL_T/ CAR); nitrogênio foliar (N); fósforo foliar (P); carbono foliar (C); relação entre a concentração de nitrogênio e fósforo foliares (N/P); relação entre a concentração de carbono e nitrogênio foliares (C/N); composição isotópica de ¹⁵N (δ¹⁵N); composição isotópica de ¹³C (δ¹³C), em plantas de *Myrsine coriacea*, provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude.

As concentrações de pigmentos, não expressaram diferenças significativas entre os regimes térmicos, contudo, entre populações, apenas as plantas da população de origem de 1774 metros de altitude expressaram concentrações significativamente menores de CLa, CL_T e CAR, independentemente dos regimes térmicos (**Tabela 12**). A concentração de CLb não expressou diferenças significativas em respostas aos regimes térmicos, nem às altitudes de

origem. P, C, N/P e $\delta^{13}\text{C}$ foliares não variaram significativamente em função da altitude de origem, independentemente dos regimes térmicos, ocorrendo diferenças significativas somente entre os regimes térmicos. A concentração de P foliar foi a única característica que foi maior em BDA, enquanto C, N/P e $\delta^{13}\text{C}$ foram maiores em ADA (**Tabela 12**).

Tabela 12 – Clorofila *a* (CL_a), clorofilas totais (CL_T), carotenoides (CAR), fósforo foliar (P); carbono foliar (C); relação entre a concentração de nitrogênio e fósforo foliares (N/P) e composição isotópica de ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes (RET): BDA (Baixa demanda atmosférica) e ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as médias dos regimes térmicos e das populações de origem pelos testes *F* e Scott-Knott, respectivamente, à significância de 5%.

Características	RET	ALT (m)							Média
		639	752	851	917	1093	1302	1774	
CL _a (g kg ⁻¹ MS)	BDA	6,51	7,31	5,84	6,17	5,02	6,19	5,33	6,05^a
	ADA	4,89	6,91	7,06	6,81	6,72	6,19	2,91	5,93^a
	Média	5,70^a	7,11^a	6,45^a	6,49^a	5,87^a	6,19^a	4,12^b	5,99
CL _T (g kg ⁻¹ MS)	BDA	8,99	10,14	8,11	8,54	6,90	8,59	7,54	8,40^a
	ADA	6,79	9,54	9,46	9,49	9,25	8,55	4,54	8,23^a
	Média	7,89^a	9,84^a	8,79^a	9,01^a	8,08^a	8,57^a	6,04^b	8,32
CAR (g kg ⁻¹ MS)	BDA	0,88	1,10	0,90	0,89	0,83	0,92	0,82	0,90^a
	ADA	0,81	0,97	1,02	1,01	0,97	0,86	0,54	0,88^a
	Média	0,85^a	1,04^a	0,96^a	0,95^a	0,90^a	0,89^a	0,68^b	0,89
P (%)	BDA	0,225	0,168	0,207	0,163	0,192	0,177	0,207	0,191^a
	ADA	0,161	0,166	0,155	0,150	0,140	0,138	0,196	0,158^b
	Média	0,193^a	0,167^a	0,181^a	0,157^a	0,166^a	0,158^a	0,202^a	0,175
C (%)	BDA	47,06	46,08	46,58	46,62	47,01	46,03	46,56	46,56^b
	ADA	47,60	46,87	47,47	47,41	46,91	46,99	47,38	47,23^a
	Média	47,33^a	46,48^a	47,03^a	47,01^a	46,96^a	46,51^a	46,97^a	46,90
N/P (%)	BDA	0,87	1,23	1,00	1,10	0,96	0,93	1,23	1,05^b
	ADA	1,12	1,18	1,30	1,13	1,30	1,56	1,12	1,25^a
	Média	1,00^a	1,20^a	1,15^a	1,12^a	1,13^a	1,25^a	1,17^a	1,15
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	BDA	-30,11	-30,08	-30,22	-30,55	-30,14	-30,20	-30,84	-30,31^b
	ADA	-29,91	-30,36	-29,50	-30,17	-30,01	-29,85	-29,81	-29,94^a
	Média	-30,01^a	-30,22^a	-29,86^a	-30,36^a	-30,08^a	-30,03^a	-30,33^a	-30,13

Na relação CLa/CLb , somente ocorreram variações interpupulacionais em ADA, com maior CLa/CLb em plantas da população de origem de 851 metros e menor em plantas da população de 1774 metros. Essas variações geraram as diferenças significativas dentro dessas populações (*i.e.* entre os regimes térmicos) (**Figura 20a**). Na relação CL_T/CAR , em comparações interpupulacionais dentro de cada regime térmico, as populações dos dois extremos de altitude (639 m e 1774 m), formam um grupo de menor relação CL_T/CAR no regime térmico de ADA (**Figura 20b**).

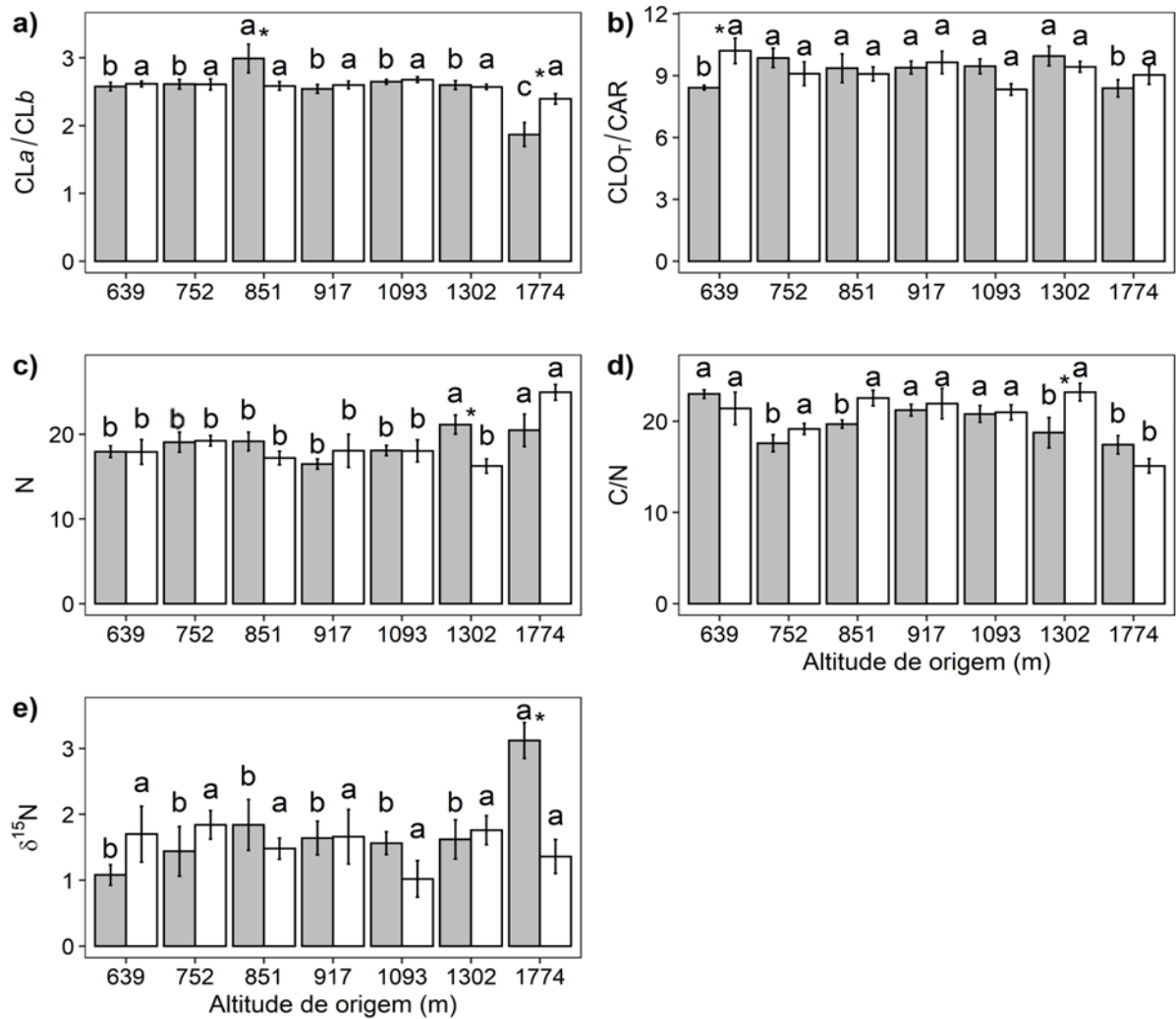


Figura 20 – Relação entre a concentração de clorofila *a* e clorofila *b* (CLa/CLb , $g\ kg^{-1}$ MS), relação entre a concentração de clorofilas totais e carotenoides (CL_T/CAR , $g\ kg^{-1}$ MS), nitrogênio foliar (N, %), relação entre a concentração de carbono e nitrogênio foliares (C/N) e composição isotópica de ^{15}N ($\delta^{15}N$, ‰) de plantas de *Myrsine coriacea*, após o plantio de mudas, provenientes de populações localizadas ao longo um gradiente de altitude e cultivadas sob regimes térmicos contrastantes. Barras brancas: BDA (Baixa demanda atmosférica); Barras cinza: ADA (Alta demanda atmosférica). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as populações de origem dentro de cada regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste Scot-Knott. * indica diferença significativa dentro das populações entre os regimes térmicos ($P \leq 0,05$) pelo teste *F*.

A concentração de N foliar expressa diferença significativa entre os regimes térmicos somente na população de 1302 metros de altitude de origem, com maior concentração expressa em ADA. Variações interpopulacionais ocorreram em plantas da população de 1774 metros de altitude de origem com maior concentração em BDA e em ADA em relação às demais populações (**Figura 21c**). Em ADA, menores C/N foram obtidas nas populações de origem de 752, 851, 1302 e 1774 metros de altitude em relação às demais, enquanto em BDA, somente as plantas da população de origem de 1774 metros de altitude variaram significativamente, com menor C/N. Entre os regimes térmicos, somente houve diferença significativa na população de 1302 metros de altitude de origem (**Figura 21d**). Diferença significativa na discriminação isotópica de ^{15}N intrapopulacional (*i.e.* entre regimes térmicos) somente foi expressa nas plantas da população de 1774 metros de altitude de origem, as quais responderam com menor discriminação isotópica em ADA (maior $\delta^{15}\text{N}$). Contudo, observa-se a expressão de respostas divergentes entre os dois extremos de altitude (639 e 1774 metros) (**Figura 21e**).

7. DISCUSSÃO

A maioria das características analisadas expressou efeito significativo dos regimes térmicos ou altitude de origem, atuando independentemente, ocorrendo interação em apenas algumas das características analisadas. De modo geral, a maior proporção da variação total explicada foi expressa pelo efeito da altitude de origem (ver Tabelas 4, 7, 10, 13), o que possivelmente pode ser explicado pela divergência de respostas ecofisiológicas, principalmente, nas plantas da população de 1774 metros de altitude de origem em relação às plantas provenientes das demais altitudes.

O gênero *Myrsine* L. é fortemente correlacionado com altas altitudes (OLIVEIRA-FILHO, 2000) com maior importância relativa à medida que se aumenta a altitude de ocorrência (considerando-se a densidade, dominância e frequência das espécies do gênero). Morel *et al.* (2015) e Siles *et al.* (2017), em análise ao longo de um gradiente de altitude, identificaram a ocorrência de *M. coriacea* nas maiores altitudes amostradas (1900 metros da Floresta Atlântica e 1400 metros no norte da Nicarágua, respectivamente). Considerando a ocorrência da espécie em zonas tropicais, que possuem características térmicas elevadas ao longo do ano, a ocorrência de *M. coriacea* em altitudes superiores a 1400 metros indica que essas regiões possuem condições ambientais favoráveis para o funcionamento fisiológico (MALHI; PHILLIPS, 2004; BUCKERIDGE *et al.*, 2007), como temperaturas mais amenas.

Variações intra e interpopulacionais (CV_{intra} e CV_{inter} , respectivamente), de modo geral, diferiram somente em BDA. Nas características de crescimento, se destaca menor variabilidade intrapopulacional (CV_{intra}), o que pode indicar menor diversidade genética (BRESSON *et al.*, 2011). Em contrapartida, nas características fotossintéticas e bioquímicas foi identificada maior CV_{intra} , demonstrando que estas expressam maior capacidade de se ajustarem às variações ambientais repentinas e a longo prazo, devido à maior diversidade genética dentro das populações (ELLSTRAND; ELAM, 1993; QIU *et al.*, 2006; BRESSON *et al.*, 2011). Paschoa *et al.* (2018) identificaram uma diferenciação genética moderada entre populações de *M. coriacea* ao longo de um gradiente de altitude da Floresta Atlântica (639 a 2532 metros) em função das diferenças interpopulacionais, porém maior diversidade foi encontrada dentro das populações. Portanto, esses dados corroboram com a variabilidade interpopulacional encontrada neste trabalho, indicando divergência de estratégias adaptativas de tolerância a regimes térmicos contrastantes entre populações.

Maiores valores de MST, ALC, DIC, AFT, NUF e AFU em plantas cultivadas em BDA ocorreram independentemente da altitude de origem. Em ADA, a produção de biomassa foi estatisticamente semelhante em todas as populações de origem, indicando que as populações

de maiores altitudes não perderam a capacidade de tolerar as elevadas temperaturas encontradas em altitudes mais baixas. Essas respostas podem explicar as maiores diferenças relativas entre as plantas cultivadas nos regimes térmicos contrastantes, as quais são intensificadas à medida que se aumentava a altitude de origem, principalmente em populações localizadas acima de 900 m, podendo indicar a plasticidade fenotípica na espécie (Figura 12 e 14). Portanto, a espécie e principalmente as populações de maiores altitudes são capazes de adotar estratégias adaptativas, especialmente, para tolerar as baixas temperaturas, características das regiões montanas. Contudo, um possível limite de altitude para o aumento na produção de biomassa da espécie pode ser representado a partir de, aproximadamente, 1700 metros de altitude, visto que as plantas da população de origem de 1774 metros produziram a menor biomassa entre as demais, associada a um menor porte, o que é uma característica comum em populações de ocorrência em maiores altitudes (KÖRNER, 2003; VITASSE *et al.*, 2014; BRESSON *et al.*, 2011; HALBRITTER *et al.*, 2018), e que também foi observada em populações a campo, ocorrendo a 2160 metros de altitude (MOREIRA, 2015). Provavelmente, as estratégias diferenciais para lidar com regimes térmicos contrastantes são respostas às pressões de temperatura do habitat de origem e podem conduzir à diferenciação de ecótipo dentro das espécies ao longo dos gradientes térmicos encontrados nas diferentes altitudes, o que pode ser o caso da população de 1774 metros de altitude.

As plantas da população de origem de 1774 metros de altitude foram as únicas que diferiram significativamente das demais populações com menor AFT, NUF e AFU, e maior AFE, independentemente dos regimes térmicos. Plantas de altitude tendem a ter folhas em menor quantidade e tamanho, em respostas à maior intensidade da radiação, diminuindo a área foliar suscetível ao aquecimento e às elevadas perdas de água por transpiração (FINI *et al.*, 2010). Menor AFE também é comum em maiores altitudes, onde as temperaturas são mais baixas (KÖRNER, 2003), assim como observado em análise *in situ* na população de *M. coriacea* localizada a 2160 metros de altitude (MOREIRA, 2015) e expressa, neste estudo, em BDA, independentemente da altitude de origem. Menor AFE associa-se ao mecanismo de proteção das células mesofílicas aos efeitos das baixas temperaturas (WOODWARD, 1979) e/ou proteção dos pigmentos fotossintéticos, amenizando os efeitos nocivos dos raios UV-B (KARABOURNIOTIS *et al.* 1992; RUHLAND; DAY 1996; LI *et al.*, 2013). Como a intensidade de radiação UV-B não variou entre os regimes térmicos e não era alta, como em elevadas altitudes, a redução da AFE em BDA possivelmente representa a expressão de alelos adaptativos de tolerância às temperaturas mais amenas. Maior AFE (*i.e.* folhas mais delgadas) pode contribuir para acelerar o crescimento (ATKIN; CUMMINS, 1994). Tendo em vista que

o custo de construção da folha é importante para determinar o crescimento da planta, a produção de folhas mais espessas demanda alto investimento em carbono por unidade de área de absorção luminosa (KÖRNER, 2003), portanto, maior AFE pode representar uma resposta de economia para plantas de taxas de crescimento lentas e curta estação vegetativa, o que poderia justificar a resposta expressa nas plantas da população de 1774 metros de altitude. Nesse sentido, o contraste entre a AFE obtida em jardim comum, em mudas provenientes de matrizes localizadas a 1774 m de altitude, e *in situ*, em plantas nativas localizadas a 2160 m (MOREIRA, 2015) pode demonstrar a adoção de estratégias adaptativas em resposta às condições térmicas.

A folha é o órgão mais plástico em resposta aos fatores abióticos e bióticos (CUTTER, 1986; CASTRO *et al.*, 2005; CHIAMOLERA *et al.*, 2010). Por isso, a morfologia das folhas, como espessura e densidade foliares, pode expressar adaptação às condições do ambiente em que as plantas estão crescendo (GREENWOOD, 2005; SCHEEPENS *et al.*, 2010; VITASSE *et al.*, 2014). Em espécies de regiões temperadas, a expressão de alta plasticidade fenotípica e significativa diferenciação genética em respostas morfológicas interpopulacionais, em gradiente de altitude, têm sido associadas às variações de temperatura (WOODWARD, 1983; SCHEEPENS *et al.*, 2010; BRESSON *et al.*, 2011; VITASSE *et al.*, 2014). Como uma espécie de distribuição pantropical, em jardim comum, *M. coriacea* demonstrou respostas adaptativas em características foliares distintas entre os regimes térmicos contrastantes e entre populações de diferentes altitudes de origem, o que pode indicar respostas semelhantes àquelas expressas em espécies de regiões temperadas.

Em processo de aclimação a temperaturas contrastantes, o padrão de alocação (recursos e biomassa) e o saldo líquido de carbono da planta podem ser afetados (LAMBERS *et al.*, 2008). As frações de massa seca (FMR, FMC e FMF) e RAF variaram entre os regimes térmicos estabelecidos e expressaram maior variabilidade dentro das populações (CV_{intra}) sob o regime térmico de BDA, o que pode indicar maior diversidade genética e representar um fator facilitador para a adaptação às mudanças rápidas no ambiente (BRESSON *et al.*, 2011), bem como às mudanças a longo prazo (ELLSTRAND; ELAM, 1993; QIU *et al.*, 2006). Em temperaturas quentes, diminui-se a alocação para as raízes, em função do aumento da massa seca foliar (WAY; OREN, 2010). A alteração na modelação de área foliar possibilitada pela partição de biomassa diferencial pode explicar maior FMR em BDA, indicando o maior investimento em raízes a fim de suportar a maior área foliar.

As variações no crescimento das plantas se relacionam à RAF e ao balanço de carbono, expresso em ganhos pela fotossíntese e perdas pelas taxas respiratórias (LAMBERS

et al., 2008). Em ADA, no geral, maior RAF e FMF indicou maior investimento para a produção de folhas, indicando que as plantas desse regime térmico possuíam maior área foliar útil para a interceptação da radiação luminosa e, conseqüentemente, para produzir um grama de massa seca através da fotossíntese (BENINCASA, 2003; PEIXOTO *et al.*, 2011), possibilitando maior assimilação líquida. Contudo, maior FMF e RAF não foram suficientes para aumentar a produção de biomassa total em ADA, indicando que o balanço de carbono demonstrou-se como o fator-chave para as respostas de crescimento das plantas de *M. coriacea* cultivadas sob esse regime térmico.

No regime térmico de ADA, foi observada maior A , possivelmente, em função de maior g_s e C_i , em relação às plantas cultivadas em BDA. Essa resposta era esperada, visto que, sob maiores temperaturas, as taxas fotossintéticas tendem a aumentar quando o N foliar não é limitante (OKANO *et al.*, 2015), devido à aceleração das atividades enzimáticas, e possível aprimoramento no desempenho pela aclimação térmica (WAY; OREN, 2010). Além disso, em ADA, também houve maior A_{max} , R_d e PSL, o que indica maior capacidade de assimilação de CO_2 , mas também de maiores perdas. Portanto, possivelmente, os maiores incrementos em biomassa no regime térmico de BDA não estão associados à maior capacidade fotossintética e sim às menores perdas de carbono por plantas cultivadas nesse regime térmico. Nesse sentido, altas taxas respiratórias podem explicar, em linhas gerais, a menor produção de biomassa em ADA. A capacidade de aclimação térmica nas taxas respiratórias em ADA, provavelmente, foi limitada, afetando diretamente no balanço de carbono e, portanto, a produção de biomassa.

As plantas provenientes da população de 1774 metros de altitude expressaram menor desempenho fotossintético (A , A_{max} e Φ), além de um crescimento significativamente inferior em relação às demais populações, independentemente do regime térmico em que foram cultivadas, semelhante ao que observado a campo por Moreira (2015) em populações da espécie localizadas a 2160 metros de altitude. Portanto, as populações de *M. coriacea* localizadas aproximadamente acima de 1700 metros, podem possuir estratégias adaptativas distintas das demais populações. Diferente da resposta amplamente abordada na literatura, de maior desempenho fotossintético à media que aumenta a altitude de origem (KÖRNER, 2003; BRESSON *et al.*, 2011; VITASSE *et al.*, 2014), as estratégias adaptativas expressas nas plantas da população de 1774 metros não resultam em maior potencial fotossintético.

O efeito da temperatura sobre o crescimento pode ser identificado pela, ETR , R_d e V_{cmax} , os quais são características importantes no balanço de carbono (WAY; OREN, 2010). Entre os regimes térmicos, nenhuma diferença significativa foi expressa em ETR , mas as plantas demonstraram baixa R_d e alta V_{cmax} em BDA, em relação à ADA. A ETR similar entre

os regimes térmicos pode demonstrar que, independente das variações observadas nas demais características fotossintéticas, as taxas de transporte de elétrons permaneceram constantes. As plantas com menor A podiam possuir um excedente energético, não consumido suficientemente na etapa bioquímica da fotossíntese, e, provavelmente, adotaram vias alternativas para o consumo da energia (NADPH) resultante da cadeia de transporte de elétrons, como a fotorrespiração (KOZAKI; TAKEBA, 1996; ORT; BACKER, 2002). A fotorrespiração atua evitando a formação de espécies reativas de oxigênio (KOZAKI; TAKEBA, 1996), enquanto permite que as $ETRs$ permaneçam altas, sem que ocorra a acidificação do lúmen dos tilacoides (PŠIDOVÁ *et al.*, 2018). Em *Fagus sylvatica* L., altas $ETRs$ foram mantidas e a expressão de plasticidade fenotípica, nas populações de altitude, foi aprimorada em respostas de fotoproteção, sendo consequência de um processo adaptativo de um longo período de exposição às condições abióticas encontradas nas montanhas (PŠIDOVÁ *et al.*, 2018). Maior R_d em ADA nas plantas da população de origem de 1774 metros de altitude expressaram maior perda de carbono via respiração, e reflete em maior ponto de compensação luminosa (PCL) (*i.e.* intensidade luminosa em que a fixação de CO_2 é exatamente igual à liberação de carbono via respiração mitocondrial), ocasionando também em maior ponto de saturação luminosa (PSL). Portanto, as plantas cultivadas em BDA expressaram menores pontos de compensação e saturação luminosa em função da temperatura mais amena, o que são respostas comuns em espécies alpinas (KÖRNER, 2003). A maior V_{cmax} em BDA pode reforçar que *M. coriacea* é uma espécie de ocorrência, preferencialmente, em regiões com temperaturas mais amenas (*e.g.* maiores altitudes) e, portanto, pode indicar a expressão de estratégias adaptativas em enzimas fotossintéticas, que possuem temperatura ótima correspondente às encontradas nessas regiões. A variação da V_{cmax} entre os regimes térmicos pode ser explicada pelo efeito direto da temperatura sobre processos metabólicos catalisados por enzimas, devido às amplas variações de energia de ativação das diversas reações (LAMBERS *et al.*, 2008). Maior V_{cmax} em BDA pode ter contribuído para a maior produção de biomassa nesse regime térmico, por acelerar o processo de carboxilação.

O rendimento quântico do fotossistema II (ϕ) sofreu uma diminuição significativa nas populações de 851 e 1774 metros de altitude de origem, independentemente dos regimes térmicos, o que pode ocorrer devido a danificações no aparato fotossintético por fotoinibição/fotodestruição sob alta irradiância, ou pode variar com a capacidade de absorção de luz em razão das diferenças nas concentrações de clorofila por unidade de área (LAMBERS *et al.*, 2008). Menores concentrações de clorofilas nas plantas da população de 1774 metros de altitude de origem poderiam justificar a diminuição na eficiência quântica. Portanto, as

variações no Φ podem indicar a expressão de alelos adaptativos às condições encontradas em maiores altitudes, tendo em vista que a evidência de efeitos genéticos pode ser indicada pela associação entre as características medidas em jardim comum e alguma das condições ambientais do habitat de origem (ENNOS, 2001). A importância dessas informações é que a atividade enzimática da RubisCO e danificação do FSII são características capazes de afetar a fotossíntese sob o efeito de variação de temperatura, com impactos na produção de biomassa (FELLER *et al.*, 1998; BRESTIC *et al.*, 2012).

Os pigmentos fotossintéticos somente sofreram variação nas plantas da população de origem de 1774 metros de altitude, expressando menores concentrações de CLa , CL_T e CAR , independentemente dos regimes térmicos. Essa variação interpopulacional indica que as plantas dessa população podem utilizar estratégias adaptativas distintas das demais populações, possivelmente, em razão de alelos adaptativos às condições do habitat de origem, visto que a resposta assemelha às de plantas de elevadas altitudes, que tendem a ter menor ou semelhante concentração de clorofilas, mas nunca maior do que aquelas de baixa altitude (KÖRNER, 2003). Mesmo sem diferença significativa entre os regimes térmicos nas plantas dessa população de origem, observam-se, biologicamente, menores concentrações de pigmentos no regime térmico de ADA em relação às plantas das demais populações cultivadas em ambos os regimes térmicos (ver tabela 12). A quantificação de clorofilas pode permitir analisar a condição de saúde da planta, sendo que, quando saudáveis, pode haver maior a produção de clorofilas e o inverso também é verdade (OLIVEIRA, 2001). Porém, fatores como a intensidade de radiação luminosa interferem nessa constatação (JONES, 1992; LAMBERS *et al.*, 2008). Como as condições de luminosidade eram as mesmas nos regimes térmicos estabelecidos, as menores concentrações de clorofilas nas plantas da população de origem de 1774 metros de altitude, principalmente no regime térmico de ADA, podem indicar que suas plantas estavam menos saudáveis, tendo em vista que as condições térmicas demonstraram ser estressantes pela morte de plantas somente dessa população e apenas no regime térmico de ADA.

As plantas, sob condições adversas, adotam estratégias, como alterar a proporção de pigmentos foliares a fim de protegê-los e manter suas funções (LI *et al.*, 2013). As razões CLa/CLb e CL_T/CAR variaram entre os regimes térmicos em função de alterações interpopulacionais, que ocorreram apenas em ADA e nas plantas das populações de 639, 851 e 1774 metros de altitude de origem. O aumento da razão CLa/CLb nas plantas da população de 851 metros expressa uma estratégia de proteção que pode ter a finalidade de diminuir a interceptação de luz nas folhas e, conseqüentemente, a possibilidade de maiores danos na

maquinaria fotossintética pela formação de espécies reativas de oxigênio (NEILSON *et al.* 1972; MUNNÉ-BOSCH; ALEGRE 2000). Em contrapartida, as plantas da população de origem de 1774 metros utilizaram estratégia divergente, expressando menores razões CLa/CLb , diferente do que é comum em plantas de montanha, com maiores relações CLa/CLb ao longo de um gradiente de altitude. Da mesma forma, em espécies sempre verde foram reportadas as maiores relações CLa/CLb em maiores altitudes (LI *et al.*, 2013), onde, geralmente, há alta incidência de radiação luminosa, mesmo que a nebulosidade contribua para amenizar a radiação (KÖRNER, 2003). A diminuição da razão CL_T/CAR em plantas das populações de 639 e 1774 metros de altitude de origem em ADA, possivelmente, expressou-se como estratégia diferencial para aprimorar a habilidade de proteção do aparato fotossintético contra fatores ambientais adversos (GILMORE, 1997), como neste caso, à alta demanda atmosférica.

O N foliar sofreu efeitos significativos da altitude de origem, com maiores concentrações nas plantas das populações de 1302 metros de altitude de origem em ADA, e de 1774 metros em ADA e BDA. Maior N foliar somado à capacidade fotossintética limitada, mesmo com g_s e C_i favoráveis para a fotossíntese, demonstrou que o desempenho ecofisiológico das plantas da população de 1774 metros de altitude foi afetado negativamente pela relação de N foliar e CLa , visto que a concentração foliar de clorofilas está diretamente relacionada com o teor de nitrogênio (LAMBERS *et al.*, 2008) e ambos representam indicadores da capacidade fotossintética (EVANS, 1989; LI *et al.*, 2013). Portanto, embora as plantas da população de 1774 metros de altitude de origem tenham obtido significativamente alta concentração de nitrogênio foliar, as menores concentrações de CLa refletiram em menor A , A_{max} e ϕ na população e, conseqüentemente, menor produção de biomassa.

Concentrações de P foliares menores em ADA seguiu a tendência global de redução quando há aumento da temperatura (REICH; OLEKSYN, 2004). As diferenças relativas em função da altitude de origem demonstram que P foliar expressa uma tendência sutil ao decréscimo, à medida que se aumentava a altitude de origem. Em baixas altitudes, a plasticidade pode representar um importante mecanismo para potencializar a absorção de nutrientes, visto que o solo exerce um forte controle nas concentrações de N e P foliares em habitats tropicais, onde a disponibilidade de N e P é mais limitada devido à idade do substrato e suscetibilidade a intensivos processos de lixiviação causados pelo maior volume de chuvas (CHADWICK *et al.*, 1999; REICH; OLEKSYN, 2004; RICHARDSON *et al.*, 2004). Em contrapartida, a menor plasticidade nas populações de maiores altitudes pode indicar um processo de diferenciação genética, a fim de aprimorar o potencial de absorção de nutrientes e

compensar as baixas taxas metabólicas em consequência das temperaturas mais baixas, o que pode refletir em um aumento da eficiência no uso de nutrientes com o aumento da altitude, como reportado por Kitayama e Aiba (2002).

O efeito da temperatura nas concentrações de N e P foliares é previsível, já que suas importantes funções bioquímicas nas folhas estão associadas às atividades enzimáticas e síntese de proteínas, respectivamente (REICH; OLEKSIN, 2004). Maiores concentrações foliares de nutrientes, como N e P, consistem em uma característica comum às plantas de habitat mais frios (REICH; OLEKSIN, 2004; CHEN *et al.*, 2013) (*e.g.* campos de altitude) o que pode ser uma estratégia adaptativa que contribui para o melhor funcionamento metabólico, podendo compensar as reduções das velocidades das reações nessas condições (WOODS *et al.*, 2003; CHEN *et al.*, 2013). Contudo, a diminuição das concentrações de N e P, com o aumento da altitude, já foi reportada em gradientes de altitude tropicais (TANNER *et al.*, 1998; KITAYAMA; AIBA, 2002).

Particularmente, em algumas espécies as alterações nos fatores climáticos ocasionadas pelo contexto de aquecimento global causam variações na razão N/P foliar (KANG *et al.*, 2011). Com o aumento da temperatura média, a razão N/P tende a aumentar (REICH; OLEKSYN, 2004; HE *et al.*, 2008), o que pôde ser observado em plantas de *M. coriacea*, expressando maior razão em ADA. Considerada como um índice que demonstra a limitação do crescimento ocasionado por N e P (KOERSELMAN; MEULLEMAN, 1996; GÜSEWELL, 2004) a razão de N/P foliar, quando menor que 14, podem indicar limitação de N, enquanto N/P maior que 16, limitação de P (KOERSELMAN; MEULEMAN, 1996). Em *M. coriacea*, foram obtidas somente razões < 14 e expressou efeito significativo somente dos regimes térmicos, independentemente da altitude de origem, indicando que não houve distinção de estratégia ecofisiológica entre populações.

Carbono e Nitrogênio correspondem aos mais importantes elementos químicos da matéria orgânica, principalmente a relação entre estes (C/N) e a quantidade proporcional de cada um (SHEDAYI *et al.*, 2016). As plantas de 1774 metros apresentaram uma diminuição significativa da razão C/N em ambos regimes térmicos, o que tende a ocorrer quanto menor for a quantidade de matéria orgânica no solo (KÖRNER, 2003), o que é comum em espécies de montanha. No experimento, todas as plantas foram cultivadas em substrato de condições nutricionais semelhantes, portanto, a resposta observada nessas plantas reflete a expressão de respostas adaptativas às condições de origem.

Os padrões globais de abundância natural da razão de N estável ($\delta^{15}\text{N}/\delta^{14}\text{N}$) correspondem à maior $\delta^{15}\text{N}$ foliar em regiões de baixas altitudes, caracterizadas como quentes

(CRAINE *et al.*, 2009; ANDERSON; GEZON, 2015). Somente a população de 1774 metros de altitude seguiu parcialmente esse padrão, expressando menor discriminação isotópica de ^{15}N em ADA, no qual foi simulada a caracterização térmica de baixas altitudes de regiões tropicais (*i.e.* quentes). Em ambientes quentes, a disponibilidade de N no solo tende a ser alta (REICH; OLEKSYN, 2004; HE *et al.*, 2008; CRAININE *et al.*, 2009), porém, como todas as plantas amostradas foram cultivadas em substrato com composição química semelhante, plantas da população de 1774 metros de altitude de origem pode ter expressado estratégia ecofisiológica diferencial em relação às demais populações, que resultou em menor eficiência na absorção de N pelas raízes, quando cultivadas em regime térmico com maiores temperaturas, o que, possivelmente, pode ser explicado pela menor partição de biomassa para as raízes (ver tabela 6).

Com o aumento da altitude, é amplamente reportada a diminuição da discriminação isotópica de ^{13}C (*i.e.* maior razão isotópica - $\delta^{13}\text{C}$), sendo apontada como consequência da redução térmica e da pressão parcial de CO_2 e O_2 com a altitude (VITOUSEK *et al.*, 1990; KÖRNER *et al.*, 1991; HULTINE; MARSHAL, 2000; SHI *et al.*, 2006). Contudo, em jardim comum, Wang *et al.* (2008) observaram que as plantas das espécies *Plantago depressa* (C3) e *Setaria viridis* (C4) não expressaram reduções significativas na discriminação isotópica, como foi identificado em análises em gradiente de altitude *in situ*, concluindo-se que nas espécies analisadas $\delta^{13}\text{C}$ são mais influenciadas pelos fatores ambientais do que genéticos. Da mesma maneira, *M. coriacea* não demonstrou respostas ao efeito da altitude de origem em $\delta^{13}\text{C}$ em jardim comum. Em função dos regimes térmicos, houve maior $\delta^{13}\text{C}$ em ADA, porém não por limitação estomática, devido à maior C_i , mas possivelmente devido à alta demanda de carbono. Apesar da maior capacidade fotossintética por unidade de área foliar, as plantas em ADA provavelmente possuíam menor saldo de carbono reduzido, devido às maiores taxas respiratórias, o que pode ter induzido à menor discriminação de ^{13}C , a fim de fixar maior quantidade de carbono, e ajudaria a explicar o menor acúmulo de biomassa.

Os resultados demonstram que *M. coriacea* possui maior habilidade de tolerância térmica em ambientes com temperaturas mais amenas. Divergências em estratégias ecofisiológicas de tolerância a regimes térmicos contrastantes foram identificadas especialmente entre as plantas da população de 1774 metros altitude de origem e as plantas das demais populações, o que pode conduzir à diferenciação de ecótipo dentro das espécies sob variação de temperatura ao longo do gradiente em altitude.

8. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos demonstram que *Myrsine coriacea* possui maior habilidade de tolerância térmica em ambientes com temperaturas mais amenas. Dadas as diferenças de respostas aos regimes térmicos contrastantes entre plantas de *M. coriacea*, a temperatura representa um fator-chave para o desempenho ecofisiológico da espécie, visto que pode induzir a expressão de distintas estratégias adaptativas, como plasticidade e expressão de alelos adaptativos às temperaturas mais amenas. De modo geral, o desempenho ecofisiológico de *M. coriacea* em altitudes abaixo de 900 metros é mais limitado, o que pode ser agravado no cenário de mudanças globais. Estratégias adaptativas podem facilitar a sobrevivência *in situ*, porém a ocorrência em maiores altitudes ou latitudes, com menores temperaturas, pode contribuir para a sobrevivência nesse cenário.

Considerando a utilização de *M. coriacea* em projetos de manejo florestal, de acordo com os dados obtidos, é recomendável que, em casos de majeto em locais com características climáticas de baixa demanda atmosférica (baixas temperaturas), sejam utilizadas mudas provenientes de matrizes localizadas em maiores altitudes (acima de 900 metros). Em contrapartida, em caso de manejo em locais de alta demanda atmosférica (elevadas temperaturas), poderiam ser utilizadas mudas provenientes de qualquer uma das altitudes amostradas neste trabalho, com exceção apenas da população de 1774 metros de altitude.

9. REFERÊNCIAS

- AITKEN, S.N., YEAMAN, S., HOLLIDAY, J.A., WANG, T., CURTIS-MCLANE, S. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. **Evolutionary Applications**, v.1, n.1, p.95–111, 2008. doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x.
- ALLEN, C.D.; MACALADY, A.K.; CHENCHOUNI, H.; BACHELET, D.; MCDOWELL, N.; VENNETIER, M.; KITZBERGER, T.; RIGLING, A.; BRESHEARS, D.D.; HOGG, E.H.; GONZALEZ, P.; FENSHAM, R.; ZHANG, Z.; CASTRO, J.; DEMIDOVA, N.; LIM, J.-H.; ALLARD, G.; RUNNING, S.W.; SEMERCI, A.; COBB, N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, v.259, n.4, p.660-684, 2010. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001.
- ANDERSON, J.T.; GEZON, Z. Plasticity in functional traits in the context of climate change: a case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (Brassicaceae). **Global Change Biology**, v.21, n.4, p.1689-1703, 2015. doi: 10.1111/gcb.12770.
- ATKIN, O.K.; CUMMINS, W.R. The effect of nitrogen source on growth, nitrogen economy and respiration of two high arctic plant species differing in relative growth rate. **Functional Ecology**, v.8, n.3, p.389-399, 1994. doi: 10.2307/2389833.
- BACKES, P.; IRGANG, B. **Árvores do Sul: guia de identificação e interesse ecológico – as principais espécies nativas sul-brasileiras**. Santa Cruz do Sul: Clube da árvore/Instituto Souza Cruz. 2002. 325p.
- BEGNINI, R. M.; CASTELLANI, T.T. Seed rain under the canopies of female and male *Myrsine coriacea*, a pioneer tree from the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology**, v.29, n.5, p.391-399, 2013. doi: 10.1017/S0266467413000400.
- BELLARD, C.; LECLERC, C.; LEROY, B.; BAKKENES, M.; VELOZ, S.; THUILLER, W.; COURCHAMP, F. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, v.23, n.12, p.1376-1386, 2014. doi: 10.1111/geb.12228
- BENINCASA, M.M.P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas**. Jaboticabal: FUNEP, 2003. 42p.
- BERNACCHI, C.J.; SINGSAAS, E.L.; PIMENTEL, C.; PORTIS-JR, A.R.; LONG, S.P. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v.24, n.2, p.253-259, 2001. doi:10.1111/j.1365-3040.2001.00668.x.
- BERTOLINO, L.T.; CAINE, R.S.; GRAY, J.E. Impact of Stomatal Density and Morphology on Water-Use Efficiency in a Changing World. *Frontiers in Plant Science*, v.10, n.225, p. 225-236, 2019. doi: 10.3389/fpls.2019.00225
- BLUM, C.T.; RODERJAN, C.V.; GALVÃO, F. O clima e sua influência na distribuição da Floresta Ombrófila Densa na Serra da Prata, Morretes, Paraná. **Floresta**, v.41, n.3, p.589-598, 2011. doi: 10.5380/rf.v41i3.24052.

BRANCALION, P.H.; OLIVEIRA, G.C.X.; ZUCCHI, M.I.; NOVELLO, M.; MELIS, J.V.; ZOCCHI, S.S.; CHAZDON, R.L.; RODRIGUES, R.R. Phenotypic plasticity and local adaptation favor range expansion of a Neotropical palm. **Ecology and Evolution**, v.8, n.15, p.7462-7475, 2018. doi: 10.1002/ece3.4248.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Mata Atlântica**. Disponível em: < www.mma.gov.br/biomas/ >. Acesso em: Dez. de 2019.

BRESSON, C. C.; VITASSE, Y.; KREMER, A.; DELZON, S. To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? **Tree Physiology**, Oxford, v.31, n.11, p.1164-1174, 2011. doi:10.1093/treephys/tpr084.

BRESTIC, M.; ZIVCAK, M.; KALAJI, H.M.; CARPENTIER, R.; ALLAKHVERDIEV, S.I. Photosystem II thermostability in situ: Environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in *Triticum aestivum* L. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.57, p.93-105, 2012. doi: 10.1016/j.plaphy.2012.05.012.

BUCKERIDGE, M.S.; MORTARI, L.C.; MACHADO, M.R. Respostas fisiológicas de plantas às mudanças climáticas: alterações no balanço de carbono nas plantas podem afetar o ecossistema? IN: REGO, G. M.; NEGRELLE, R. R. B.; MORELLATO, L. P. C. **Fenologia: Ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos** (Editores Técnicos). - Colombo, PR: Embrapa Florestas, 2007.

BUSSOTTI, F.; PLLASTRINI, M.; HOLLAND, V.; BRÜGGEMANN, W. Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. **Environmental and Experimental Botany**, v.111, p.91-113, 2015. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.11.006.

CAGLIONI, E.; UHLMANN, A.; CURCIO, G.R.; RAMOS, M.R.; BONNET, A.; JUNCKES, A.R. Altitude e solos determinam variações abruptas da vegetação em gradiente altitudinal de Mata Atlântica. **Rodriguésia**, v.69, n.4, p.2055-2068, 2018. doi: 10.1590/2175-7860201869436.

CARRIJO, T. T.; TULER, A.; LUBER, J.; GIORDANE, R.; SANTOS, M. C.; PASCHOA, R. P.; FREITAS, M. F. Flora do Espírito Santo: Primulaceae. *Rodriguésia*, v. 68, n.5, p. 1829-1856, 2017. doi: 10.1590/2175-7860201768518.

CARVALHO, L.R.; SILVA, E.A.A.; DAVIDE, A.C. Classificação de sementes florestais quanto ao comportamento no armazenamento. **Revista Brasileira de Sementes**, v.28, n.2, p.15-25, 2006. doi: 10.1590/S0101-31222006000200003.

CARVALHO, P.E.R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Embrapa Florestas, Colombo, 2003, 1039 p.

CASTRO, D.; MELLO, R.D.O.; POESTER, G.C.(Org.). **Práticas para restauração da mata ciliar**. Porto Alegre: Cartarse – Coletivo de Comunicação, 2012, 60 p. ISBN 85-63-199072.

CASTRO, E. M; PINTO, J. E. B. P; MELO, H. C.; SOARES, A.M.; ALVARENGA, A.A.; LIMA-JUNIOR, E.C. Aspectos anatômicos e fisiológicos de plantas de guaco submetidas a diferentes fotoperíodos. **Horticultura Brasileira**, v.23, n.3, p.846-850, 2005. doi: 10.1590/S0102-05362005000300031.

- CHADWICK, O.A.; DERRY, L.A.; VITOUSEK, P.M.; HUEBERT, B.J.; HEDIN, L.O. Changing sources of nutrients during four million years of ecosystem development. **Nature**, v.397, n.6719, p.491-497, 1999. doi: 10.1038/17276.
- CHEN, Y., HAN, W., TANG, L., TANG, Z., FANG, J. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. **Ecography**, v.36, n.2. p.178-184, 2013. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06833.x.
- CHEUNG, K.C.; LIEBSCH, D.; MARQUES, M.C.M. Forest recovery in newly abandoned pastures in southern Brazil: implications for the Atlantic Rain Forest resilience. **Natureza & Conservação**, v.08, n.1. p.66-70, 2010. doi: 10.4322/natcon.00801010.
- CHEVIN, L-M.; LANDE, R. When do adaptive plasticity and genetic evolution prevent extinction of a density-regulated population? **Evolution**, v.64, n.4, 1143-1150, 2010. doi: 10.1111/j.1558-5646.2009.00875.x.
- CHEVIN, L-M.; LANDE, R.; MACE, G.M. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. **Plos Biology**, v.8, n.4, 2010. doi: 10.1371/journal.pbio.1000357.
- CHIAMOLERA, L. B; ÂNGELO, A. C. & BOERGER, M. R. Resposta morfoanatômica da folha de *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl (Podocarpaceae) implantado em duas áreas com diferentes graus de sucessão às margens do reservatório Iraí – PR. **Revista Biotemas**, v.23, n.2. p.1-11, 2010. doi: 10.5007/2175-7925.2010v23n2p1.
- CLAUSEN, J.; KECK, D.; HIESEY, W.M. **Experimental studies on the nature of plant species. I. Effect of varied environment on western North American plants.** Carnegie Institution, Washington D.C. 1940, 452p.
- COLOMBO, A.F.; JOLY, C.A. Mata Atlântica lato sensu: a mais antiga das florestas brasileiras, e um hotspot de biodiversidade, está altamente ameaçada pelas mudanças climáticas. **Brazilian Journal of Biology**, v.70, n.3, p.697-708, 2010. doi: 10.1590/S1519-69842010000400002.
- CRAINE, J.M.; ELMORE, A.J.; AIDAR, M.P.M.; BUSTAMANTE, M.; DAWSON, T.E.; HOBBI, E.A.; KAHMEN, A.; MACK, M.C.; McLAUCHLAN, K.K.; MICHELSEN, A.; NARDOTO, G.B.; PARDO, L.H.; PEÑUELAS, J.; REICH, P.B.; SCHUUR, E.A.G.; STOCK, W.D.; TEMPLER, P.H.; VIRGINIA, R.A.; WELKER, J.M.; WHRIGHT, I.J. Global patterns foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. **New Phytologist**, v.183, n.4, p.980-992, 2009. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02917.x.
- CUTTER, E.G. **Plant anatomy: Part I. Cells and Tissues.** 2ed. São Paulo, Rocca, 1986, 304p.
- DIAS, A.C. Composição florística, fitossociológica, diversidade de espécies arbóreas e comparação de métodos de amostragem na floresta ombrófila densa no parque estadual Carlos Botelho/SP-Brasil. **Tese de Doutorado em Recursos Florestais**, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, 2005. 184 p.

- ELLSTRAND, N.; ELAM, E. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.24, n.1, p.217-241, 1993. doi: 10.1146/annurev.es.24.110193.001245.
- EMBRAPA — EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUARIA. **Manual de métodos de análises de solo**. 2.ed. Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura e do Abastecimento, 1997, 212p.
- ENNOS, R.A. Inferences about spatial patterns in plant populations from the analysis of molecular markers. In: SILVERTOWN, J.; ANTONOVICS, J. (eds). **Integrating ecology and evolution in a spatial context**. Blackwell Science, London, Oxford, p. 45-71, 2001.
- EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C-3 plants. **Oecologia**, v.78, n.1, p.9-19, 1989. doi: 10.1007/BF00377192.
- FARQUHAR, G.D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. **Planta**, v.149, n.1, p.78-90, 1980. doi: 10.1007/BF00386231.
- FELLER, U.; CRAFTS-BRANDNER, S.J.; SALVUCCI, M.E. Moderately High Temperatures Inhibit Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) Activase-Mediated Activation of Rubisco. **Plant Physiology**, v.116, n.2, p.539-546, 1998. doi: 10.1104/pp.116.2.539.
- FINI, A.; FERRINI, F; FRANGI, P.; AMOROSO, G.; GIORDANO, C. Growth, leaf gas Exchange and leaf anatomy of three ornamental shrubs grown under different light intensities. **European Journal of Horticultural Science**, v.75, n.3, p.111-117, 2010. ISSN: 1611-4426
- FREITAS, M.F.; CARRIJO, T. A família Myrsinaceae nos contrafortes do maciço da Tijuca e entorno do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, v.59, n.4, p.813-828, 2008. doi: 10.1590/2175-7860200859410.
- FREITAS, M.F. 2015. *Myrsine* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. BFG. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, v.66, n.1, p.1085-1113, 2015. doi: 10.1590/2175-7860201566411.
- FONSECA, G.A.B. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v.34, n.1, p.17-34, 1985. doi: 10.1016/0006-3207(85)90055-2.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron-transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochim Biochimica et Biophysica Acta**, v.990, n.1, p.87-92, 1989. doi: 10.1016/S0304-4165(89)80016-9.
- GILMORE, A. Mechanistic aspects of xanthophylls cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. **Physiologia Plantarum**, v.99, n.1, p.197-209, 1997. doi:10.1111/j.1399-3054.1997.tb03449.x.
- GREENWOOD, D.R. Leaf form and the reconstruction of past climates. **New Phytologist**, v.166, n.2, p.355-357, 2005. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01380.x.

GÜSEWELL, S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. **New Phytologist**, v.164, n.2, p.243-266, 2004. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x.

HALBRITTER, A.H.; FIOR, S.; KELLER, I.; BILLETER, R.; EDWARDS, P.J.; GER, R.H.; KARRENBERG, S.; PLUESS, A.R.; WIDMER, A.; ALEXANDRE, J.M. Trait differentiation and adaptation of plants along elevation gradients. **Journal of Evolutionary Biology**, v.31, p.6, p.784-800, 2018. doi: 10.17605/OSF.IO/YFJ9M.

HAWORTH, M., KILLI, D., MATERASSI, A., RASCHI, A., AND CENTRITTO, M. Impaired stomatal control is associated with reduced photosynthetic physiology in crop species grown at elevated [CO₂]. **Frontiers in Plant Science**, v.7, n.1568, 2016. doi: 10.3389/fpls.2016.01568.

HE, J., WANG, L., FLYNN, D.F.B., WANG, X., MA, W., FANG, J. Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. **Oecologia**, v.155, p.301-310, 2008. doi: 10.1007/s00442-007-0912-y.

HEMP, A. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. **Plant Ecology**, v.184, p.27-42, 2006. doi: 10.1007/s11258-005-9049-4.

HEREFORD, J. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. **The American Naturalist**, v.173, n.5, p.579-588, 2009. doi: 10.1086/597611.

HOCHACHKA, P.W.; SOMERO, G.N. **Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution**. New York: Oxford University Press, 2002, 480p. ISBN 0-195-11703-4.

HOFFMANN, A.A.; SGRÒ, C.M. Climate change and evolutionary adaptation. **Nature**, v. 470, p.479-485, 2011. doi:10.1038/nature09670.

HULTINE, K.R.; MARSHALL, J.D. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. **Oecologia**, v.123, p.32-40, 2000. doi:10.1007/s004420050986.

HUSCH, B.; MILLER, C.I. BEERS T.W. **Forest Mensuration**. 3 ed. New York: John Wiley & Sons, 1982. 156p. ISBN: 0-471-01850-3.

IPCC, 2007: Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, Eds., Cambridge University Press, Cambridge, UK, 976p. Disponível em: < www.ipcc.ch/report/ar4/wg2/ >. Acesso em: Jun. de 2018.

IPCC, 2014: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1132p. Disponível em: < www.ipcc.ch/report/ar5/wg2/ >. Acesso em: Jun. de 2018.

IPCC, 2019: Climate Change 2019: Climate Change and Land. Summary for Policymakers. Contribution of Working Group I, II and III to the second Special Report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems. Disponível em: < www.ipcc.ch/srcl/ >. Acesso em: Out. de 2019.

JESUS, S.; MONTEIRO-FILHO, E.L.A. Frugivoria por aves em *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae) e *Myrsine coriacea* (Myrsinaceae). **Revista Brasileira de Ornitologia**, v.15, n.4, p.585-591, 2007.

JOLY, C.A.; ASSIS, M.A.; BERNACCI, L.C.; TAMASHIRO, J.Y.; CAMPOS, M.C.R.; GOMES, J.A.M.A.; LACERDA, M.S.; SANTOS, F.A.M.; PEDRONI, F.; PEREIRA, L.S.; PADGURSCHI, M.C.G.; PRATA, E.M.B.; RAMOS, E.; TORRES, R.B.; ROCHELLE, A.; MARTINS, F.R.; ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; MARTINELLI, L.A.; CAMARGO, P.B.; AIDAR, M.P.M.; EISENLOHR, P.V.; SIMÕES, E.; VILLANI, J.P.; BELINELLO, R. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do Sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. **Biota Neotropica**, v.12, p.123-145, 2012. doi: 10.1590/S1676-06032012000100012.

JOLY, C.A.; METZGER, J.P.; TABARELLI, M. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. **New Phytologist**, v.204, p.459-473, 2014. doi: 10.1111/nph.12989.

JONES, H. G. **Plants and microclimate**: a quantitative approach to environmental plant physiology. 2ed. Cambridge University Press, Cambridge, England, 1992, 428p.

JORDANO, P., GALETTI, M., PIZO, M.A. & SILVA, W.R. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. In: DUARTE, C.F.; BERGALLO, H.G.; SANTOS, M.A.; SLUYS, M.V. (eds.). **Biologia da conservação**: essências. Rima, São Paulo, p.411-436, 2006.

JUMP, A.S.; PEÑUELAS, J. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. **Ecology Letters**, v.8, p.1010–1020, 2005. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x.

KANG, H.; ZHUANG, H.; WU, L.; LIU, Q.; SHEN, G.; BERG, B.; MAN, R.; LIU, C. Variation in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Picea abies* across Europe: An analysis based on local observations. **Forest Ecology and Management**, v.261, p.195-202, 2011. doi:10.1016/j.foreco.2010.10.004.

KARABOURNIOTIS, G.; PAPADOPOULOS, K.; PAPAMARKOU, M.; MANETAS, Y. Ultraviolet-B radiation absorbing capacity of leaf hairs. **Physiologia Plantarum**, v.86, n.3, p.414-418, 1992. doi:10.1111/j.1399-3054.1992.tb01337.x

KITAYAMA, K.; AIBA, S-I. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. **Journal of Ecology**, v.90, p.37-51, 2002. doi: 10.1046/j.0022-0477.2001.00634.x.

KLEIN, R.M. **Ecologia da flora e vegetação do Vale do Itajaí**. Sellowia, Itajaí, v.32, n.32, p.165-389, 1980. ISSN: 0375-1651.

KLIMES, L. Life-forms and clonality of vascular plants along an altitudinal gradient in E Ladakh (NW Himalayas). **Basic and Applied Ecology**, v.4, n.4, p.317-328, 2003. doi: 10.1078/1439-1791-00163.

KOEHLER, A.; GALVÃO, F.; LONGHI, S.J. Floresta Ombrófila Densa Altomontana: aspectos florísticos e estruturais de diferentes trechos na Serra do Mar, PR. **Ciência Florestal**, v.12, n.2, p.27-39, 2002. doi: 10.5902/198050981678.

KOERSELMAN, W.; MEULEMAN, A.F.M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. **Journal of Applied Ecology**, v.33, n.6, p.1441-1450, 1996. doi: 10.2307/2404783.

KÖRNER, C.; DIEMER, M. In situ Photosynthetic Responses to Light, Temperature and Carbon Dioxide in Herbaceous Plants from Low and High Altitude. **Functional Ecology**, v.1, n.3, p.179-194, 1987. doi: 10.2307/2389420.

KÖRNER, C.; FARQUHA, G.D.; WONG, S.C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. **Oecologia**, v.88, n.1, p.30-40, 1991. doi: 10.1007/BF00328400.

KÖRNER, C. **Alpine plant life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems**. 2 ed., Springer, Heidelberg, 2003. doi: 10.1007/978-3-642-18970-8. ISBN 978-3-540-00347-2.

KÖRNER, C.; PAULSEN, J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. **Journal of Biogeography**, v.31, n.5, p.713-732, 2004. doi: 10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x.

KOZAKI, A.; TAKEBA, G. Photorespiration protects C3 plants from photooxidation. **Nature**, v.384, p.557-560, 1996. doi:10.1038/384557a0.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. **Plant Physiological Ecology**. Springer-Verlag New York, New York, 2008, 604p. ISBN: 978-0-387-78341-3.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. 3ed., São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2006. 531p. ISBN: 8586552038.

LEIMU, R.; FISCHER, M. A meta-analysis of local adaptation in plants. **PLoS ONE**, v.3, n.12: e4010, 2008, p.1-8. doi:10.1371/journal.pone.0004010.

LESICA, P.; B. McCUNE. Decline of arctic-alpine plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming. **Journal of Vegetation Science**. v.15, n.5, p.679-690, 2004. doi: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02310.x.

LEWICKA, S.; PIETRUSZKA, M. Theoretical Search for the Growth-Temperature Relationship in Plants. **General Physiology Biophysics**, v.25, n.2, p.125-136. 2006. doi:

- LI, Y.; YANG, D.; XIANG, S.; LI, G. Different responses in leaf pigments and leaf mass per area to altitude between evergreen and deciduous woody species. **Australian Journal of Botany**, v.61, n.6, p.424-435, 2013. doi:10.1071/BT13022.
- LICHTHENTHALER, H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, v.148, p.350-382, 1987. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
- LIMA, J.S.S.; SILVA, S.A.; OLIVEIRA, R.B.; CECÍLIO, R.A.; XAVIER, A.C. Variabilidade temporal da precipitação mensal em Alegre - ES. **Revista Ciência Agrônômica**, v.39, n.2, p.327-332, 2008.
- LOBELL, D.B.; BURKE, M.B.; TEBALDI, C.; MASTRANDREA, M.D.; FALCON, W.P.; NAYLOR, R.L. Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. **Science**, v.319, n.5863, p.607-610, 2008. doi: 10.1126/science.1152339.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, Nova Odessa, São Paulo, 1992, 352p.
- LÜTTGE, U.; DUARTE, H.M.; SCARANO, F.R.; MATTOS, E.A.; CAVALIN, P.O.; FRANCO, A.C.; FERNANDES, G.W. Physiological ecology of photosynthesis of five sympatric species of Velloziaceae in the rupestrian fields of Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 202, n. 8, p. 637-646, 2007. doi: 10.1016/j.flora.2006.12.004.
- LÜTTGE, U.; GARBIN, M.A.; SCARANO, F.R. Evo-Devo-Eco and ecological stem species: potential repair systems in the planetary biosphere crisis. In: LÜTTGE U., BEYSCHLAG W., FRANCIS D., CUSHMAN J. (eds). **Progress in Botany**, v.74, p.191-212, 2013. doi: 10.1007/978-3-642-30967-0.
- MALHI, Y.; PHILLIPS, O. L. Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal society of London*. **Philosophical Transactions of The Royal Society B**, v.359, n.1443, p.549-555, 2004. doi: 10.1098/rstb.2003.1449.
- MALHI, Y.; SILMAN, M.; SALINAS, N.; BUSH, M.; MEIR, P.; SAATCHI, S. Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. **Global Change Biology**, v.16, n.12, p.3171-3175, 2010. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x.
- MARTINS, S.C.; GALMÉS, J.; CAVATTE, P.C.; PEREIRA, L.F.; VENTRELA, M.C.; DaMATTa, F.M. Understanding the low photosynthetic rates of sun and shade coffee leaves: bridging the gap on the relative roles of hydraulic, diffusive and biochemical constraints to photosynthesis. *PloS ONE*, v.9, n.4, e95571. doi: 10.1371/journal.pone.0095571.
- McGILL, B. J.; ENQUIST, B.J.; WEIHER, E.; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v.21, n.4, p.178-185, 2006. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002.
- MEIRELES, L.D.; SHEPHERD, G.J.; KINOSHITA, L.S. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da

Mantiqueira, Monte Verde, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v.31, n.4, p.559-574, 2008. doi: 10.1590/S0100-84042008000400003.

MELIS, A.; SPANGFORT, M.; ANDERSSON, B. Light-absorption and electron-transport balance between photosystem II and photosystem I in spinach chloroplasts. **Photochemistry and Photobiology**, v.45, n.1, p.129-136, 1987. doi: 10.1111/j.1751-1097.1987.tb08413.x.

MITTERMEIER, R.A.; ROBLES GIL, P.; HOFFMANN, M.; PILGRIM, J.; BROOKS, T.; MITTERMEIER, C.G.; LAMOREUX, J. & DA FONSECA, G.A.B. (eds.). **Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions**. CEMEX/Agrupación Sierra Madre, Mexico City, 2004, 392p. ISBN-10: 9686397779.

MOREIRA, V.F. Desempenho ecofisiológico de uma espécie dioica (*Myrsine coriacea*) em diferentes fitofisionomias da Floresta Atlântica. **Dissertação de mestrado em Genética e Melhoramento**. Universidade Federal do Espírito Santo – UFES, 2015. 60p.

MOREL, J.D.; SANTOS, R.M.; FONTES, M.A.L.; GARCIA, P.O.; SOUZA, F.M. Floristic comparison between two tree communities associated with habitat descriptor variables. **CERNE**, v.21, n.4, p.601-616, 2015. doi: 10.1590/01047760201521041934

MUNNÉ-BOSCH, S.; ALEGRE, L. Changes in carotenoids, tocopherols and diterpenes during drought and recovery, and the biological significance of chlorophyll loss in *Rosmarinus officinalis* plants. **Planta**, v.210, p.925-931, 2000. doi:10.1007/s004250050699.

MYERS, N. Threatened biotas: “Hot spots” in tropical forests. **The Environmentalist**, v. 8, n.3, p.187-208, 1988. doi:10.1007/bf02240252.

NEILSON, R.; LUDLOW, M.; JARVIS, P. Photosynthesis in sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). II. Response to temperature. **The Journal of Applied Ecology**, v.9, n.3, p.721-745, 1972. doi:10.2307/2401900.

NICOTRA, A.B.; ATKIN, O.K.; BONSER, S.P.; DAVIDSON, A.M.; FINNEGAN, E.J.; MATHESIUS, U.; POOT, P.; PURUGGANAN, M.D.; RICHARDS, C.L.; VALLADARES, F.; VAN KLEUNEN, M. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science**, v.15, n.12, p.684-692, 2010. doi:10.1016/j.tplants.2010.09.008.

NIEVOLA, C.C.; CARVALHO, C.P.; CARVALHO, V.; RODRIGUES, E. Rapid responses of plants to temperature changes. **Temperature**, v.4, n.4, p.371-405. doi: 10.1080/23328940.2017.1377812.

OKANO, K.; BRET-HARTE, M.S. Warming and neighbor removal affect White spruce seedling growth differently above and below treeline. **SpringerPlus**, v.4, n.79, p.1-14, 2015. doi 10.1186/s40064-015-0833-x.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil, and the influence of climate. **Biotropica**, v.32, n.4, p.793-810, 2000. doi: 10.1646/0006-3606(2000)032[0793:POFDAA]2.0.CO;2.

OLIVEIRA, J.E.Z. Plasticidade fenotípica da morfologia, de marcadores químicos e da anatomia de acessos de *Bidens pilosa* L. crescidos em quatro altitudes. **Tese de doutorado em Genética e Melhoramento**, Universidade Federal de Viçosa – UFV, 2001. 269 p.

ORT, D.R.; BAKER, N.R. A photo protective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis? **Current Opinion in Plant Biology**, v.5, n.3, p.193-198, 2002. doi: 10.1016/S1369-5266(02)00259-5.

OTEGUI, M. Sinopsis del género *Myrsine* L. (Myrsinaceae) en el Cono Sur de América del Sur. **Candollea**, v.53, n.1, p.133-157, 1998.

PASCHOA, R.P.; CHRIST, J.A.; VALENTE, C.S.; FERREIRA, M.F.S; MIRANDA, F.D.; GARBIN, M.L.; CARRIJO, T.T. Genetic diversity of populations of the dioecious *Myrsine coriacea* (Primulaceae) in the Atlantic Forest. **Acta Botanica Brasilica**, v.32, n.3, p.376-385, 2018. doi: 10.1590/0102-33062017abb0355.

PAULI, H.; GOTTFRIED, M.; REITER, K.; KLETTNER, C.; GRABHERR, G. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. **Global Change Biology**, v.13, n.1, p.147-156, 2007. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01282.x.

PEIXOTO, C.P.; CRUZ, T.V.; PEIXOTO, M.F.S.P. Análise quantitativa do crescimento de plantas: conceitos e prática. **Enciclopédia Biosfera**, v.7, n.13, p.51-76, 2011.

PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. **Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas**. 1ed., Agropecuária: Guaíba, 2002, 487p.

PIETRUSZKA, M.; LEWICKA, S.; PAZURKIEWICZ-KOCOT, K. Temperature and the Growth of Plant Cells. **Journal of Plant Growth Regulation**, v.26, n.1, p.15-25, 2007. doi:10.1007/s00344-006-0023-8

PINTADO, A.; VALLADARES, F.; SANCHO, L.G. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: morphology, water relations and chlorophyll content in North-and South-facing populations. **Annals of Botany**, v.80, n.3, p.345- 353, 1997. doi: 10.1006/anbo.1997.0453.

PORRA, R.J.; THOMPSON, W.A.; KRIEDEMANN, P.E. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with 4 different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standarts by absorption spectroscopy. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.975, p.384-394, 1989.

PRIOUL, J.L.; CHARTIER, P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: A critical analysis of the methods used. **Annals of Botany**. v. 41, p. 789-800, 1977.

PŠIDOVÁ, E.; ŽIVČÁK, M.; STOJNIC, S.; ORLOVIĆ, S.; GÖMÖRY, D.; KUČEROVÁ, J.; DITMAROVÁ, I.; STŘELCOVÁ, K.; BRESTIČ, M.; KALAJI, H.M. Altitude of origin influences the responses of PSII photochemistry to heat waves in European beech (*Fagus*

sylvatica L.). **Environmental and Experimental Botany**, v.152, p.97-106, 2018. doi: 10.1016/j.envexpbot.2017.12.001.

QIU, Y.-L.; LI, L.; WANG, B.; CHEN, Z.; KNOOP, V.; GROTH-MALONEK, M.; DOMBROVSKA, O.; LEE, J.; KENT, L.; REST, J.; ESTABROOK, G. F.; HENDRY, T. A.; TAYLOR, D. W.; TESTA, C. M.; AMBROS, M.; CRANDALL-STOTLER, B.; DUFF, R. J.; STECH, M.; FREY, W.; QUANDT, D.; DAVIS, C.C. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. **PNAS**, v.103, n.42, p.15511-15516, 2006. doi: 10.1073/pnas.0603335103.

R CORE TEAM (2019). **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

RANDIN, C.F.; PAULSEN, J.; VITASSE, Y.; KOLLAS, C.; WOHLGEMUTH, T.; ZIMMERMANN, N.E.; KORNER, C. Do the elevational limits of deciduous tree species match their thermal latitudinal limits? **Global Ecology and Biogeography**, v.22, n.8, p.913-923, 2013. doi: 10.1111/geb.12040.

REICH, P.B.; OLEKSYN, J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. **PNAS**, v.101, n.30, p.11001–11006, 2004. doi: 10.1073/pnas.0403588101.

REIS, A.; ZAMBONIN, R.M.; NAKAZONO, E.M. **Recuperação de áreas florestais degradadas utilizando a sucessão e as interações planta-animal**. Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica: São Paulo, 1999, 42p.

REIS, A.; KAGEYAMA, P.Y. Restauração de áreas degradadas utilizando interações interespecíficas. In KAGEYAMA, P.Y.; OLIVEIRA, R.E.; MORAES, L.F.D.; ENGEL, V.L.; GANDARA, F.B. (eds). **Restauração ecológica de ecossistemas naturais**. Fundação de Estudo e Pesquisas Agrícolas e Florestais, 2003, p.91-110.

REZENDE, C.L.; UEZU, A.; SCARANO, F.R.; ARAUJO, D.S.D. Atlantic forest spontaneous regeneration at landscape scale. **Biodiversity and Conservation**, v.24, n.9, p.2255-2272, 2015. doi:10.1007/s10531-015-0980-y.

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v.142, n.6, 1141–1153, 2009. doi:10.1016/j.biocon.2009.02.021

RIBEIRO, P.R.; ZANOTTI, R.F.; DEFLERS, C.; FERNANDEZ, L. G.; CASTRO, R.D.; LIGTERINK, W.; HILHORST, H.W.M. Effect of temperature on biomass allocation in seedlings of two contrasting genotypes of the oilseed crop *Ricinus communis*. **Journal of Plant Physiology**, v.185, p.31-39, 2015. doi: 10.1016/j.jplph.2015.07.005.

RICHARDSON, S.W.; PELTZER, D.A.; ALLEN, R.B.; MCGLONE, M.S.; PARFITT, R.L. Rapid development of phosphorus limitation in temperate rainforest along the Franz Josef soil chronosequence. **Oecologia**, v.139, n.2, p.267-276, 2004. doi: 10.1007/s00442-004-1501-y.

RODERJAN, C.V.; GALVÃO, F.; KUNIYOSHI, Y.S.; HATSCHBACH, G.G. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná, Brasil. **Ciencia & Ambiente**: Santa Maria, v.13, n.24, p.75-92, 2002.

RODRIGUES, L.A.; CARVALHO, D.A.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; CURI, N. Efeitos de solos e topografia sobre a distribuição de espécies arbóreas em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, em Luminárias, MG. **Revista Árvore**, v.31, n.1, p.25-35, 2007. doi: 10.1590/S0100-67622007000100004.

RODRIGUES, R.R.; LIMA, R.A.F.; GANDOLFI, S.; NAVE, A.G. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v.142, p.1242-1251, 2009. doi:10.1016/j.biocon.2008.12.008.

RUHLAND, C.T.; DAY, T.A. Changes in UV-B radiation screening effectiveness with leaf age in *Rhododendron maximum*. **Plant, Cell & Environment**, v.19, n.6, p.740-746, 1996. doi:10.1111/j.1365-3040.1996.tb00409.x

SALISBURY, F.B.; ROSS, C.W. **Plant physiology**. 3ed., Wadsworth Publishing Co., Belmont, 1985, 540p. ISBN: 0534044824.

SÁNCHEZ-TAPIA, A.; GARBIN, M.L.; SIQUEIRA, M.F.; GUIDONI-MARTINS, K.G.; SCARANO, F.R.; CARRIJO, T.T. Environmental and geographical space partitioning between core and peripheral *Myrsine* species (Primulaceae) of the Brazilian Atlantic Forest. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 187, n.4, p. 633-652, 2018. doi: 10.1093/botlinnean/boy034.

SCARANO, F.R. Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: Rare-species bias and its risks for conservation. **Biological Conservation**, v.142, p.1201-1208, 2009. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.027.

SCARANO, F. R.; GARBIN, M.L. Stem species: plant species that function as regenerating cells of Gaia. **Nova Acta Leopoldina NF**, v.114, n.391, p.317-324, 2013.

SCARANO, F.R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. **Biodiversity and Conservation**, v.24, n.9, p.2319-2331, 2015. doi 10.1007/s10531-015-0972-y.

SCHEEPENS, J.F.; FREI, E.S.; STÖCKLIN, J. Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. **Oecologia**, v.164, p.141–150, 2010. doi: 10.1007/s00442-010-1650-0.

SCHEER, M.B.; MOCOCHINSKI, A.Y.; RODERJAN, C.V. Estrutura arbórea da Floresta Ombrófila Densa Altomontana de serras do Sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.25, n.4, p.735-750, 2011. doi: 10.1590/S0102-33062011000400002.

SCHLICHTING, C.D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.17, p.667-693, 1986. doi: 10.1146/annurev.es.17.110186.003315.

SHEDAYI, A.A.; XU, M.; NASEER, I.; KHAN, B. Altitudinal gradients of soil and vegetation carbon and nitrogen in a high altitude nature reserve of Karakoram ranges. **SpringerPlus**, v.5, n.320, p.1-14, 2016. doi: 10.1186/s40064-016-1935-9.

SHIMAMOTO, C.Y.; BOTOSSO, P.; MARQUES, M.C.M. How much carbon is sequestered during the restoration of tropical forests? Estimates from tree species in the Brazilian Atlantic forest. **Forest Ecology and Management**, v.329, p.1-9, 2014. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.002.

SILES G, PABLO, TALAVERA A, PATRICIA, ANDINO RUGAMA, FLAVIA, ALANIZ, LESTER, & ORTIZ GONZÁLEZ, WILLIAM. Composición florística, estructura y biomasa de los bosques de pino-encino en la reserva Santa Rosa, Tisey, Estelí, Nicaragua. **Revista de Biología Tropical**, v.65, n.2, p.763-775, 2017. doi: 10.15517/rbt.v65i2.22928.

SOS MATA ATLÂNTICA; INPE. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica. Relatório técnico, período 2017-2018. Disponível em: <www.sosma.org.br>. Acesso em: Dez. de 2019.

SOULARUE, J.-P.; KREMER, A. Assortative mating and gene flow generate clinal phenological variation in trees. **BMC Evolutionary Biology**, v.12, n.79, p.1-14, 2012. doi:10.1186/1471-2148-12-79.

SOUZA, K.F. Comparação da Anatomia Foliar de *Myrsine coriacea* e *Myrsine umbellata* em diferentes cotas altitudinais. **Dissertação de mestrado em Botânica Aplicada**, Universidade Federal de Lavras – UFLA, 2014, 50 p.

STOJNIĆ, S.; PEKAČ, S.; KEBERT, M.; PILIPOVIĆ, A.; STOJANOVIĆ, D.; STOJANOVIĆ, M.; ORLOVIĆ, S. Drought effects on physiology and biochemistry of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and hornbeam (*Carpinus betulus* L.) saplings grown in urban area of Novi Sad, Serbia. **SEEFOR**, v.7, n.1, p.57-63, 2016. doi: 10.15177/seefor.16-03.

STOWE, K.A.; HOCHWENDER, C.G.; GLECK, K.; DUVALL, N.; LEWKIEWICZ, D.; TRIMBLE, S.; PETERS, S. Costs of glucosinolates in *Brassica rapa*: are they context dependent? **Open Journal of Ecology**, v.3, n.2, p.185-195, 2013. doi: 10.4236/oje.2013.32022.

SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity and plant adaptation. **Acta Botanica Neerlandica**, v.44, n.4, p.363-383, 1995. doi: 10.1111/j.1438-8677.1995.tb00793.x.

TABARELLI, M.; RODA, S.A. Uma oportunidade para o Centro de Endemismo Pernambuco. **Natureza & Conservação**, v.3, n.2, p.22-28, 2005.

TANNER, E.; VITOUSEK, P.M.; CUEVAS, E. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. **Ecology**, v.79, n.1, p.10-22, 1998. doi: 10.2307/176860.

TURESSON, G. The genotypical response of the plant species to habitat. **Hereditas**, v.3, n.3, p.211-350, 1922. doi: 10.1111/j.1601-5223.1922.tb02734.x.

VALENTE, C.S. Diversidade funcional de uma espécie arbórea dioica (*Myrsine coriacea*) em fragmentos de Floresta Atlântica: Efeito do dimorfismo sexual e da fenologia. **Dissertação de Mestrado em Genética e Melhoramento**, Universidade Federal do Espírito Santo – UFES, 2017. 82p.

VALENTINI, R.; EPRON, D.; DE ANGELIS, P.; MATTEUCCI, G.; DREYER, E. *In situ* estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. **Plant, Cell and Environment**, v.18, n.6, p.631-640, 1995. doi: 10.1111/j.1365-3040.1995.tb00564.x.

VIEIRA, T.O. Plasticidade fenotípica e aclimação de *Siparuna guianensis* em resposta a gradiente de luz. **Dissertação de mestrado em Ecologia e Recursos Naturais**, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF. 2013, 89p.

VIOLLE, C.; NAVAS, M-L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v.116, n.5, p.882-892, 2007. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.

VITASSE, Y.; DELZON, S.; BRESSON, C.C.; R. M.; MICHALET, R.; KREMER, A. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. **Canadian Journal of Forest Research**, v.39, n.7, p.1259-1269, 2009. doi: 10.1139/X09-054.

VITASSE, Y.; LENZ, A.; KOLLAS, C.; RANDIN, C.F.; HOCH, G.; KOMER, C. Genetic vs. non-genetic responses of leaf morphology and growth to elevation in temperate tree species. **Functional Ecology**, v.28, n.1, p.243-252, 2014. doi: 10.1111/1365-2435.12161.

VITOUSEK, P.M.; FIELD, C.B.; MATSON, P.A. Variation in foliar d¹³C in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: a case of internal resistance. **Oecologia**, v.84, n.3, p.362-370, 1990. doi: 10.1007/BF00329760.

WAY, D.A.; OREN, R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. **Tree Physiology**, v.30, n.6, p.669-688, 2010. doi:10.1093/treephys/tpq015.

WOODS, H. A. MAKINO, W.; COTNER, J.B.; HOBBIE, S.E.; HARRISON, J.F.; ACHARYA, K.; ELSER, J.J. Temperature and the chemical composition of poikilothermic organisms. **Functional Ecology**, v.17, n.12, p.237-245, 2003. doi: 10.1046/j.1365-2435.2003.00724.x.

WOODWARD, F. The differential temperature responses of the growth of certain plant species from different altitudes. II. Analyses of the control and morphology of leaf extension and specific leaf area of *Phleum bertolonii* D.C. and *P. alpinum* L. **New Phytologist**, v.82, n.2, p.397-405, 1979. doi:10.1111/j.1469-8137.1979.tb02666.x

WOODWARD, F.I. The significance of interspecific differences in specific leaf-area to the growth of selected herbaceous species from different altitudes. **New Phytologist**, v.95, n.2, p.313-323, 1983. doi: 10.1111/j.1469-8137.1983.tb03498.x.

WOODWARD, F.I.; FOGG, G.E.; HEBER, U. The impact of low-temperatures in controlling the geographical-distribution of plants. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v.326, n.1237, p.585-593, 1990. doi: 10.1098/rstb.1990.0033.