

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

FABIANO CAPRINI VOLPONI

DIVERGÊNCIA FUNCIONAL ENTRE POPULAÇÕES DE *Protium icicariba*  
(BURSERACEAE) EM ECOSISTEMA DE RESTINGA: EVIDÊNCIAS PARA  
OCORRÊNCIA DE ESPECIAÇÃO ECOLÓGICA

VITÓRIA - ES

2022

FABIANO CAPRINI VOLPONI

**DIVERGÊNCIA FUNCIONAL ENTRE POPULAÇÕES DE *Protium icicariba*  
(BURSERACEAE) EM ECOSSISTEMA DE RESTINGA: EVIDÊNCIAS PARA  
OCORRÊNCIA DE ESPECIAÇÃO ECOLÓGICA**

Tese de Doutorado 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 Doutor em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecofisiologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte

VITÓRIA - ES

2022

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

---

V931d Volponi, Fabiano Caprini, 1988-  
DIVERGÊNCIA FUNCIONAL ENTRE POPULAÇÕES DE  
Protium icicariba (BURSERACEAE) EM ECOSSISTEMA DE  
RESTINGA: EVIDÊNCIAS PARA OCORRÊNCIA DE  
ESPECIAÇÃO ECOLÓGICA / Fabiano Caprini Volponi. - 2022.  
68 f. : il.

Orientador: Paulo Cezar Cavatte.

Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais.

1. Restingas. 2. Evolução (Biologia). 3. Ecofisiologia vegetal. 4. Fenologia vegetal. 5. Plantas - Anatomia. 6. Plantas de restingas. I. Cavatte, Paulo Cezar. II. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. III. Título.

CDU: 57

---

**DIVERGÊNCIA FUNCIONAL ENTRE POPULAÇÕES DE *Protium icicariba*  
(BURSERACEAE) EM ECOSSISTEMA DE RESTINGA: EVIDÊNCIAS PARA  
OCORRÊNCIA DE ESPECIAÇÃO ECOLÓGICA**

**FABIANO CAPRINI VOLPONI**

Tese de Doutorado 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/Doutor em Biologia Vegetal na área de concentração Fisiologia Vegetal.

Aprovada em 30 de setembro de 2022.

**Comissão Examinadora:**

**Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte - UFES**  
Orientador e Presidente da Comissão

**Prof. Dr. Elias Terra Werner - UFES**  
Examinador Interno

**Prof. Dr. Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol - UFES**  
Examinador Interno

**Prof. Dr. Mário Luís Garbin - UFES**  
Examinador Externo

**Prof. Dr. Josimar Aleixo da Silva - INCAPER**  
Examinador Externo



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO

**PROTOCOLO DE ASSINATURA**



O documento acima foi assinado digitalmente com senha eletrônica através do Protocolo Web, conforme Portaria UFES nº 1.269 de 30/08/2018, por  
GERALDO ROGERIO FAUSTINI CUZZUOL - SIAPE 1173398  
Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal  
Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal - PPGCBV/CCHN  
Em 30/09/2022 às 10:20

Para verificar as assinaturas e visualizar o documento original acesse o link:  
<https://api.lepisma.ufes.br/arquivos-assinados/572774?tipoArquivo=O>



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO

**PROTOCOLO DE ASSINATURA**



O documento acima foi assinado digitalmente com senha eletrônica através do Protocolo Web, conforme Portaria UFES nº 1.269 de 30/08/2018, por  
ELIAS TERRA WERNER - SIAPE 2864694  
Departamento de Biologia - DB/CCENS  
Em 11/10/2022 às 14:04

Para verificar as assinaturas e visualizar o documento original acesse o link:  
<https://api.lepisma.ufes.br/arquivos-assinados/581287?tipoArquivo=O>



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO

**PROTOCOLO DE ASSINATURA**



O documento acima foi assinado digitalmente com senha eletrônica através do Protocolo Web, conforme Portaria UFES nº 1.269 de 30/08/2018, por  
MARIO LUIS GARBIN - SIAPE 1575088  
Departamento de Biologia - DB/CCENS  
Em 20/10/2022 às 17:47

Para verificar as assinaturas e visualizar o documento original acesse o link:  
<https://api.lepisma.ufes.br/arquivos-assinados/588175?tipoArquivo=O>



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO

**PROTOCOLO DE ASSINATURA**



O documento acima foi assinado digitalmente com senha eletrônica através do Protocolo Web, conforme Portaria UFES nº 1.269 de 30/08/2018, por  
PAULO CEZAR CAVATTE - SIAPE 1770353  
Departamento de Biologia - DB/CCENS  
Em 11/10/2022 às 18:05

Para verificar as assinaturas e visualizar o documento original acesse o link:  
<https://api.lepisma.ufes.br/arquivos-assinados/581677?tipoArquivo=O>

**“Um dia sem amor é um dia perdido”  
Sêneca**

## **AGRADECIMENTOS**

A Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelas oportunidades e amparos básicos desde a minha graduação.

Ao Instituto de Meio Ambiente e Recursos Hídricos (IEMA) e ao Parque Estadual Paulo Cesar Vinha (PEPCV) pelo apoio necessário ao desenvolvimento do projeto.

A Paulo Cesar Vinha por lutar e dedicar sua vida a preservação ambiental.

Ao professor orientador Dr. Paulo Cezar Cavatte pelo acolhimento, conselhos e orientações.

A todos os demais professores, formais ou não, que foram essenciais para meu crescimento profissional e humano.

Aos meus pais, Laucimar e Maria do Carmo, pelo amor incondicional.

Aos meus irmãos, Fábio, Fernando e Fabrício, pelo carinho e amizade.

À Luana, minha namorada, pelo apoio, carinho e amor.

Aos meus amigos por todo apoio e carinho.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Vista aérea do Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, Guarapari, Espírito Santo.....	26
Figura 2: Indivíduos e ramos de <i>P. Icicariba</i> . a - Indivíduo arbustivo; b - Indivíduo arbóreo; c - Formação arbustiva e florestal; d - Ramo de indivíduo arbustivo; e - Ramo de indivíduo arbóreo; f - Inflorescência e frutificação.....	29
Figura 3: Área de estudo no Parque Estadual Paulo Cesar Vinha (PEPCV) e sua localização nos mapas do Município de Guarapari, Estado do Espírito Santo, Brasil. Indivíduos de <i>P. icicariba</i> na formação arbustiva aberta não inundável são representados por esferas vermelhas. Indivíduos de <i>P. icicariba</i> na formação florestal periodicamente inundável são representados por esferas azuis. ....	31
Figura 4: Indivíduos e ramos de <i>P. Icicariba</i> . a e b - Indivíduo da população arbustiva; c e e - indivíduo da população florestal; d – floresta periodicamente inundável.....	33
Figura 5: Método de germinação em jardim comum. Em cada formação vegetal são estabelecidos quatro sítios de germinação: 1,2,3 e 4. Dois envelopes são enterrados em cada sítio: um contendo 30 sementes de indivíduos nativos de <i>P. icicariba</i> (SA=envelope com sementes arbustivas, SF= envelope com sementes florestais) e um envelope contendo sementes de indivíduos imigrantes.....	37
Figura 6: Método experimental de transplante de mudas. Para cada formação arbustiva ou florestal são criados quatro sítios de plantio: 1,2,3 e 4. Em cada local foram replantadas 5 mudas arbustivas (SS) e 5 mudas florestais (FS) de <i>P. icicariba</i> . As mudas foram orientadas de forma circular e aos pares. ....	38
Figura 7: Temperatura e precipitação em Vila Velha-ES (julho de 2018 a junho de 2021, INMET, 2022). ....	39
Figura 8: a, c, e - Indivíduo de <i>P. icicariba</i> arbustivo. b, d, f - Indivíduo de <i>P. icicariba</i> florestal. Impressões epidérmicas a-b. Seções transversais da área internervural da folha c-d. Seções transversais do ramo e-f. Complexo estomático (cp), cutícula (ct), elemento de vaso (v), epiderme (ep), fibras (fi), parênquima paliçado (pp), parênquima esponjoso (pe), raio unisseriado (ru). Escala: a-b = 10 µm; c-f = 40 µm. ....	42
Figura 9: Análise de componentes principais para características morfológicas e anatômicas de duas populações de <i>P. icicariba</i> , arbustiva (círculos amarelos) e	

florestal (círculos verdes). A = altura, AF= área foliar, AFE = área foliar específica, FF = folíolos por folha, DC = diâmetro do caule, DM = densidade da madeira, EF = espessura foliar, FV = frequência de vasos, DV = diâmetro de vasos, FE = frequência estomática, DE = diâmetro estomático, CAD = cutícula adaxial, CAB = cutícula abaxial, EAD = epiderme adaxial, EAB = epiderme abaxial, PP = parênquima paliçádico, PE = parênquima esponjoso.....	43
Figura 10: Índice de atividade reprodutiva de duas populações de <i>P. icicariba</i> distribuídas em formação arbustiva e florestal do Parque estadual Paulo Cesar Vinha, Guarapari – ES. PA = população da formação arbustiva e PF = população da formação florestal.....	44
Figura 11: A e B - Germinação; C e D - Emissão de novas folhas; E e F - Sobrevivência de mudas de <i>P. Icicariba</i> na formação arbustiva e florestal. A linha contínua representa sementes oriundas da população arbustiva e as linhas tracejadas sementes provenientes da população florestal. As letras comparam as médias dos indivíduos de cada população, teste de Tukey ou Kruskal-Wallis ( $P \leq 0,05$ ).....	46

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Análise de solo em formações arbustiva e florestal no Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, Guarapari-ES.....	40
Tabela 2: Análises comparativas de atributos morfológicos entre duas populações de <i>P.icicariba</i> ocorrentes em formação arbustiva aberta não inundável e formação florestal periodicamente inundável de restinga. ....	41
Tabela 3: Análises comparativas de atributos anatômicos entre duas populações de <i>P.icicariba</i> ocorrentes em formação arbustiva aberta não inundável e formação florestal periodicamente inundável de restinga. ....	41

## RESUMO

Restingas são ecossistemas que reúnem alguns atributos importantes para a ocorrência de especiação ecológica. Trata-se de um conjunto de fitofisionomias costeiras da Mata Atlântica que apresentam ambientes multivariados em reduzidos intervalos espaciais. Nesse contexto, investigamos respostas de duas populações de *Protium icicariba*, distribuídas parapatricamente, em dois ambientes contrastantes. Nosso objetivo foi determinar se características morfológicas, anatômicas e fisiológicas estão relacionadas à adaptação local das populações. A partir daí, avaliamos a existência de pressupostos para a ocorrência de especiação ecológica. Descobrimos que indivíduos ocorrentes na formação florestal são mais altos e possuem maior área foliar, devido, entre outras variáveis, à maior disponibilidade de água e nutrientes no solo. A população arbustiva, por outro lado, apresenta indivíduos com maior densidade da madeira, folhas menores e mais espessas. Características que provavelmente são induzidas pelo solo arenoso, profundo e oligotrófico. A fase reprodutiva da população arbustiva é precoce em relação à população florestal, culminando em certa assincronia entre elas. Tanto a germinação quanto o desenvolvimento inicial de mudas, apresentaram melhor desempenho quando sementes e mudas foram cultivadas em seus ambientes de origem. De fato, os resultados corroboram com as condições mínimas para o desenvolvimento da especiação ecológica entre populações de *P. icicariba* e abrem caminho para novos estudos que consolidem essas premissas.

**Palavras-chave:** Anatomia • fenologia reprodutiva • germinação • jardim comum • morfologia

## ABSTRACT

*Restinga* sandbanks are ecosystems that bring together some important attributes for the occurrence of ecological speciation. It is a set of coastal phytophysionomies of the Atlantic Forest that present multivariate environments in reduced spatial intervals. In this context, we investigated responses of two populations of *Protium icicariba*, distributed parapatrically, in two contrasting environments. Our objective was to determine whether morphological, anatomical and physiological characteristics are related to the local adaptation of populations. From there, we evaluated the existence of assumptions for the occurrence of ecological speciation. We found that individuals occurring in the forest formation are taller and have greater leaf area, mainly due to the greater availability of water and nutrients in the soil. The shrub population, on the other hand, presents individuals with higher wood density, smaller and thicker leaves. Characteristics that are probably induced by sandy, deep and oligotrophic soil. The reproductive phase of the shrub population is precocious in relation to the forest population, culminating in a certain asynchrony between them. Both germination and initial seedling development performed better when seeds and seedlings were grown in their origin environments. In fact, the results corroborate the minimum conditions for the development of ecological speciation among *P. icicariba* populations and they open the way for new studies to consolidate these assumptions.

**Keywords:** Anatomy • reproductive phenology • germination • common garden • morphology

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO .....	17
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	20
2.1 Especiação ecológica .....	20
2.2 Vegetação de Restinga.....	24
2.3 <i>Protium icicariba</i> (DC.) Marchand (Burseraceae) .....	27
3 OBJETIVO GERAL .....	30
4 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	30
5 MATERIAIS E MÉTODOS .....	30
5.1 Área de estudo.....	30
5.2 Dados climáticos e Análise de solo.....	32
5.3 Determinação das populações amostrais, altura e circunferência do caule .....	33
5.4 Análises morfológicas e anatômicas.....	34
5.5 Fenologia reprodutiva .....	35
5.6 Germinação .....	36
5.7 Sobrevivência e emissão de novas folhas .....	37
5.8 Análises estatísticas .....	38
6 RESULTADOS.....	39
6.1 Análise de solo.....	39
6.2 Variáveis morfológicas e anatômicas.....	40
6.3 Fenologia reprodutiva .....	43
6.4 Germinação e sobrevivência.....	44
7 DISCUSSÃO .....	46
7.1 Respostas morfológicas e anatômicas .....	46
7.2 Fenologia reprodutiva .....	50
7.3 Desempenho dos imigrantes .....	52
8 CONCLUSÕES .....	54
9 REFERÊNCIAS.....	55

## 1 INTRODUÇÃO

Dentre os mecanismos evolutivos conhecidos, a especiação ecológica ocupa uma posição relevante na busca permanente para explicar como as espécies evoluem (NOSIL, 2012). Para que esse modelo de especiação se desenvolva, deve ocorrer a evolução do isolamento reprodutivo entre populações ou subconjuntos de uma única população por adaptação a diferentes ambientes (SCHLUTER, 2000). Entre os ambientes, a seleção natural deve ser divergente, fixando diferentes alelos vantajosos em um local e desvantajosos no outro (SCHLUTER, 2009). Isso pode acontecer mesmo entre populações contínuas e com fluxo gênico. A partir do momento que fenótipos são selecionados pelo ambiente, sugere-se que exista uma base genética comum entre a seleção dos fenótipos e genes envolvidos na evolução do isolamento reprodutivo (SCHLUTER, 2009). Apesar do modelo de especiação ecológica ser bem explorado, existem poucos estudos sobre o real impacto da indução ambiental e da plasticidade na evolução (GILBERT e EPEL, 2009; DEWITT e SCHEINER, 2004), principalmente das espécies arbóreas (LEIGH et al., 2004; STACY et al., 2017). Nesse sentido, os ecossistemas de restinga (Bioma Mata Atlântica), por apresentarem condições ambientais contrastantes, mesmo em uma pequena escala espacial, despontam como um importante laboratório natural para pesquisas relacionadas a especiação ecológica.

Entre os mecanismos geradores de isolamento reprodutivo, considera-se que diferenças de aptidão associadas ao habitat são uma possibilidade, conhecida como inviabilidade do imigrante (RUNDLE e NOSIL, 2005). Mesmo que populações ou subpopulações adaptadas a ambientes contrastantes sejam capazes de intercruzar e migrar para regiões de forças seletivas opostas, a reprodução não será aleatória entre elas. Os indivíduos distribuídos em determinado local devem cruzar com maior frequência de forma intrapopulacional comparado a um modelo interpopulacional. Isso porque, os indivíduos migrantes sobrevivem a menores taxas ou apresentam desempenho inferior aos indivíduos nativos, o que aumenta as possibilidades de cruzamentos entre fenótipos e genótipos locais. Além disso, os fenótipos induzidos por ambientes contrastantes podem gerar assincronia entre os períodos reprodutivos das populações. Dessa forma, o fluxo gênico pode ser interrompido

total ou parcialmente se as populações apresentarem um período de floração não equivalente (PFENNIG et al., 2010). O tempo de floração é frequentemente acelerado ou atrasado quando um determinado genótipo é cultivado em solos com diferentes disponibilidades de água e nutrientes (LEVIN, 2009). A espécie *Mimulus guttatus* (Phrymaceae), por exemplo, que se estabelece no litoral e no interior da América do Norte, apresenta períodos de floração diferentes. Fato que se deve principalmente à diferença na disponibilidade de água entre os locais de ocorrência (LOWRY et al., 2008).

De maneira geral, estudos demonstram que a indução ambiental é o principal fator que produz divergência entre as plantas (FITZPATRICK, 2012). Em um estudo clássico, realizado no Havai, verificou-se que duas variedades da espécie *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae), incana e glaberrima, ocorrem em diferentes fluxos de lava vulcânica, novos e antigos (STEMMERMANN, 1983). Nos fluxos de lava mais recentes, o substrato apresenta menor disponibilidade de nitrogênio e umidade no solo, quando comparado aos fluxos mais antigos (BURTON e MUELLER-DOMBOIS, 1984; MCDANIEL e OSTERTAG, 2010). As respostas das variedades às condições edáficas parecem representar um estágio inicial de especiação ecológica (STACY et al., 2017). Pois, existem adaptações diferenciais em mudas de incana e glaberrima submetidas a diferentes disponibilidades de luz e nitrogênio. Sob maior irradiância, incana apresenta maior área foliar e massa seca total, porém, glaberrima exibe maior número de folhas em maiores concentrações de nitrogênio (MORRISON e STACY, 2014). A capacidade germinativa e o estabelecimento de plântulas também podem indicar adaptação local entre populações de *Metrosideros polymorpha* (BARTON et al., 2020). Nesse caso, sementes e plântulas oriundas de populações que ocupam regiões secas, apresentaram altas taxas de germinação e sobrevivência nas diferentes escalas de umidade. Contudo, sementes e plântulas de populações que ocupam regiões úmidas, apresentaram, respectivamente, menores taxas de germinação e sobrevivência em condições de estresse hídrico.

Notavelmente, ambientes heterogêneos são capazes de gerar forças disruptivas e, conseqüentemente, causar divergências intrapopulacionais (NOSIL, 2012). Nesse contexto, figura o Bioma Mata Atlântica, composto por ecossistemas variados e classificado como *hotspot* mundial (FUNDAÇÃO SOS

MATA ATLÂNTICA; INPE, 2021). Em seu mosaico de ecossistemas, destaca-se as restingas, regiões onde a vegetação experimenta ambientes consideravelmente heterogêneos (Araújo e Henriques 1984; Pereira, 2003). Trata-se de áreas que reúnem características pouco comuns em escala espacial muito reduzida (LOURENÇO et al. 2020). Formam um conjunto de fitofisionomias distintas, influenciadas principalmente pelas variações no nível do lençol freático e composição físico-químicas do solo (MAGNAGO et al., 2013; LOURENÇO et al., 2021). São constituídas por formações vegetais herbáceas, arbustivas e florestais que, ainda, podem ser diferenciadas de acordo com a influência de inundações e sua composição florística (PEREIRA, 2003; MAGNAGO et al., 2013). Na formação florestal periodicamente inundável, por exemplo, existem indivíduos de porte arbóreo colonizando solo raso, úmido, ácido, rico em matéria orgânica, e com maiores concentrações de nutrientes (LOURENÇO et al., 2021). Em contraste, a formação arbustiva aberta não inundável, mesmo adjacente a formações florestais, apresenta solo profundo, substancialmente arenoso, pobre em nutrientes, e que apresenta uma vegetação arbustiva distribuída em moitas (CEPEMAR, 2007). Mesmo assim, em ambas as formações, existem populações vegetais com distribuição ampla ou restrita. Sendo que, entre as espécies com distribuição ampla, *Protium icicariba* (DC.) Marchand var. *icicariba* (Burseraceae) é uma das mais abrangentes (LOURENÇO et al., 2020).

Conhecida como almécega ou almesca, *P. icicariba* é descrita como espécie arbórea, dióica, endêmica do Brasil, tendo ocorrências confirmadas nos Estados da Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro (DALY, 2016). Uma característica marcante dos indivíduos dessa espécie é a alta capacidade de exsudar resinas aromáticas e voláteis, usadas, dentre outras finalidades, como repelente de insetos e na medicina tradicional (RÜDIGER et al., 2007). Sua síndrome de polinização ocorre essencialmente por entomofilia (MATALLANA et al., 2005) e, a dispersão das sementes é principalmente zoocórica (PEREIRA et al., 2020). É frequentemente apontada como uma das espécies mais importantes nas comunidades de restinga do Espírito Santo (FERREIRA et al., 2010; FERREIRA E SILVA, 2014; LOURENÇO et al., 2020). De acordo com Kurtz et al. (2013), *P. icicariba* pode habitar tanto áreas abertas não inundáveis, quanto áreas periodicamente inundáveis. Tal capacidade adaptativa sugere que essa espécie seja considerada de hábito generalista.

Tendo em vista as impressionantes características ambientais de restinga e a distribuição espacial da espécie *P. icicariba*, nossos objetivos foram: (i) comparar químicamente os solos da formação florestal periodicamente inundável e da formação arbustiva aberta não inundável; (ii) investigar se populações de *P. icicariba*, distribuídas nas duas formações, apresentam divergências funcionais nas características morfológicas e anatômicas em folhas e ramos; (iii) analisar a sincronia entre fenofases reprodutivas das populações e, por meio de análises de germinação e desenvolvimento inicial de mudas, verificar a viabilidade de imigrantes entre as formações vegetais. Não é nossa intenção apresentar um exemplo claro de especiação ecológica. Mas, devido à escassez de evidências empíricas (RICHARDS et al., 2019; LEVIS e PFENNIG, 2020; PARSONS et al., 2020), demonstrar que divergências específicas podem estar relacionadas a adaptação local de populações que experimentam ambientes contrastantes. Nossas hipóteses são: (I) a formação florestal, em relação a arbustiva, além de maior disponibilidade de luz e menor profundidade do lençol freático, possui uma maior concentração de nutrientes; (II) as respostas morfológicas e anatômicas adaptativas serão associadas principalmente com as diferenças nas concentrações de nutrientes e disponibilidade hídrica do solo de cada formação; (III) haverá assincronia entre fenofases reprodutivas e desempenho sub-ótimo no desenvolvimento e sobrevivência dos imigrantes.

## **2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

### **2.1 Especiação ecológica**

Desde a grande contribuição de Darwin e Wallace, ao descreverem a ação da seleção natural na formação de novas espécies, a ciência vem experimentando diversos mecanismos para explicar como e porque as espécies divergem-se. A maioria das novas espécies devem surgir pela ação da seleção natural e, seus mecanismos podem ser classificados em duas categorias mais abrangentes: especiação ecológica e por ordem de mutação. Essa última pode ser definida pelo desenvolvimento do isolamento reprodutivo a partir da fixação de diferentes mutações entre populações que experimentam ambientes com pressões de seleção semelhantes (MANI e CLARKE, 1990). Por outro lado, a especiação ecológica deve ocorrer quando há evolução do isolamento reprodutivo entre populações ou subconjuntos da mesma população adaptadas

a ambientes diferentes, onde as pressões seletivas são divergentes (SCHLUTER, 2000, 2009). A velocidade em que cada mecanismo se desenvolve não difere pelo motivo de serem ambos direcionados por seleção natural, mas se existir fluxo gênico, a especiação por ordem de mutação é menos provável pelo fato da mutação favorecida em um ambiente também ser favorável no ambiente oposto (KONDRASHOV, 2003). Em contrapartida, a especiação de ordem ecológica tem mais chances de ocorrer mesmo na presença de fluxo gênico (SCHLUTER, 2009).

West-Eberhard (1989, 2003) propôs que a especiação ecológica pode acontecer de maneira relativamente rápida quando existe plasticidade fenotípica entre os fenótipos e os ambientes. Primeiro, os fenótipos alternativos fixam-se diferentemente entre populações ou subpopulações que se adaptam a ambientes contrastantes. A partir do momento em que fenótipos são selecionados, sugere-se que exista uma base genética comum entre a seleção dos fenótipos e genes envolvidos na evolução do isolamento reprodutivo (SCHLUTER, 2009). Então, o isolamento reprodutivo evolui como subproduto da divergência adaptativa (WEST-EBERHARD, 2003). A plasticidade fenotípica é o gatilho inicial para o desenvolvimento da especiação ecológica. Trata-se da capacidade de um único genótipo expressar diferentes características a depender das condições ambientais, ou seja, o organismo é capaz de responder as pressões impostas pelo meio (PFENNIG et al., 2010). Pode incluir plasticidade de desenvolvimento, aclimatação fisiológica ou flexibilidade comportamental.

São considerados dois tipos de plasticidade: a adaptativa e a não adaptativa. No modelo de West-Eberhard (1989, 2003), a plasticidade adaptativa permite que uma população colonize e persista em um novo ambiente, continuamente exposta à seleção divergente. A permanência no ambiente pode iniciar a seleção de características e causar ou não a especiação ecológica. Já a plasticidade não adaptativa limita a permanência de indivíduos de outras populações no novo ambiente, potencializando a ação da seleção divergente (FITZPATRICK, 2012). Ou seja, a população imigrante apresenta desenvolvimento sub-ótimo ou plasticidade ruidosa (VIA, 2017). Suas características não alcançam um estado ótimo local, acentuando a ação da seleção natural. Portanto, deve existir algum limite para que a plasticidade

adaptativa permita a ação da seleção divergente entre ambientes. Se todos os indivíduos puderem expressar fenótipos ótimos em qualquer local que se encontrem, a plasticidade adaptativa pode neutralizar a divergência genética e evitar a especiação (FITZPATRICK, 2012). Certo, é que atualmente dispomos de evidências graças aos experimentos de transplante recíproco. Eles sugerem que fenótipos induzidos por ambientes contrastantes são suficientemente adequados e persistentes para deixar uma assinatura na evolução adaptativa (RADERSMA et al., 2020). Há evidências, não por acaso, que confirmam alinhamentos entre respostas plásticas induzidas por novos ambientes e as principais variações genéticas responsáveis pela adaptação (NOBLE et al., 2019). Se uma população continuar sob seleção disruptiva por muito tempo, pode desencadear evolução do isolamento reprodutivo por efeito pleiotrópico, ou seja, a existência de uma ligação entre os loci gênicos selecionados pelo ambiente e aqueles responsáveis pelo processo reprodutivo (GAVRILETS, 2003).

Considera-se que diferenças de aptidão associadas ao habitat, por si mesmas, são uma fonte de isolamento reprodutivo, conhecida como inviabilidade do imigrante (RUNDLE e NOSIL, 2005). Mesmo que populações ou subpopulações adaptadas a ambientes diferentes sejam capazes de reproduzir entre si e migrar para os habitats opostos, a reprodução não será aleatória entre elas. Os indivíduos locais tendem a cruzar com maior frequência de forma intrapopulacional e com menor frequência de maneira interpopulacional. Isso porque, os indivíduos que migram sobrevivem em menores taxas ou apresentam desempenho inferior ao dos indivíduos nativos. Isso aumenta as possibilidades de cruzamentos entre fenótipos e genótipos locais. Além disso, os fenótipos induzidos por ambientes contrastantes, podem desencadear assincronias entre os períodos reprodutivos das populações (PFENNIG et al., 2010). Nesse caso, o fluxo gênico pode ser interrompido total ou parcialmente se as populações apresentarem um período de floração não equivalente. O tempo de floração é frequentemente acelerado ou atrasado quando um determinado genótipo é cultivado em substratos diferentes (LEVIN, 2009). Gramíneas e flores que colonizam solos contaminados ao redor das minas de extração mineral no Reino Unido, demonstram mudanças ambientalmente induzidas no período de floração (ANTONOVICS, 2006). A população de *Anthoxanthum odoratum*, que coloniza

o interior de minas desativadas, é submetida a altas concentrações de zinco e chumbo. A poucos metros, fora dos limites da mina, existe uma população praticamente contínua da mesma espécie, mas que habita solos descontaminados. Em geral a população no interior da mina apresenta período de floração precoce o suficiente para gerar assincronia reprodutiva entre as populações e conseqüentemente certo grau de isolamento reprodutivo. Todo esse processo ocorrendo em menos de 40 anos de seleção divergente (ANTONOVICS, 2006). Esse tipo de evento também é bem documentado entre variedades da espécie herbácea *Mimulus guttatus* (HALL e WILLIS, 2006). Populações que habitam o interior do continente no estado do Oregon, Estados Unidos, são adaptadas ao clima sazonal com períodos secos, apresentando ciclos de vida anuais. Em contraste, as populações litorâneas são perenes e experimentam condições de maior umidade no solo. Mesmo cultivadas em situações de jardim comum, exibem assincronias entre períodos reprodutivos, sendo a variedade anual aquela mais precoce para o evento de floração.

Alguns estudos tem revelado que a variação ambiental também é um importante fator de divergência entre espécies arbóreas. No Havai, as variedades da espécie *Metrosideros polymorpha*, *incana* e *glaberrima*, ocorrem em fluxos de lava novos e antigos, respectivamente e, parecem representar um estágio inicial de especiação ecológica (STACY et al., 2017). As variedades exibem significativa diferenciação morfológica e ecológica consistente com a adaptação a fluxos de lava novos e antigos. Análises moleculares e de fertilidade sugeriram relação entre incompatibilidades genéticas das variedades e a redução da fertilidade feminina e masculina dos híbridos. Os dados sugerem isolamento reprodutivo parcial devido a seleção disruptiva, mesmo entre populações hibridizantes de arbóreas. As mesmas variedades exibem adaptações diferenciais quando suas mudas são submetidas a diferentes disponibilidades de luz e nitrogênio (MORRISON e STACY, 2014). Em tratamentos de maior intensidade luminosa, *incana* exibe maior taxa de sobrevivência e ganho de massa, coerente com a ocupação de zonas de sucessão inicial. Em contraste, as mudas de *glaberrima* sobreviveram mais em condições de pouca luz, consistente com sua distribuição em sucessão tardia. Somente *glaberrima* parece ser limitada por concentração de nitrogênio, enquanto *incana* estaria adaptada a solos recentes com pouco nitrogênio

disponível. As variedades apresentam variações adaptativas no tamanho da folha e pigmentação (DAWSON e STEMMERMANN, 1999), e também na retenção de água (STEMMERMANN, 1983).

A taxa de germinação e o desenvolvimento inicial de plantas pode ser diferencial quando sementes ou mudas são submetidas a condições ambientais contrastantes aos seus locais de origem. O que demonstra menor viabilidade dos imigrantes, evidenciados em estudos de transplante recíproco e jardim comum (KAWECKI e EBERT, 2004; BLANQUART et al., 2013). Barton et al. (2020), por exemplo, observaram variação significativa entre populações *M. polymorpha* quando a germinação de sementes era quantificada entre variedades e ambientes secos ou úmidos no Havai. Populações de locais úmidos apresentaram taxas de germinação menores em locais de umidade reduzida, enquanto populações de locais historicamente secos germinaram bem em todos os locais. As mudas também devem ter um pior desempenho quando cultivadas em outros ambientes com limitações de recursos, como o déficit hídrico (CHOAT et al., 2012; BARTON et al., 2020). Tanto em experimentos de campo quanto em casa de vegetação, mudas de *M. polymorpha* provenientes de populações que habitam solos úmidos, sobreviveram menos dias sem água do que as populações de locais historicamente secos (BARTON et al., 2020).

## 2.2 Vegetação de Restinga

A Mata Atlântica é um bioma que se estende por quase todo litoral brasileiro. Em grande parte de sua distribuição, são encontradas planícies litorâneas compostas predominantemente por solos arenosos e que abrigam complexos de vegetação muito heterogêneos conhecidos como restingas. Mas devido sua localização geográfica, são ecossistemas que perdem considerável porção de área anualmente (DA SILVA et al., 2018; FOLHARINI et al., 2020). Mesmo sendo áreas protegidas por lei, pois são nessas regiões que se concentram a maior parte da população brasileira. Originalmente, as restingas se distribuem por quase toda a costa brasileira, sendo interrompidas em alguns trechos pela foz de rios, por costões rochosos e manguezais (FERREIRA e SILVA, 2014). No Espírito Santo a vegetação de restinga encontra-se extremamente fragmentada (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INPE,

2021). Seus principais remanescentes estão localizados em unidades de conservação como o Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, localizado no interior da Área de Proteção Ambiental de Setiba (Guarapari), o Parque Municipal de Jacarenema (Vila Velha); a Área de Proteção Ambiental de Guanandy (Itapemirim); a Reserva Biológica de Comboios (Linhares); a Área de Proteção Ambiental de Conceição da Barra e o Parque Estadual de Itaúnas (Conceição da Barra).

Os ecossistemas de restingas foram formados durante o período quaternário, mais precisamente durante as épocas do pleistoceno e holoceno (SUGUIO et al., 1985; PEREIRA, 2003). Nesse período houve a deposição de areia em algumas áreas e o surgimento de depressões entre elas (MARTIN et al., 1997). As espécies vegetais que se estabeleceram nas regiões mais baixas, lidaram com condições limitantes pela ocorrência de solos com maior concentração de alumínio, pH ácido e elevada salinidade, além da deficiência em drenagem e inundações periódicas (MAGNAGO et al., 2013; LOURENÇO et al., 2021). Por outro lado, a vegetação que ocupou as zonas arenosas encontrou solos mais profundos, com baixa retenção de água e pobres em nutrientes (MAGNAGO et al., 2010; LOURENÇO et al., 2021).

As variações na formação do relevo das restingas em combinação com sua flora adaptativa culminou na formação de fitofisionomias multivariadas (Figura 1). Um dos primeiros trabalhos a classificar tal heterogeneidade foi Ule (1901) que, analisando a restinga de Cabo Frio-RJ, identificou e denominou entre outras formações, restinga de Ericacea, restinga de Myrtacea, restinga de Clusia, comunidades halófilas e matas de restinga. Araújo e Henriques (1984), classificaram 11 formações vegetais nas restingas do Rio de Janeiro, sendo elas: halófila psamófila reptante, dunas, pós-praia, palmae, aberta de Clusia, mata seca, arbustiva fechada inundável, aberta de Ericaceae, floresta periodicamente inundável, brejo herbáceo e floresta permanentemente inundável. No sul do país Waechter (1985) usou outro tipo de classificação, utilizando os termos como vegetações pioneiras, campestres, savânica e florestal, sugerindo “zonações” ambientais. Porém, tanta variedade de classificações, dificultaram a padronização nomenclatural das restingas, por levarem em consideração grupos vegetais predominantes, que podem variar naturalmente entre regiões ou devido a terminologias regionais. Por esse motivo, Pereira (2003), revisado por

Magnago et al. (2011), com objetivo de padronizar as classificações, mantiveram o número de fitofisionomias de Araújo e Henriques (1984). Porém, alteraram as terminologias e relacionaram-nas, principalmente, a influência do lençol freático e as características fisionômicas. As formações florestais, por exemplo, podem ser não inundáveis, periodicamente inundáveis ou permanentemente inundáveis. As formações arbustivas, além de serem classificadas em relação aos episódios de inundação, são diferenciadas em abertas ou fechadas, de acordo com seu adensamento.



Figura 1: Vista aérea do Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, Guarapari, Espírito Santo.

Nos solos alagados ou constantemente inundáveis, os padrões estruturais e florísticos exibem predominância de uma ou poucas espécies, o que torna a diversidade local baixa (KURTZ et al., 2013). Essa característica foi evidenciada por Magnago (2013) em uma floresta de restinga no município de Vila Velha - ES, onde as zonas florestais exibem um efeito de gradiente em diversidade, diminuindo à medida que se avança da zona não inundável para as zonas inundável ou inundada. No Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, Lourenço et al (2020) observaram a mesma mudança em diversidade de arbóreas para condições semelhantes. Segundo os autores, as inundações exercem uma filtragem ambiental mais acentuada na diversidade taxonômica das comunidades. Nesse sentido, a floresta periodicamente inundável, possui uma

menor riqueza de espécies em relação a floresta não inundável. Apenas seis espécies ocorrem em todo o gradiente de umidade: *Emmotum nitens*, *Protium icicariba*, *Pseudobombax grandiflora*, *Tapirira guianensis*, *Aspidosperma pyricollum* e *Cynophalla flexuosa*, sendo a família Myrtaceae aquela mais representativa com um total de 17 espécies.

Nas restingas, existem também algumas formações não inundáveis caracterizadas por ilhas de vegetação circundadas por espaços desnudos de areia, onde as plantas estão sujeitas a alta incidência de luz solar, salinidade, solo oligotrófico e pouca disponibilidade hídrica (CORREIA et al., 2010). Esse tipo de formação é conhecida popularmente como aberta de *Clusia*, visto que frequentemente a espécie *Clusia hilariana* Schlttdl. (Clusiaceae) é o arbusto central das moitas, facilitando o estabelecimento de outras espécies (DIAS e SCARANO, 2007). É possível observar moitas em que *C. hilariana* não é o indivíduo dominante. Isso ocorre devido ao fato de outra espécie estabelecer-se inicialmente na área aberta ou em virtude da morte do indivíduo *Clusia* sp. dominante, permitindo o desenvolvimento de outra espécie (CORREIA et al., 2010). No estudo de Pimentel et al. (2007), no Rio de Janeiro, *C. hilariana* e *P. icicariba* são co-dominantes na vegetação, sendo que a grande maioria das moitas que não são dominadas por *C. hilariana* apresentam predominância de *P. icicariba*.

### 2.3 *Protium icicariba* (DC.) Marchand (Burseraceae)

Burseraceae é uma das famílias vegetais mais estudadas, sendo sugerido que espécies desse grupo sejam utilizadas como organismos modelo em pesquisas relacionadas com a diversificação das plantas (DALY et al., 2022; DALY et al. 2012a, 2012b). A família provavelmente teve origem no hemisfério norte e dispersou-se para o sul durante as mudanças climáticas na época do Oligoceno (WEEKS et al., 2014). Dentre os grupos resultantes da grande irradiação adaptativa de Burseraceae ao longo do continente americano, o gênero *Protium* se destaca devido sua característica de dispersão por ornitocoria (FINE et al. 2014). Em trabalhos recentes, por exemplo, o gênero é apontado como um dos mais abundantes nas formações de restingas brasileiras (DALY et al., 2022). Nas formações arbustivas de restinga do Rio de Janeiro e Espírito

Santo, a espécie *Protium icicariba* alcançou o segundo maior valor de importância. (ROSADO e MATTOS, 2017; KUSTER et al. 2019). Além disso, entre as espécies de ampla distribuição ao longo de um gradiente edáfico de floresta de restinga no Espírito Santo, *P. icicariba* foi uma das mais abundantes (LOURENÇO et al., 2020).

Conhecida como almécega ou almesca, *P. icicariba* é uma espécie que pode ser encontrada em forma de arbusto ou árvore (Figura 2a, 2b), dependendo do local de ocorrência. Em alguns casos pode chegar até 14 metros de altura (DALY, 2014). Uma característica marcante dos indivíduos dessa espécie é a alta capacidade de exsudar resinas aromáticas e voláteis, usadas, dentre outras finalidades, como repelente de insetos e na medicina tradicional (RUDIGER et al., 2007). Na natureza, suas essências desempenham funções de proteção, como antibacterianos, antifúngicos, antivirais, inseticidas e também contra herbívoros (MURTHY et al., 2016). A composição química dos seus óleos essenciais é diferencial entre espécies do mesmo gênero, característica que pode ser usada na taxonomia do grupo (REIS SOUZA et al., 2016). Possuem folhas compostas imparipinadas (Figura 2d, 2e), pecioladas, folíolos coriáceos, oblongo-lanceolados, ápice foliolar acuminado, base oblíqua, venação broquidódroma com nervuras bem proeminentes na superfície abaxial, inflorescências com flores dispostas em racemos de coloração variando de branco ao amarelo esverdeado (SIANI et al., 2004). O fruto é do tipo drupóide (Figura 2f), de formato ovóide-oblínquo, coriáceo, contendo de 4 a 5 sementes pretas embebidas numa polpa branca, aromática (SIANI et al., 2004). Apresenta fase reprodutiva durante o período de maior disponibilidade de recursos, normalmente de setembro a março (VIANA et al., 2006; BRAZ e MATTOS, 2010). Suas sementes apresentam germinação lenta e levam de 12 à 73 dias para germinar (ZAMITH e SCARANO, 2004). A síndrome de dispersão dos frutos é zoocórica, tornando ampla a dispersão das sementes (PEREIRA et al., 2020). Nos ambientes de restinga, a produção de novas folhas se concentra na estação úmida (PIRES et al., 2006). Espécie endêmica do Brasil com ocorrências confirmadas nos estados da Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro (DALY, 2014).

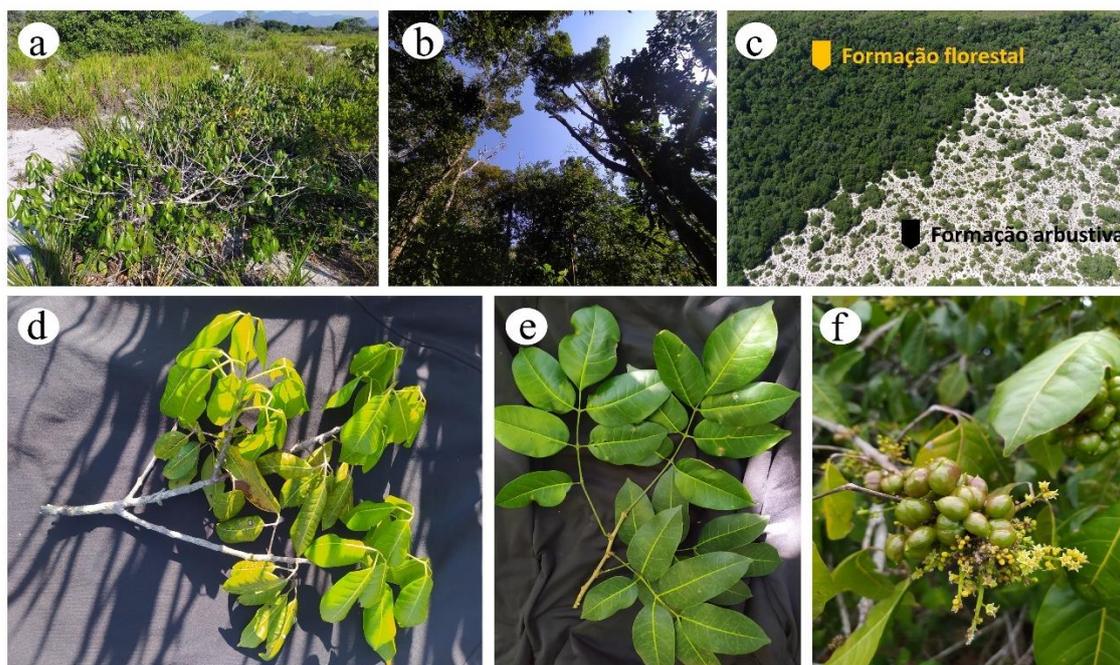


Figura 2: Indivíduos e ramos de *P. icicariba*. a - Indivíduo arbustivo; b - Indivíduo arbóreo; c - Formação arbustiva e florestal; d - Ramo de indivíduo arbustivo; e - Ramo de indivíduo arbóreo; f - Inflorescência e frutificação.

Estudos já relataram uma ampla distribuição da espécie nas diferentes fitofisionomias de restinga do Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, Guarapari - ES (CEPEMAR, 2007; FERREIRA e SILVA, 2014; LOURENÇO et al., 2020). Na Área de Preservação Permanente – APA de Setiba, no mesmo município, a espécie foi encontrada na frequência de 90% nas parcelas amostradas em áreas sujeitas a inundações (FERREIRA et al., 2010). Nas áreas periodicamente inundadas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba – PNRJ, no Rio de Janeiro, *P. icicariba* tem destaque sobre os valores de cobertura da comunidade, apresentando 17% da área basal encontrada (MONTEZUMA e ARAUJO, 2007). Dentre as espécies lenhosas que ocorrem nas áreas periodicamente inundadas do PNRJ, *P. icicariba* é uma das espécies que melhor representa a formação vegetal, despontando como a espécie de maior densidade. De acordo com Kurtz et al. (2013), *P. icicariba* pode habitar tanto as áreas abertas não inundáveis, quanto as áreas periodicamente inundáveis (Figura 2c). Tal capacidade de adaptação sugere que essa espécie seja considerada como generalista, visto que ocorre desde áreas abertas até as áreas florestais, seja inundável ou não inundável.

### 3 OBJETIVO GERAL

Avaliar se as populações de *Protium icicariba* e os ambientes contrastantes de restinga reúnem atributos significativos para a ocorrência de especiação ecológica.

### 4 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Comparar químico-fisicamente os solos da formação florestal periodicamente inundável e da formação arbustiva aberta não inundável;
- Investigar se populações de *P. icicariba*, distribuídas nas duas formações, apresentam divergências funcionais em características morfológicas e anatômicas em folhas e ramos;
- Analisar a sincronia entre fenofases reprodutivas das populações florestal e arbustiva;
- Verificar a viabilidade de imigrantes entre as formações vegetais por meio de análises de germinação e desenvolvimento inicial de mudas.

### 5 MATERIAIS E MÉTODOS

#### 5.1 Área de estudo

A área de estudo está localizada no Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, Km 37,5 da Rodovia ES-060 (Rodovia do Sol), (20° 35'25" S; 40° 25'24" W), município de Guarapari, estado do Espírito Santo, Brasil (Figura 3). De acordo com o sistema de classificação climática de Köppen-Geiger, o clima da região é do tipo Aw, tropical quente e úmido com estação chuvosa (verão) e estação seca (inverno). A precipitação média anual para a capital Vitória é de 1.276 mm e temperatura anual média de 24,2°C (INMET, 2022).

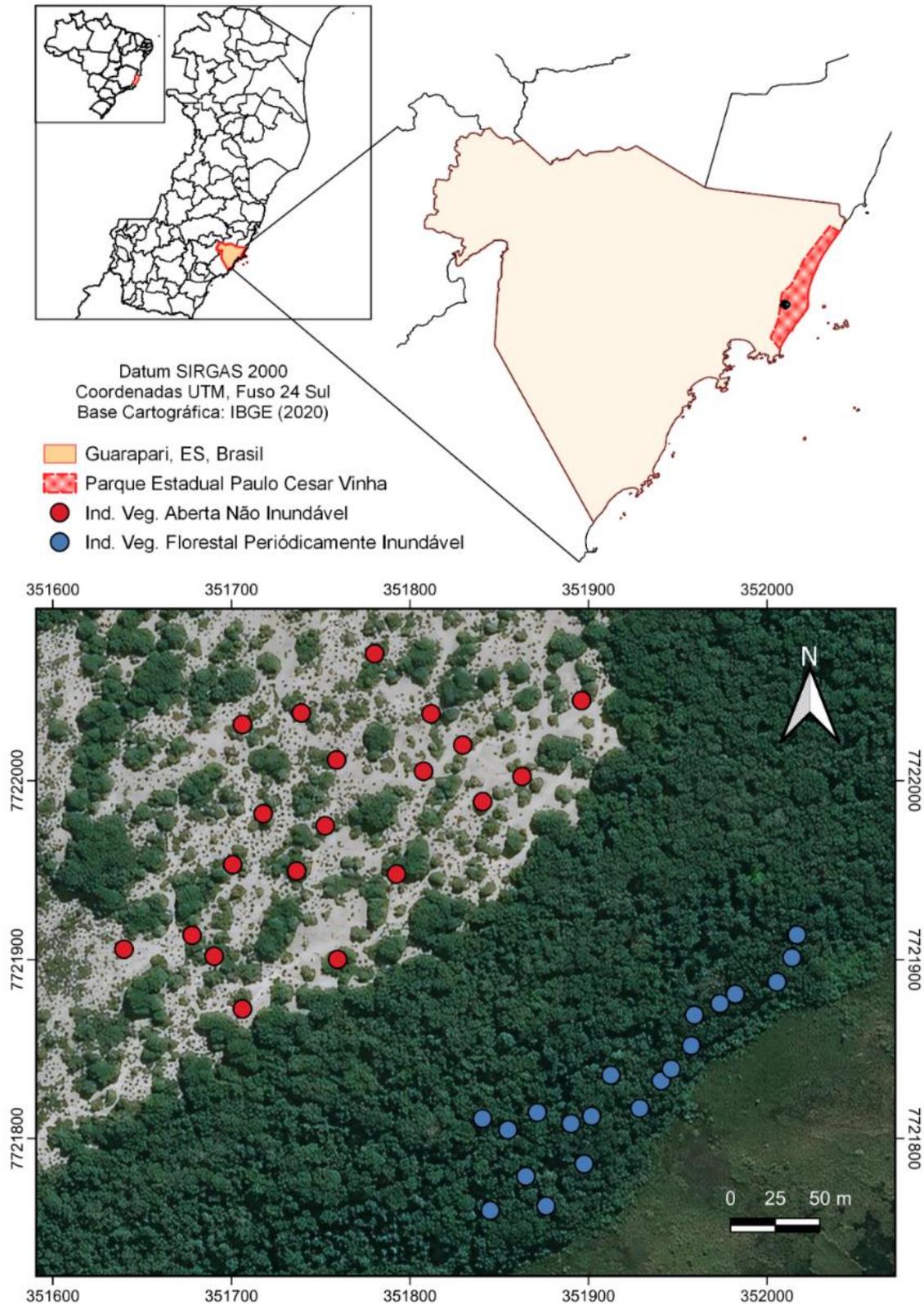


Figura 3: Área de estudo no Parque Estadual Paulo Cesar Vinha (PEPCV) e sua localização nos mapas do município de Guarapari, estado do Espírito Santo, Brasil. Indivíduos de *P. icariba* na formação arbustiva aberta não inundável são representados por esferas vermelhas. Indivíduos de *P. icariba* na formação florestal periodicamente inundável são representados por esferas azuis.

Foram selecionadas duas fitofisionomias de restinga distantes entre si num raio de 150 m. A primeira fitofisionomia é classificada como formação arbustiva aberta não inundável (PEREIRA, 2003). Localiza-se entre a formação florestal e a rodovia ES-060 (Figura 3). Apresenta cobertura vegetal distribuída em moitas de diferentes dimensões e de esparsas populações de espécies herbáceas colonizando faixas de areia branca. O solo é essencialmente quartzoso de textura arenosa e lençol freático profundo (CEPEMAR, 2007). A segunda é uma formação florestal de restinga classificada como floresta periodicamente inundável (PEREIRA, 2003). Com inundações periódicas características no verão, está localizada em uma área de depressão do relevo entre uma formação herbácea inundável e uma zona de floresta não inundável. Essa zona de floresta apresenta topografia plana, solo visualmente escuro e odor característico de matéria orgânica em decomposição. Em comparação às demais zonas florestais, apresenta maior acumulação de matéria orgânica, acidez, concentrações de alumínio e sais, drenagem deficiente, além de lençol freático raso (MAGNAGO et al., 2013; CEPEMAR, 2007, LOURENÇO et al., 2020).

## 5.2 Dados climáticos e Análise de solo

Utilizamos dados de temperatura e precipitação registrados durante o período experimental, junho de 2018 até junho de 2021, a fim de compará-los com as médias históricas. Essas informações foram obtidas a partir da estação automática A634, município de Vila Velha - ES (INMET, 2022).

Coletamos amostras de solo na projeção da copa de cada indivíduo arbóreo ou arbustivo. Com o auxílio de um trado, extraímos quatro amostras simples ao redor do indivíduo, a uma profundidade de 0-20 cm. Em seguida homogeneizamos as amostras de maneira composta e as armazenamos em sacos plásticos para encaminhamento ao laboratório responsável pelas análises físico-químicas. As análises químicas foram realizadas conforme De Arruda et al. (2014), onde determinou-se fósforo (P), potássio (K), enxofre (S), cálcio (Ca), magnésio (Mg), alumínio (Al), acidez potencial (H+Al), pH em água (pH-H<sub>2</sub>O), matéria orgânica (MO), ferro (Fe), zinco (Zn), cobre (Cu), manganês (Mn), boro (B) e sódio (Na). Também foram determinados o percentual de areia grossa,

areia fina, areia total, silte e argila; utilizando-se o método analítico proposto por Teixeira et al. (2017).

### 5.3 Determinação das populações amostrais, altura e circunferência do caule

Na nossa abordagem o termo população é utilizado apenas para diferir a distribuição espacial de grupos de indivíduos que provavelmente pertencem a uma mesma população. Nesse contexto, selecionamos 20 indivíduos da população de *P. icicariba* distribuídos pela formação arbustiva aberta não inundável e 20 indivíduos da população de *P. icicariba* distribuídos pela formação florestal periodicamente inundável (Figura 3 e 4). Selecionamos indivíduos adultos com diâmetro caulinar à altura do peito (DAP)  $\geq 5$  cm, respeitando um espaçamento mínimo de 15 metros entre indivíduos da mesma população amostral. Para a população arbustiva, o diâmetro do caule foi determinado ao nível do solo devido à pequena extensão de caule aéreo e pelo início da ramificação no nível do solo (Figura 4b). A altura e a circunferência foram determinadas com o auxílio de fita métrica. Todos os indivíduos foram georreferenciados e marcados com plaquetas de alumínio numeradas.

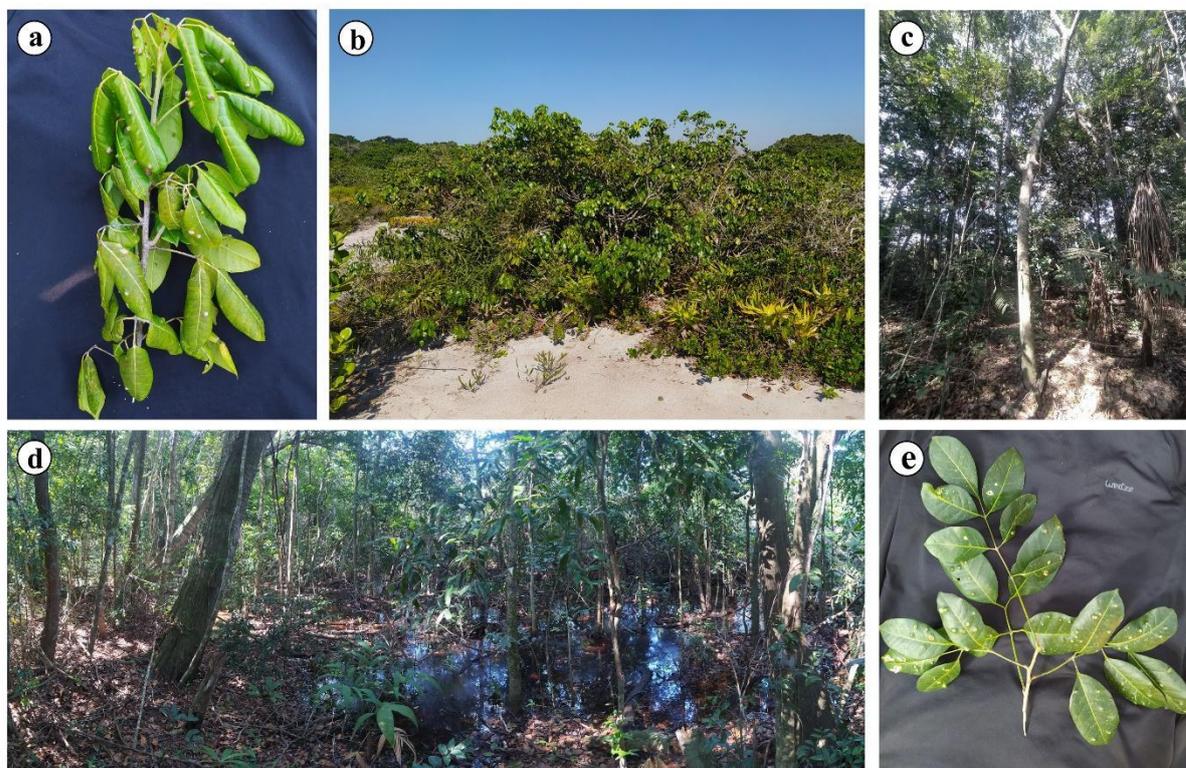


Figura 4: Indivíduos e ramos de *P. icicariba*. a e b - Indivíduo da população arbustiva; c e e - indivíduo da população florestal; d – floresta periodicamente inundável.

#### 5.4 Análises morfológicas e anatômicas

Para todas as análises morfológicas e anatômicas de folha e caule, utilizamos o número amostral de 20 indivíduos por população. Coletamos todas as amostras no mesmo dia e, em seguida, as analisamos em laboratório. Os dados morfológicos foram obtidos com as amostras ainda frescas.

Foram coletadas, ao longo da copa, três folhas expostas ao sol e completamente expandidas por indivíduo. Analisamos o número de folíolos por folha somando todos os folíolos de cada folha e calculando o número médio. A espessura foliar foi determinada com auxílio de um paquímetro digital em três folíolos por folha, a massa fresca por meio de uma balança de precisão e a área foliar com auxílio do medidor de área foliar (LICOR-3100C Area Meter). Enquanto a massa seca foi obtida após secagem das folhas em estufa 60 °C (Leucadema-LM300) durante 7 dias. A área foliar específica foi obtida por meio da razão entre a área foliar e sua massa seca ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ).

Três folíolos de cada indivíduo (um por folha) foram fixados em FAA 70 (formaldeído 37%, ácido acético glacial, etanol 70%, na proporção 1:1:18) (JOHANSEN, 1940), e estocados em álcool etílico 70%. Cortes transversais foram realizados à mão livre e, após dupla coloração com safrablau (KRAUS e ARDUIM, 1997), foram montados em glicerina pura. Na região internervural, foram realizadas análises quantitativas por meio de medições da espessura da cutícula adaxial e abaxial, das células epidérmicas das faces adaxial e abaxial, além do parênquima paliçádico e esponjoso. Mensuramos cada variável utilizando um folíolo por indivíduo, do qual utilizamos um corte para realizar vinte medidas de espessura por estrutura anatômica. Em seguida calculamos a média da variável por indivíduo e população. Determinamos a frequência estomática ( $\text{n}^\circ/\text{mm}^2$ ) e o diâmetro dos estômatos por meio da técnica de impressão epidérmica utilizando uma gota de adesivo instantâneo universal (Tek Bond®) na face abaxial dos folíolos em uma lâmina de vidro, de forma a obter a impressão da epiderme a ser analisada. Utilizamos uma imagem por indivíduo, onde os estômatos foram quantificados e os diâmetros polar e equatorial mensurados para cálculo da média. Todas as lâminas foram analisadas por meio de um software de análise de imagens (Nikon NIS-Elements, Tec. Comportation,

Tóquio, Japão) e documentadas em fotomicroscópio modelo Nikon (Eclipse 50i, Japão).

A amostragem de segmentos dos ramos foi padronizada quanto à sua posição ao longo da árvore (primeiro ramo basal), sua posição ao longo do ramo (~ 1 m da ponta do ramo), seu diâmetro ( $1,10 \pm 0,37$  cm, sem a casca), e sua maturidade. Para determinação da densidade da madeira, as amostras foram hidratadas por 12 horas e o volume de madeira calculado segundo o método de deslocamento de água (CHAVE, 2005), com o apoio de uma balança de precisão. Em seguida, as amostras foram secas em uma estufa 60 °C até o peso constante. A densidade da madeira foi determinada dividindo a massa seca da amostra pelo seu volume.

A partir de amostras dos ramos estocadas em álcool etílico 70%, foram obtidas secções de aproximadamente 15 a 20  $\mu\text{m}$  de espessura das secções transversais com o auxílio do micrótomo de deslize Jung para madeira. Os cortes foram corados com safranina aquosa 1% e azul de alcian aquoso 1% (1:9) (KRAUS e ARDUIM, 1997). As lâminas histológicas foram montadas permanentemente com verniz vitral. Determinamos a frequência e diâmetro de vasos de cada indivíduo, a partir de uma imagem, com auxílio do software TSview. Os vasos total ou parcialmente presentes em 1  $\text{mm}^2$  foram contados e seu diâmetro determinado a partir da média de duas medidas transversais em cada célula. As fotomicrografias foram obtidas em microscópio Nikon Eclipse 50i, utilizando-se o software Nikon NIS-Elements.

## 5.5 Fenologia reprodutiva

Registramos os eventos fenológicos reprodutivos quinzenalmente, durante 24 meses (setembro de 2018 até agosto de 2020) em 20 indivíduos por população. Observamos as fenofases de floração e frutificação com auxílio de binóculo e câmera fotográfica. As fenofases foram quantificadas quanto ao seu índice de atividade, indicando a porcentagem de indivíduos da população que estão manifestando o evento fenológico, além da comparação sincrônica desses eventos entre as populações (BENCKE e MORELLATO, 2002). A floração foi definida como o período em que os indivíduos apresentavam botões até a antese

das últimas flores, e a frutificação como o período de aparecimento dos primeiros frutos até o amadurecimento.

## 5.6 Germinação

Frutos de *P. icicariba* foram colhidos no período de dispersão, a partir de dez plantas matrizes localizadas na formação arbustiva e de cinco matrizes localizadas na formação florestal. Posteriormente, os frutos foram transferidos para beneficiamento em laboratório, para a retirada do epicarpo e mesocarpo.

As sementes foram alocadas em envelopes de poliéster de malha fina e enterrados no solo a uma profundidade de 2–3 cm, seguindo, com modificações, os métodos adotados por Porceddu et al. (2013) e Sarmiento et al. (2017). Confeccionamos um total de 8 envelopes com sementes oriundas de indivíduos arbustivos e 8 envelopes com sementes originárias de indivíduos florestais, cada qual com 30 sementes (Figura 5). Em cada formação, definimos 4 sítios de germinação com o objetivo de aumentar a área experimental. Cada sítio estava localizado abaixo do dossel, contendo 1 envelope com sementes nativas, ou seja, coletadas na própria formação, e 1 envelope com sementes imigrantes, coletadas na formação oposta. Os envelopes foram exumados em intervalos de 20 dias, com tempo máximo de duração de 80 dias, de acordo com os resultados de Zamith e Scarano (2004). A cada exumação as sementes germinadas foram contadas com o objetivo de determinar a porcentagem e período de germinação. Consideramos como germinação a protrusão da radícula ou a emissão de parte aérea pela plântula.

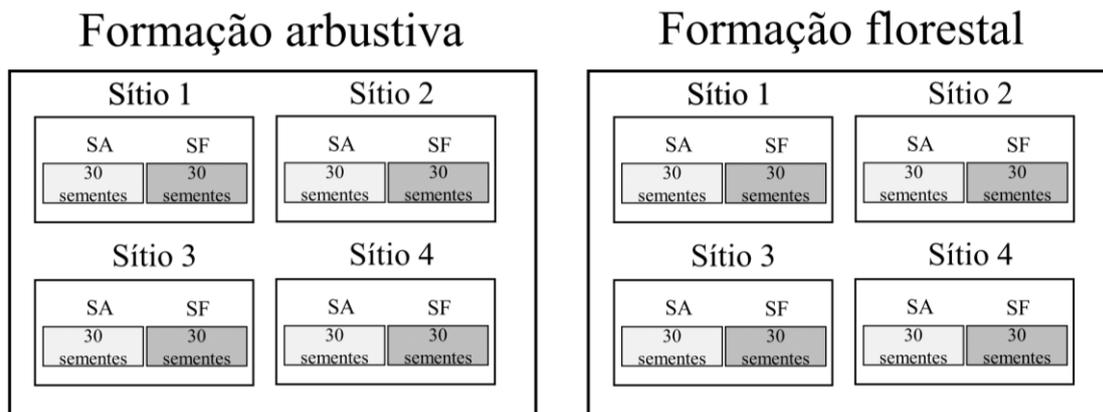


Figura 5: Método de germinação em jardim comum. Em cada formação vegetal são estabelecidos quatro sítios de germinação: 1, 2, 3 e 4. Dois envelopes são enterrados em cada sítio: um contendo 30 sementes de indivíduos nativos de *P. icicariba* e um envelope contendo sementes de indivíduos imigrantes. SA = envelope com sementes arbustivas; SF = envelope com sementes florestais.

### 5.7 Sobrevivência e emissão de novas folhas

Mudas de *P. icicariba* medindo entre 20 e 30 centímetros foram cultivadas em jardins comuns de setembro de 2020 até março de 2021. Extraímos 40 mudas da formação arbustiva e 40 mudas da formação florestal mantendo parte do solo na rizosfera. Posteriormente, foram replantados 20 indivíduos no seu próprio ambiente de ocorrência (nativo) e 20 indivíduos em ambiente oposto (imigrante). Em cada formação foram estabelecidos 4 sítios de plantio. Nos sítios, as mudas foram replantadas de forma circular e aos pares contendo 5 mudas imigrantes e 5 locais (Figura 6). Realizamos irrigações no momento do plantio e, na ausência de precipitação, em intervalos de 3 dias durante o primeiro mês. Todas as mudas foram demarcadas com arame e placa de alumínio.

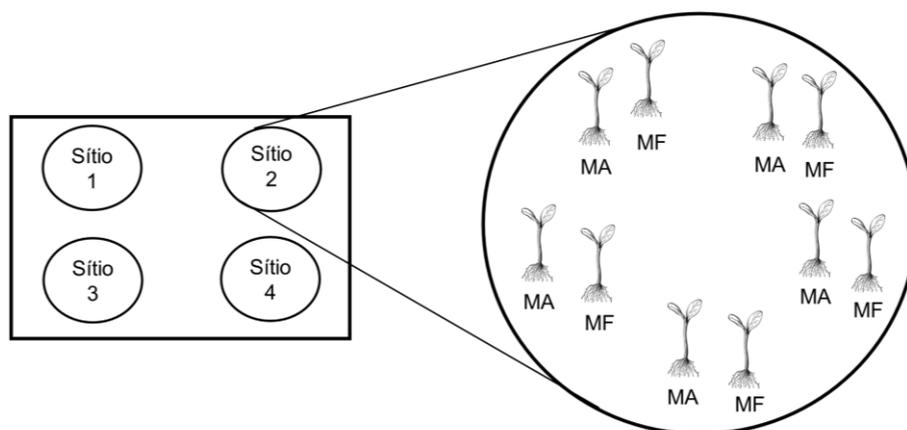


Figura 6: Método experimental de transplante de mudas. Para cada formação arbustiva ou florestal são criados quatro sítios de plantio: 1, 2, 3 e 4. Em cada local foram replantadas 5 mudas arbustivas (SS) e 5 mudas florestais (FS) de *P. icicariba*. As mudas foram orientadas de forma circular e aos pares.

As mudas transplantadas foram monitoradas mensalmente durante seis meses, a partir do plantio, para a avaliação de sobrevivência e contagem de emissão de novas folhas. Definimos duas categorias em relação a sobrevivência: muda “viva”, aquela sobrevivente que apresentava no mínimo uma folha ou caule verde; e muda “morta”, a muda totalmente seca. As folhas novas foram contabilizadas quando se apresentassem totalmente expandidas a partir das folhas existentes no momento do plantio.

### 5.8 Análises estatísticas

Avaliamos a normalidade dos dados por meio do teste de Shapiro-Wilk. As características que apresentaram distribuição normal foram submetidas ao teste de médias t de Student para amostras independentes ( $P \leq 0,05$ ). As médias das características que não apresentaram distribuição normal foram comparadas pelo teste Mann-Whitney para amostras independentes ( $P \leq 0,05$ ). Calculamos também o índice de plasticidade fenotípica (IPF) para todos caracteres morfológicos e anatômicos, sendo  $IPF = \text{média máxima} - \text{média mínima} / \text{média máxima}$  (VALLADARES et al., 2006). Para melhor compreensão das variações morfológicas e anatômicas entre as populações utilizamos análises de componentes principais (PCA). A partir da análise multivariada é possível visualizar a diferenciação ou similaridade (distâncias relativas) entre todos os

indivíduos amostrados e as características quantificadas por meio de componentes (planos) que melhor expliquem a variação dos dados.

## 6 RESULTADOS

Durante o período experimental não ocorreram grandes variações de temperatura do ar e precipitação em relação aos dados históricos para a região (Figura 7).

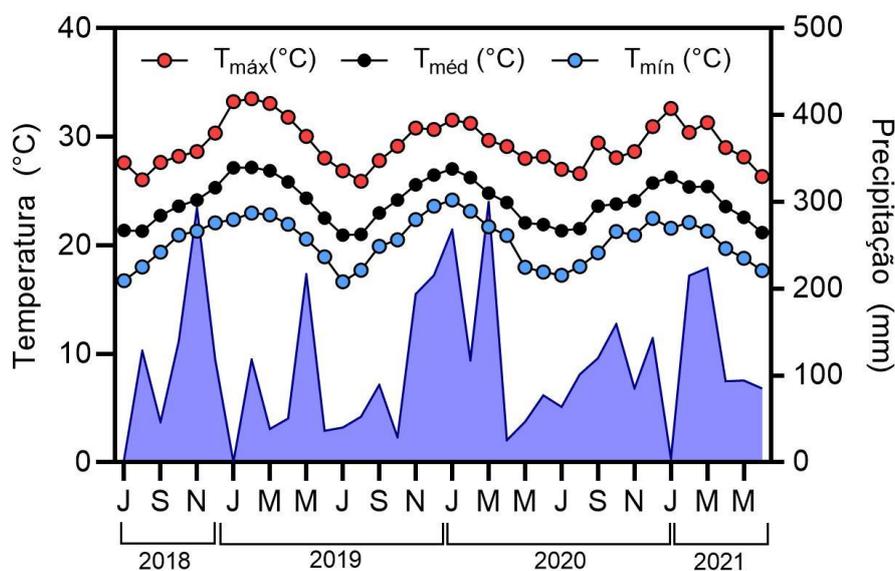


Figura 7: Temperatura e precipitação no município de Vila Velha, estado do Espírito Sando, Brasil (julho de 2018 até junho de 2021, INMET, 2022).

### 6.1 Análise de solo

Os dados de solo demonstraram consideráveis diferenças químicas e físicas entre as formações de restinga (Tabela 1). A formação florestal, em relação a arbustiva, apresenta maiores concentrações relativas de potássio (64,5%), enxofre (70,4%), cálcio (70,4%), magnésio (59,2%), alumínio (285,41%), acidez potencial - H+Al (235,87%), matéria orgânica (143,34%), ferro (119,23%), zinco (158,7%), boro (31,58%), sódio (134,28%), areia fina (117,9%), silte (1.841,3%) e argila (169,0%). Por outro lado, o solo da formação arbustiva apresentou maiores médias de pH (9,18%) e areia total (57,2%), sendo maior a proporção de areia grossa (97,1%). Quanto à classificação textural, o solo da

formação florestal foi definido como franco-siltoso, enquanto o solo da formação arbustiva foi classificado como areia.

Tabela 1: Análise de solo em formações arbustiva e florestal no Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, município de Guarapari, estado do Espírito Santo, Brasil.

Elementos	Formação		p-valor	CV (%)
	Arbustiva	Florestal		
Fósforo (P) <sup>1</sup>	3,65	5,75	0,0579	72,26
Potássio (K) <sup>1</sup>	22,10	36,35*	0,0035	49,52
Enxofre (S) <sup>1</sup>	5,75	9,80*	<0,0001	35,59
Cálcio (Ca) <sup>2</sup>	0,88	1,50*	0,0029	52,34
Magnésio (Mg) <sup>2</sup>	0,27	0,43*	0,0065	48,95
Alumínio (Al) <sup>2</sup>	0,96	3,70*	<0,0001	32,70
H+Al <sup>2</sup>	13,41	45,04*	<0,0001	57,75
pH	4,64*	4,25	0,0001	6,38
Matéria Orgânica <sup>3</sup>	6,53	15,89*	<0,0001	32,93
Ferro (Fe) <sup>4</sup>	27,3	59,85*	0,0005	61,69
Zinco (Zn) <sup>4</sup>	0,63	1,63*	<0,0001	59,70
Cobre (Cu) <sup>4</sup>	0,24	0,29	0,4026	70,49
Manganês (Mn) <sup>4</sup>	1,20	1,35	0,3002	35,42
Boro (B) <sup>4</sup>	0,76	1,00*	<0,0001	17,88
Sódio (Na) <sup>4</sup>	17,65	41,35*	<0,0001	46,78
Areia grossa <sup>5</sup> (2 a 0,20 mm)	927,20*	530,80	<0,0001	16,60
Areia fina <sup>5</sup> (0,2 a 0,05mm)	27,60	76,70*	0,0001	70,62
Areia total <sup>5</sup> (2 a 0,05mm)	954,80*	607,50	<0,0001	16,59
Silte <sup>5</sup> (0,05 a 0,002mm)	16,20	314,50*	<0,0001	73,47
Argila <sup>5</sup> (> 0,002mm)	29,00	78,00*	<0,0001	33,63
Classificação textural	Areia	Franco-siltoso	—	—

Os valores são médias de 20 amostras ( $n = 20$ ). As médias seguidas por \* são estatisticamente diferentes pelo teste t de Student ou Mann-Whitney ( $P \leq 0,05$ ). Onde: <sup>1</sup>mg/dm<sup>3</sup>, <sup>2</sup>cmolc/dm<sup>3</sup>, <sup>3</sup>dag/dm<sup>3</sup>, <sup>4</sup>mg/cm<sup>3</sup> e <sup>5</sup>g/Kg.

## 6.2 Variáveis morfológicas e anatômicas

Os indivíduos da população florestal são maiores relativamente em altura (221,1%), área foliar (124,5%), área foliar específica (38,1%) e folíolos por folha (47,2%) (Tabela 2). Já os indivíduos ocorrentes na formação arbustiva apresentam caules ramificados, que somados, apresentaram maiores diâmetros (35,4%). Suas folhas são compostas por limbo mais espesso (12,5%) e a madeira é mais densa (8,6%). Dentre as características que apresentaram maiores índices de plasticidade fenotípica, estão altura (0,69) e área foliar (0,55).

Tabela 2: Análises comparativas de atributos morfológicos entre duas populações de *P. icariba* ocorrentes em formação arbustiva aberta não inundável e formação florestal periodicamente inundável de restinga.

Variáveis	População Arbustiva	População Florestal	p-valor	CV (%)	IPF
Altura (m)	2,51	8,06*	<0,0001	20,83	0,69
Diâmetro do caule (cm)	17,11*	12,64	0,0398	44,67	0,26
Densidade da madeira (g cm <sup>-3</sup> )	0,63*	0,58	0,0082	8,63	0,08
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	94,74	212,73*	<0,0001	24,63	0,55
Folíolos por folha (n)	3,54	5,21*	<0,0001	15,12	0,32
Espessura foliar (mm)	0,27*	0,24	0,0093	15,77	0,11
Área Foliar Específica (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	69,93	96,59*	<0,0001	12,64	0,28

O asterisco (\*) indica diferença significativa entre a média da formação arbustiva e da formação florestal pelo teste t de Student ou Mann-Whitney ( $P \leq 0,05$ ) ao nível de 5% de significância ( $n = 20$ ). IPF = Índice de plasticidade.

As características anatômicas de madeira não apresentaram diferenças significativas entre as populações. Entretanto, os atributos foliares indicaram que a população arbustiva apresenta, praticamente, todas as maiores médias relativas, apesar dos baixos índices de plasticidade fenotípica (Tabela 3 e Figura 8). São elas: cutículas abaxial (46,3%) e adaxial (65,9%), epidermes abaxial (14%) e adaxial (34,9%), além de parênquimas esponjoso (11,5%) e paliçádico (30,8%).

Tabela 3: Análises comparativas de atributos anatômicos entre duas populações de *P. icariba* ocorrentes em formação arbustiva aberta não inundável e formação florestal periodicamente inundável de restinga.

	Características	População Arbustiva	População Florestal	p-valor	CV (%)	IPF
Espessura	Cutícula Abaxial <sup>1</sup>	2,59*	1,77	0,0019	35,51	0,32
	Cutícula Adaxial <sup>1</sup>	4,53*	2,75	<0,0001	31,92	0,39
	Epiderme Abaxial <sup>1</sup>	6,82*	5,98	0,0193	17,02	0,12
	Epiderme Adaxial <sup>1</sup>	11,53*	8,55	0,0019	28,02	0,26
	Parênquima Paliçádico <sup>1</sup>	77,12*	58,95	<0,0001	13,86	0,23
	Parênquima Esponjoso <sup>1</sup>	119,49*	107,16	0,0067	12,00	0,10
Diâmetro	Estomático <sup>1</sup>	56,72	53,34	0,1096	17,20	0,06
	Vasos <sup>1</sup>	57,65	57,60	0,9898	18,06	0,00
Frequência	Estomática <sup>2</sup>	31,40	28,80	0,2043	21,15	0,08
	Vasos <sup>2</sup>	81,00	69,76	0,0705	25,36	0,14

O asterisco (\*) indica diferença significativa entre a média da população arbustiva e da população florestal pelo teste t de Student ou Mann-Whitney ( $P \leq 0,05$ ). Onde: <sup>1</sup>µm, <sup>2</sup>n/mm<sup>2</sup>. IPF = Índice de plasticidade.

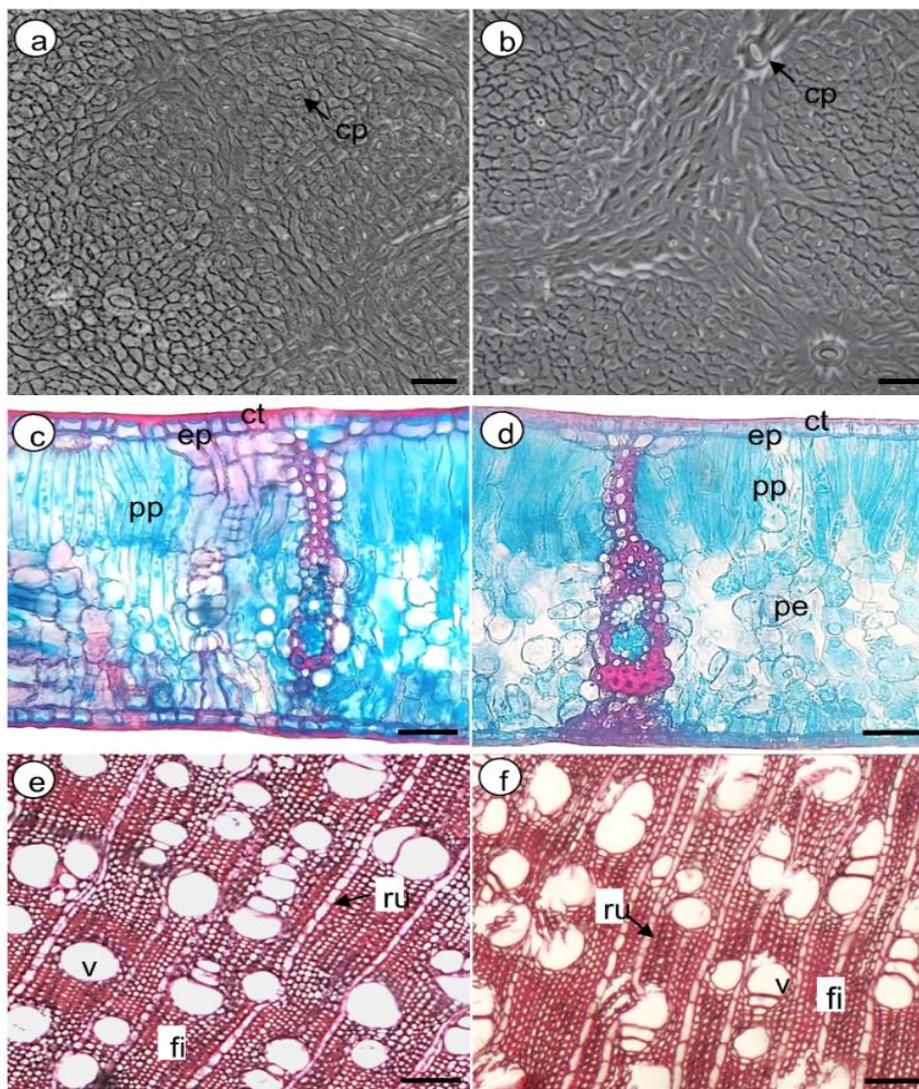


Figura 8: a, c, e - Indivíduo de *P. icariba* arbustivo. b, d, f - Indivíduo de *P. icariba* florestal. Impressões epidérmicas a-b. Seções transversais da área internervural da folha c-d. Seções transversais do ramo e-f. Complexo estomático (cp), cutícula (ct), elemento de vaso (v), epiderme (ep), fibras (fi), parênquima paliçádico (pp), parênquima esponjoso (pe), raio unisseriado (ru). Escala: a-b = 10  $\mu$ m; c-f = 40  $\mu$ m.

Os primeiros componentes principais (CP1 e CP2) explicaram 68,5% da variação entre populações de *P. icariba* dentre as características morfológicas (Figura 9A). Enquanto os mesmos componentes, explicaram uma variação de 51,1% para as características anatômicas (Figura 9B). Isso demonstra que as variáveis anatômicas exibem participações mais homogêneas na explicação da variação apresentada pelas populações. A distribuição dos valores das variáveis

morfológicas e anatômicas de cada indivíduo dentro do espaço multivariável destaca que os indivíduos da população arbustiva são deslocados e agrupados em uma região oposta à ocupada pela população florestal. A população arbustiva está mais associada com as variáveis de diâmetro do caule, densidade da madeira, espessura foliar e de quase todas as variáveis anatômicas. Enquanto os indivíduos da população florestal estão alocados nas regiões que compreendem as variáveis de altura, área foliar, área foliar específica e número de folíolos por folha.

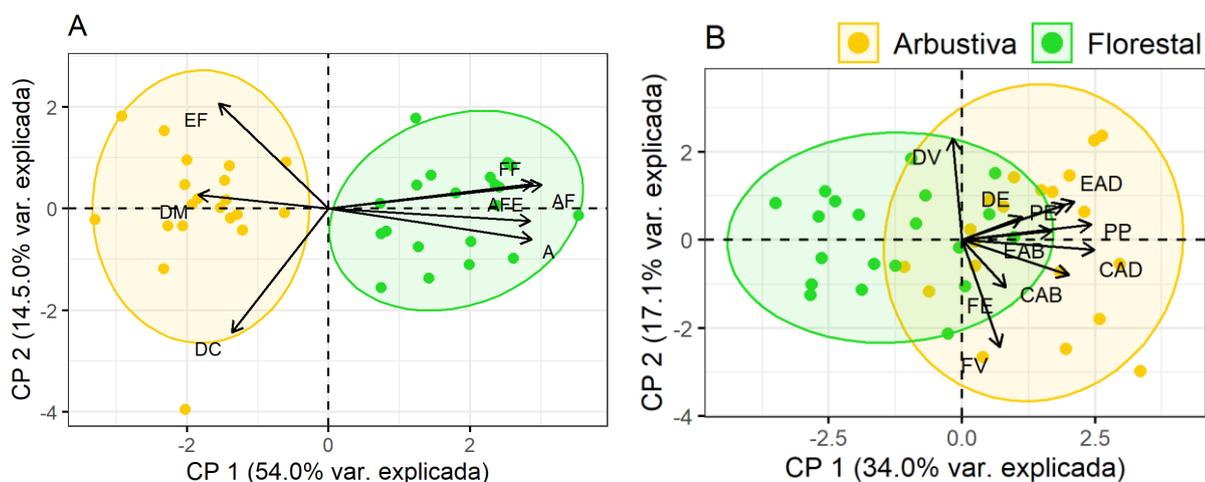


Figura 9: Análise de componentes principais para características morfológicas (A) e anatômicas (B) de duas populações de *P. icariba*, arbustiva (círculos amarelos) e florestal (círculos verdes). A = altura, AF = área foliar, AFE = área foliar específica, FF = folíolos por folha, DC = diâmetro do caule, DM = densidade da madeira, EF = espessura foliar, FV = frequência de vasos, DV = diâmetro de vasos, FE = frequência estomática, DE = diâmetro estomático, CAD = cutícula adaxial, CAB = cutícula abaxial, EAD = epiderme adaxial, EAB = epiderme abaxial, PP = parênquima paliçádico, PE = parênquima esponjoso.

### 6.3 Fenologia reprodutiva

O pico de floração da população arbustiva se concentra entre os meses de setembro e dezembro, onde até 85% dos indivíduos apresentaram flores (Figura 10). A frutificação nessa população foi equivalente e se concentrou entre os meses de outubro e janeiro. Nesse período, encontramos frutos em 75% dos indivíduos amostrados. O percentual de indivíduos da população florestal que apresentaram inflorescências e frutos limitou-se a 45% e 35%, respectivamente. Além disso, os picos de floração foram concentrados entre dezembro e janeiro, sendo que alguns indivíduos floresceram até o mês de março. A frutificação

distribui-se entre os meses de novembro até março, com picos entre dezembro e fevereiro.

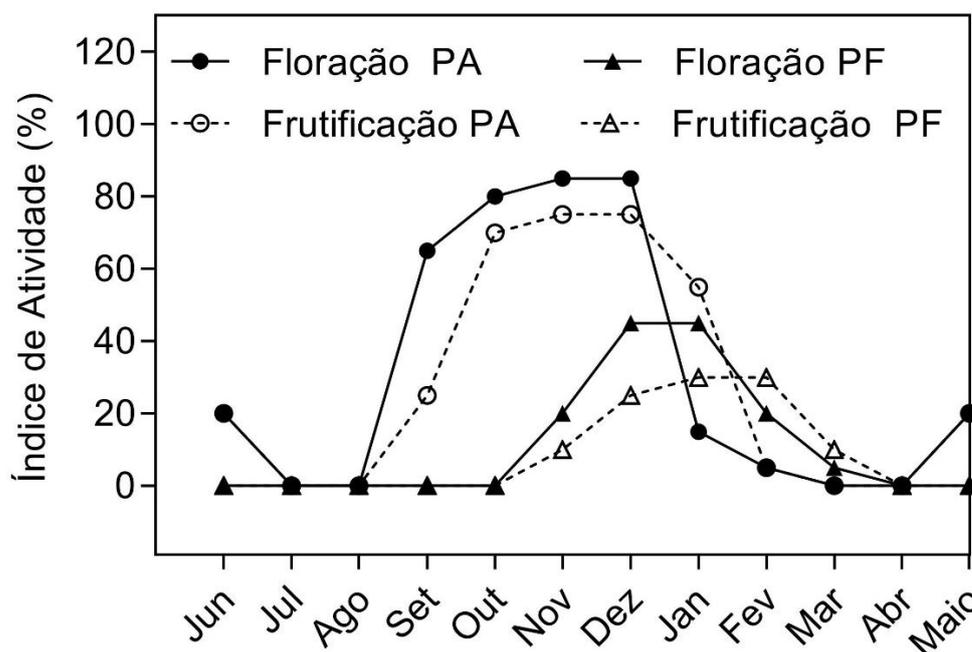


Figura 10: Índice de atividade reprodutiva de duas populações de *P. icariba* distribuídas em formação arbustiva e florestal do Parque Estadual Paulo Cesar Vinha, município de Guarapari, estado do Espírito Santo, Brasil. PA = população da formação arbustiva; PF = população da formação florestal.

#### 6.4 Germinação e sobrevivência

No geral, sementes de *P. icariba* germinaram durante o período de 80 dias, porém, apresentaram baixo desempenho germinativo (Figuras 11A e 11B). Na formação florestal, a germinação média foi maior (32,1%) em relação à formação arbustiva (16,7%), quando analisamos o conjunto de sementes nativas e imigrantes. Porém, sementes nativas sempre apresentaram maior germinação, independentemente da formação florestal.

Os primeiros trinta dias decorrentes ao transplante, foi o período em que houve a maior mortalidade de mudas em ambas as formações vegetais (Figura 11C e 11D). Em um total de oitenta mudas, dezenove morreram no primeiro mês (23,75%). A mortalidade foi maior na formação arbustiva em comparação à formação florestal. Na formação arbustiva, as mudas imigrantes apresentaram maior número de perdas (75%), restando apenas cinco indivíduos vivos contra onze indivíduos da população nativa ao final do experimento. Já na formação florestal, a mortalidade foi menor durante o mesmo período, com pouca diferença

entre as mudas nativas e imigrantes. Nesse ambiente, quatorze mudas nativas sobreviveram após seis meses de experimento, contra doze mudas da população imigrante.

Na formação arbustiva, as mudas nativas emitiram um maior número de folhas durante o período de 180 dias (Figura 11E). Em média, as mudas nativas emitiram 4,8 folhas nessa formação, enquanto as mudas imigrantes apresentaram 2,4 novas folhas. Na formação florestal, as mudas transplantadas exibiram o mesmo comportamento (Figura 11F), onde as mudas nativas emitiram um maior número de folhas. Em média, as nativas emitiram 6,8 folhas, enquanto as mudas imigrantes apresentaram 3,6 novas folhas.

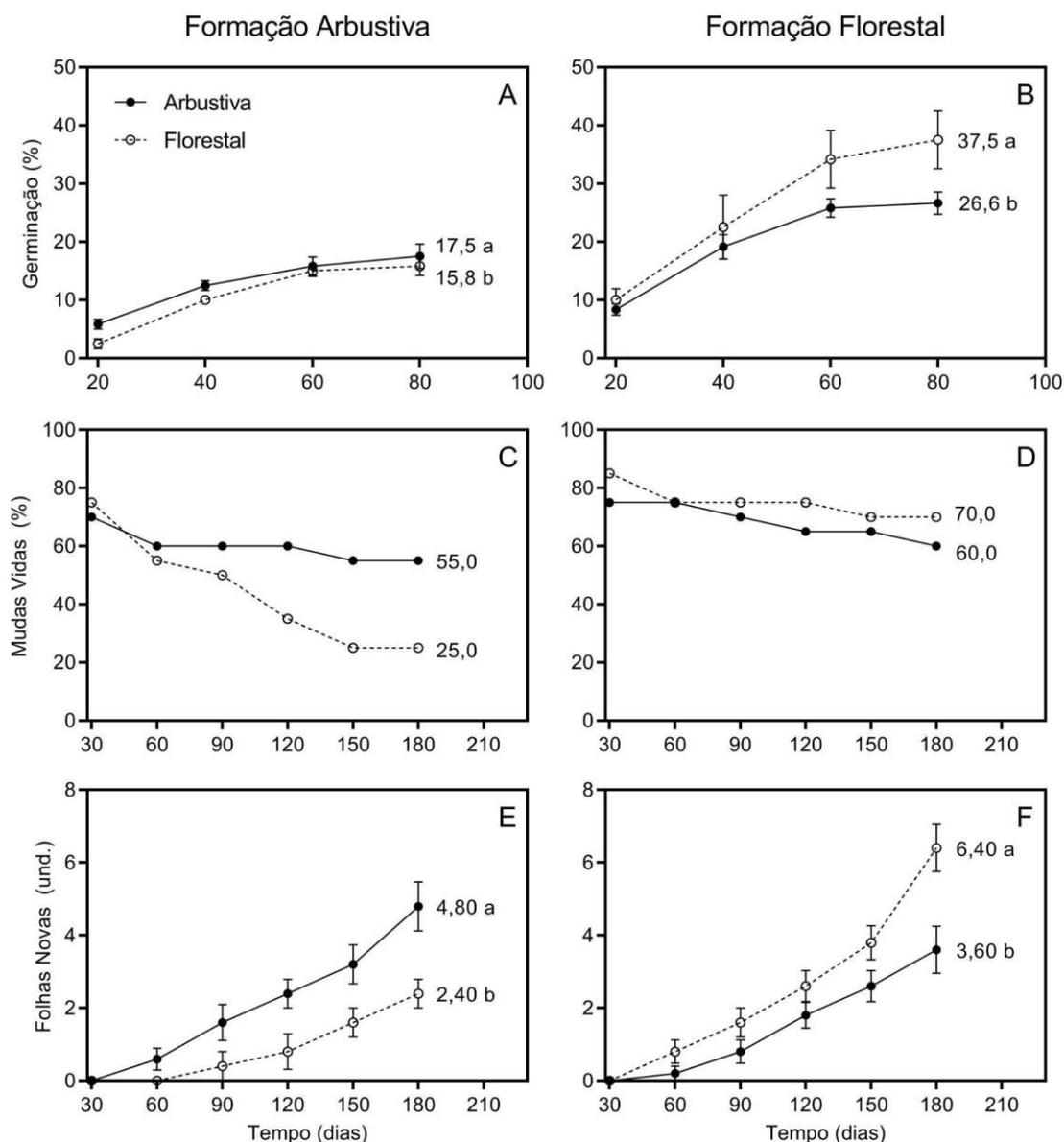


Figura 11: A e B - Germinação; C e D - Emissão de novas folhas; E e F - Sobrevivência de mudas de *P. icariba* na formação arbustiva e florestal. A linha contínua representa sementes oriundas da população arbustiva e as linhas tracejadas sementes provenientes da população florestal. As letras comparam as médias dos indivíduos de cada população pelo teste t de Student ou Mann-Whitney ( $P \leq 0,05$ ).

## 7 DISCUSSÃO

### 7.1 Respostas morfológicas e anatômicas

Como esperado, a formação florestal apresenta maiores ofertas de macro e micronutrientes essenciais para o desenvolvimento das plantas. Isso acontece porque os solos das regiões mais altas de restinga sofrem maior lixiviação de

nutrientes (LOURENÇO e CUZZUOL 2009, MAGNAGO et al. 2010), devido, principalmente, à alta pluviosidade e textura arenosa do solo (RODRIGUES et al., 2013). Essa diferença nutricional, assim como a profundidade do lençol freático e capacidade de retenção de água no solo, corresponde a algumas adaptações morfológicas e anatômicas específicas observadas em cada população. Essa é a primeira condição para o desenvolvimento da especiação ecológica (WEST-EBERHARD, 2003).

O ambiente florestal dispõe de maior oferta de água devido a maior concentração de argila e matéria orgânica, além de reduzida profundidade do lençol freático. Essa condição, aliada com maiores concentrações de nutrientes essenciais, contribui para a presença de indivíduos maiores em altura nos ambientes de maior competição por recursos (KUNSTLER et al., 2016). Investir em crescimento, por exemplo, seria uma condição essencial para alcançar o dossel em um ambiente de competição por luz. Em contrapartida, os maiores teores de sais e altas concentrações de alumínio, associados ao baixo pH, poderiam ser limitantes para a distribuição das espécies (MAGNAGO et al., 2013), atuando como filtros na composição funcional e taxonômica da comunidade vegetal (POORTER et al. 2009, LOURENÇO et al., 2020). Todavia, os indivíduos da população florestal poderiam contornar essa limitação utilizando mecanismos de tolerância e exclusão de sal (POORTER et al. 2009). Como a diminuição da taxa de transporte de sais para as folhas ou pelo compartimento dos íons em vacúolos (MUNNS, 2002). Ou ainda, dispendo de mecanismos de exclusão ou de tolerância ao  $Al^{3+}$  que fica disponível em solos ácidos (SCHMITT et al., 2016a).

O maior número de folíolos por folha é uma característica que reforça o desenvolvimento de folhas maiores na formação florestal, além de considerarmos um importante indicativo de divergência evolutiva inicial. Esse resultado, reforça a informação de que indivíduos distribuídos pela formação florestal inundável, assim como toda a comunidade de arbóreas desse ambiente, apresentam áreas foliares maiores (LOURENÇO et al., 2020). Isso porque, a disponibilidade de água e nutrientes permite o investimento em expansão da área foliar (KOZUKA et al., 2005). Além disso, a existência de folhas maiores e delgadas nos indivíduos florestais, pode facilitar a penetração de luz em todo parênquima paliçádico e, conseqüentemente, otimizar a atividade fotossintética

(DA SILVEIRA et al., 2015). O ambiente sombreado também estimula o aumento da área foliar e acúmulo de biomassa para otimizar a interceptação da pouca luz que penetra o dossel (NIINEMETS, 2010; POORTER et al., 2012). Característica essa que se reflete nos maiores índices de área foliar específica, sendo comum que espécies florestais apresentem maior área foliar específica, quando comparadas com espécies que ocorrem em ambientes bem iluminados (HOFFMANN e FRANCO, 2003; HOFFMANN et al., 2005). Adicionalmente, devido à maior oferta de água, não é necessário que indivíduos na formação florestal possuam maiores estoques de água no parênquima esponjoso, o que influencia em menor espessura do limbo e, conseqüentemente, no aumento da concentração de biomassa e o índice de área foliar específica (DA SILVEIRA et al., 2015).

Já no outro extremo, existe um ambiente com características xéricas. O solo na formação arbustiva concentra em sua maior parte areia grossa, baixas concentrações de argila e matéria orgânica. Características essas que são observadas em solos que retêm pouca água (COOPER et al. 2017). Provavelmente, o lençol freático é mais profundo que o observado na formação florestal inundável (LOURENÇO et al. 2021). Por esses motivos, os indivíduos de *P. icicariba* provavelmente dispõem de estratégias comuns de plantas adaptadas à seca, como investir em menor altura, área foliar e área foliar específica (CORNWELL e ACKERLY 2009; KATABUCHI et al. 2012); assim como maior produção de folhas espessas e escleromórficas (WRIGHT et al. 2004, LAMBERS et al. 2008), e densidade da madeira (SUR et al., 2018). Apesar de não analisado neste estudo, notavelmente todos os indivíduos arbustivos apresentam um marcante enrolamento das folhas (Figura 4a). Uma característica que deve ser abordada em estudos futuros por ser um indicativo de adaptação local. Dado que é um atributo conhecido por reduzir a interceptação de luz, a transpiração e a desidratação das folhas (KADIOGLU et al., 2012). Dessa maneira, o enrolamento foliar nos indivíduos arbustivos pode ter relação com a indiferença observada no tamanho e frequência dos estômatos entre as populações. Pois esperávamos que a população arbustiva apresentasse estômatos menores e em maior número, já essa condição confere maior eficiência no uso da água em ambientes xéricos (ABRAMS et al., 1994; ROSSATTO e KOLB, 2010). Nesse caso, o enrolamento foliar poderia amenizar

os efeitos xéricos alterando o microclima na superfície das folhas, permitindo que a perda de água seja regulada (MATTHEWS et al., 1990).

O espessamento das folhas nos indivíduos arbustivos, pode ter relação com o ambiente bem iluminado, oligotrófico e de baixa umidade no solo. Por ser uma área aberta, as folhas espessas assumem a função de evitar danos oxidativos ao aparato fotossintético, aumentando a resistência à penetração da irradiância no ambiente muito iluminado (ROSSATO e KOLB, 2010; TODOROVSKI et al., 2015). Por outro lado, o parênquima paliçádico mais espesso, contribui, à medida que a luminosidade aumenta, para melhorar a absorção do excesso de luz do ambiente (VOGELMANN e MARTIN, 1993, CAMPBELL et al., 2018). Ou ainda, por se tratar de um solo oligotrófico, o aumento desse parênquima pode estar relacionado com a maior quantidade de cloroplastos, que tem capacidade de armazenar carboidratos e lipídeos de reserva energética (HERRERA, 2013). Aliado a esses fatores, existe a limitação hídrica, que influencia no desenvolvimento de parênquima esponjoso mais espesso, possibilitando o acúmulo de água na folha e induzindo a redução da área foliar para diminuir perdas de água por transpiração (BOEGER e GLUZEZAK 2006). A menor área foliar específica está relacionada ao solo oligotrófico e de baixa umidade, pois ocorre o desenvolvimento de folhas escleromórficas (TURNER, 1994), como encontrado em outras plantas lenhosas crescendo sobre solos arenosos de restinga (MELO JR. e BOEGER, 2016). Característica essa que deve promover maior longevidade das folhas no ambiente com poucos recursos. Epidermes e cutículas espessas, por exemplo, são características xeromórficas que evitam a perda excessiva de água e refletem parcialmente a luz incidente (FAHN e CUTLER 1992).

Alguns resultados parecem ser mais específicos e não seriam esperados com base nas grandes diferenças na altura dos indivíduos. Apesar de serem consideravelmente menores, os indivíduos arbustivos apresentam maior diâmetro caulinar. Tal característica pode ser explicada pelo fato da espécie apresentar propagação vegetativa e caules subterrâneos (FERREIRA et al., 2010). Pois, consideramos caules próximos pertencentes ao mesmo indivíduo, que somados, aumentam consideravelmente seu diâmetro. Todavia, a maior densidade da madeira observada nesses indivíduos está de acordo com nossas expectativas. Trata-se de uma estratégia muito comum em árvores submetidas

a ambientes xéricos, pois confere maior sobrevivência ao evitar a cavitação (CHAVE et al., 2009). Porém, a maior densidade da madeira não é acompanhada por menor diâmetro ou frequência de vasos na população arbustiva. Alternativamente, uma maior densidade de madeira pode estar relacionada à existência de fibras com paredes mais espessas (PRATT et al. 2007) e, conseqüentemente, maiores concentrações de polímeros estruturais.

De maneira geral, eram esperados maiores índices de plasticidade entre as populações devido às elevadas variações abióticas entre as formações. Mesmo assim, enfatizamos que a maioria das variáveis analisadas estão alinhadas com a influência da indução ambiental de cada formação, onde as populações sofrem pressões seletivas diferenciadas. Tais pressões podem selecionar fenótipos adaptativos, influenciando fortemente na fixação de características específicas em cada população.

## 7.2 Fenologia reprodutiva

Os eventos fenológicos de floração e frutificação de *P. icicariba* apresentam, praticamente, um comportamento sazonal. Ambas as populações concentram suas fases reprodutivas entre as estações da primavera e verão, período que coincide com maior temperatura e pluviosidade. Esses resultados corroboram com os padrões encontrados por ZAMITH e SCARANO (2004) nas restingas do estado do Rio de Janeiro, onde *P. icicariba* frutificou entre os meses de dezembro e março. Na restinga do Parque Nacional de Jurubatiba (RJ), a espécie também dispersou suas sementes durante a estação chuvosa (BRAZ e MATTOS, 2010). Nesse sentido, de acordo com a classificação de Newstrom et al. (1994), *P. icicariba*, ocorrente no Parque Estadual Paulo Cesar Vinha é considerada uma espécie anual em relação a sua regularidade de floração e frutificação, além de intermediária quanto à duração das suas fases reprodutivas. Dessa maneira, sua classificação é sutilmente diferente dos resultados de Zamith e Scarano (2004), onde classificaram a espécie como supra-anual e intermediária.

As diferenças que observamos entre os picos de floração, corroboram com nossa hipótese de que as características abióticas de restinga induzem assincronia entre os períodos reprodutivos em *P. icicariba*. Elas devem ser

capazes de favorecer, parcialmente, cruzamentos entre indivíduos da mesma população e, com isso, possibilitar a fixação de variações genéticas que possam estar relacionadas com seus traços fenotípicos adaptativos. Nesse modelo, a parcial assincronia reprodutiva é um forte pressuposto para a ocorrência da especiação ecológica sob seleção disruptiva e fluxo gênico (FRY, 2003; KOPP et al., 2018). Ou seja, se existem fenótipos adaptativos variáveis entre as populações, os mesmos podem ser mantidos via cruzamentos preferencialmente locais. Os primeiros indivíduos a florescer tenderão em cruzar com outros indivíduos pioneiros e, os posteriores, com outros indivíduos tardios (WEIS et al., 2005).

Nesse caso, a composição química e física do solo poderia induzir ciclos reprodutivos inconsistentes entre populações contínuas. Brady et al. (2005) sugerem que a adaptação de plantas a condições edáficas contrastantes é uma condição importante para isolar variedades em caráter reprodutivo. Na gramínea *Anthoxanthum odoratum*, foram constatados tempos de floração diferentes entre parcelas que foram tratadas com fertilizantes (SILVERTOWN et al., 2005). A aplicação de sulfato de amônio em certas parcelas acidificou o solo, produzindo diferenças de pH entre elas. A floração de *A. odoratum* foi significativamente mais precoce nas parcelas com solos mais ácidos. Resposta semelhante, mas em condições diferentes, foi evidenciada entre espécies congêneres adaptadas a solos serpentinitos (ferromagnesianos), onde a estrutura e composição do solo, propiciam condições semelhantes ao déficit hídrico (BRADY et al., 2005). Nessa característica edáfica, *Mimulus pardalis* e *Mimulus nudatus* florescem antes da espécie da qual derivaram *Mimulus guttatus*, ocorrente em solos “normais” (MACNAIR e GARDINER, 1998).

Levando em consideração que o pico de floração da população arbustiva é precoce em relação à população florestal, supomos que essa pode ser uma estratégia de evitar a seca. Ou seja, quando a espécie dispersa suas sementes durante o período chuvoso, garante uma melhor taxa germinativa no ambiente arbustivo. Caso contrário, a germinação seria comprometida nos meses mais secos. Pois, o solo arenoso dessa formação retém menos umidade, além de existir uma maior exposição à luz solar. Em contrapartida, a dispersão de sementes da população florestal no seu ambiente natural, pode ocorrer ao final do período chuvoso, pois as características do solo nessa formação devem

garantir umidade suficiente, mesmo durante a estação seca. Além disso, o fato de não dispersar sementes no período mais chuvoso, pode ser uma estratégia das matrizes para que suas sementes evitem os ambientes alagados do verão. Condição essa que inviabilizaria a sobrevivência dos embriões. Isso pode ocorrer em razão de um mecanismo de previsibilidade que as matrizes desenvolvem em seus habitats (FENNER, 1985; BHATT et al., 2020), onde as plantas selecionam as melhores oportunidades para a reprodução.

### 7.3 Desempenho dos imigrantes

Tanto a germinação quanto o desenvolvimento inicial de mudas são etapas chave para o estabelecimento de plantas em ambientes naturais (LIU et al., 2010; MOLITOR et al., 2014). Logo, ambientes expressivamente antagônicos como a formação arbustiva e florestal de restinga, podem reprimir o hábito generalista de espécies no ecossistema. De fato, a germinação das sementes imigrantes foi limitada em comparação com as sementes nativas, mesmo que a taxa germinativa geral de sementes de *P. icicariba* em bancos de sementes artificiais tenha sido baixa. A formação florestal parece oferecer as melhores condições para o estabelecimento inicial da espécie, pois em geral, tanto a germinação como a sobrevivência e a emissão de novas folhas, foram significativamente vantajosas nesse ambiente. Entretanto, nota-se que as sementes ou mudas submetidas ao seu ambiente nativo superam o desempenho dos imigrantes. Tais observações corroboram com os dados obtidos em uma espécie de Myrtaceae do Havai, onde as sementes germinaram em maiores taxas nos ambientes mais úmidos, além dos indivíduos jovens terem melhor desempenho em seus locais de origem (BARTON et al., 2020).

Algumas características do ambiente florestal podem ter desfavorecido o desempenho germinativo da população arbustiva, indicando que as sementes locais são mais adaptadas a essas condições. A maior concentração de sais, por exemplo, pode diminuir o potencial osmótico do solo e dificultar a absorção de água pela semente. Os efeitos podem ser tóxicos ou conduzir o embrião para a morte, diminuindo a taxa e velocidade de germinação (MUNNS, 2002). Em alguns casos, a acidez do solo pode diminuir as taxas de germinação (LAGHMOUCHI et al., 2017; BELMEHDI et al., 2018). O pH mais ácido, por

exemplo, pode ter efeito na dissolução do tegumento das sementes e estimular o desenvolvimento de fungos que provocam perfurações nas sementes (VLEESHOUWERS et al., 1995). Já no ambiente arbustivo, as sementes certamente tiveram que lidar com pouca umidade, além de maiores temperaturas e incidência de luminosidade. Essas condições, como já discutido, corroboram para uma situação de estresse. A deficiência hídrica faz com que o potencial mátrico do solo seja mais negativo, dificultando a absorção de água pela semente (CASTRO et al., 2004; GUEDES et al., 2013). Como ocorrido nas sementes de *P. icicariba* provenientes de restingas do estado do Rio de Janeiro, que diminuíram o percentual de germinação e retardaram a velocidade de germinação quando submetidas ao estresse hídrico (BRAZ e MATTOS, 2010). Adicionalmente, a interação entre luz e temperatura influenciam nas reações que regulam o metabolismo necessário para iniciar o processo de germinação (CARVALHO e NAKAGAWA 1988; BASKIN e BASKIN, 1998). Sendo assim, não é descartado que possa existir variação genética interpopulacional de acordo com os requisitos para a germinação em cada ambiente (MURRU et al., 2017). Ou como já citado, durante a produção e maturação das sementes, os indivíduos parentais podem perceber e ajustar seus fenótipos de acordo com as exigências ambientais, otimizando o desenvolvimento do embrião (GUTTERMAN, 2000).

De fato, as condições ambientais da formação arbustiva pressupõem maiores limitações para a espécie *P. icicariba* na fase inicial de desenvolvimento de mudas. Por exemplo, o estresse hídrico pode afetar a emissão de novas folhas (NASCIMENTO et al., 2011). A reduzida oferta de nitrogênio pode também direcionar a alocação de recursos para o desenvolvimento de raízes (POORTER et al., 2012). Porém, pelo fato das mudas nativas apresentarem melhor desempenho nas ilhas de vegetação da formação arbustiva, sugere algum tipo de adaptação fisiológica no que diz respeito ao aproveitamento de recursos ou investimento em mecanismos de proteção contra estresses locais (ORCHARD et al., 2010). Nesse sentido, já foi observado que variedades de uma mesma espécie costumam não se adaptar aos novos locais, pois podem apresentar características metabólicas geneticamente adaptadas aos seus ambientes nativos (ANEKONDA et al., 2004).

De maneira geral, nosso estudo é pioneiro em restingas e os resultados apresentados são significativos para pistas que possam vislumbrar a ocorrência

de ecológica entre formações de restinga. Porém, necessita de maiores esforços, principalmente na realização de análises moleculares. Informações que se fazem necessárias na busca de bases genéticas comuns que, possivelmente, possam existir entre fenótipos adaptativos e os genes envolvidos nos mecanismos de isolamento reprodutivo. Nossos resultados também oferecem informações potencialmente colaborativas para o aperfeiçoamento dos procedimentos de recuperação de áreas degradadas. Como, por exemplo, para delineamentos no uso da técnica de chuva de sementes e transplante de mudas entre áreas degradadas e não degradadas, no sentido de otimizar ações e evitar desperdícios de recursos. Pois, como vimos, dependendo da origem de sementes e mudas, seu uso pode se tornar inviável para recomposição vegetal se os ambientes de coleta e destino forem muito contrastantes. Além disso, a troca de habitats pode interferir nos processos de modificação natural das espécies, como no caso da especiação ecológica. Todavia, é importante enfatizar que os processos ecológicos que ocorrem no presente, não garantem que continuem evoluindo. Principalmente devido às alterações e assincronias nas características ambientais locais que as mudanças climáticas podem impor (IPCC, 2018).

## **8 CONCLUSÕES**

Abordamos de forma inédita os estágios iniciais de especiação ecológica em ecossistemas de restinga. A fantástica heterogeneidade ambiental desses ecossistemas é um importante indutor de diversidade e deve contribuir consideravelmente para nossa compreensão sobre como atuam os mecanismos de evolução nas plantas tropicais. A espécie *Protium icicariba* apresenta adaptações locais em atributos morfológicos e anatômicos importantes para sua distribuição generalista. Isso porque, existem consideráveis variações nutricionais e estruturais de solo entre as formações vegetais, que são responsáveis por diferentes pressões seletivas. Concluimos que a indução ambiental diferenciada, influencia no período de floração e frutificação da espécie, culminando em uma assincronia parcial entre os picos de atividade reprodutiva de cada população. As sementes imigrantes demonstram desempenho germinativo inferior, quando comparado aos resultados das

sementes nativas. O mesmo se repete no desenvolvimento sub-ótimo de mudas imigrantes em ambiente contrastante ao nativo. É possível que exista o reforço de adaptações fenotípicas preferencialmente locais, pelo motivo dessas características potencializarem a reprodução intrapopulacional. Sugerimos que existam condições básicas para o desenvolvimento da especiação ecológica entre as populações de *P. icicariba* que ocupam diferentes formações de restinga.

## 9 REFERÊNCIAS

ABRAMS, M.D.; KUBISKE, M.E.; MOSTOLLER, S.A. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. **Ecology**, v. 75, n. 1, p. 123-133, 1994.

ANEKONDA, T.; JONES, C.; SMITH, B.N.; HANSEN, L.D. Differences in physiology and growth between coastal and inland varieties of Douglas-fir seedlings in a common garden. **Thermochimica acta**, v. 422, n. 1-2, p. 75-79, 2004.

ANTONOVICS, J. Evolution in closely adjacent plant populations X: long-term persistence of prereproductive isolation at a mine boundary. **Heredity**, v. 97, n. 1, p. 33-37, 2006.

BARTON, K.E.; JONES, C.; EDWARDS, K.F.; SHIELS, A.B.; KNIGHT, T. Local adaptation constrains drought tolerance in a tropical foundation tree. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 4, p. 1540-1552, 2020.

BASKIN, C.C.; BASKIN, J.M. **Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination**. Elsevier, 1998.

BELMEHDI, O.; EL HARSAL, A.; BENMOUSSI, M.; LAGHMOUCHI, Y.; SENHAJI, N. S.; ABRINI, J. Effect of light, temperature, salt stress and pH on seed germination of medicinal plant *Origanum elongatum* (Bonnet) Emb. & Maire. **Biocatalysis and agricultural biotechnology**, v. 16, p. 126-131, 2018.

BENCKE, C.S.C.; MORELLATO, L.P.C. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Brazilian Journal of Botany**, v. 25, p. 269-275, 2002.

BHATT, A.; GAIROLA, S.; CARÓN, M.M.; SANTO, A.; MURRU, V.; EL-KEBLAWY, A.; MAHMOUD, T. Effects of light, temperature, salinity, and maternal habitat on seed germination of *Aeluropus lagopoides* (Poaceae): an economically important halophyte of arid Arabian deserts. **Botany**, v. 98, n. 2, p. 117-125, 2020.

BLANQUART, F.; KALTZ, O.; NUISMER, S.L.; GANDON, S. A practical guide to measuring local adaptation. **Ecology letters**, v. 16, n. 9, p. 1195-1205, 2013.

BOEGER, M.R.T.; GLUZEZAK, R.M. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. **Iheringia, Série Botânica**, v. 61, n. 1/2, p. 73-82, 2006.

BRADY, K.U.; KRUCKEBERG, A.R.; BRADSHAW JR, H.D. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 36, p. 243-266, 2005.

BRAZ, M.I.G.; DE MATTOS, E.A. Seed dispersal phenology and germination characteristics of a drought-prone vegetation in Southeastern Brazil. **Biotropica**, v. 42, n. 3, p. 327-335, 2010.

BURTON, P.J. & MUELLER-DOMBOIS, M. Response of *Metrosideros polymorpha* seedlings to experimental canopy opening. **Ecology**, v. 65, p. 779–791, 1984.

CAMPBELL, G.; MIELKE, M.S.; RABELO, G.R.; DA CUNHA, M. Key anatomical attributes for occurrence of *Psychotria schlechtendaliana* (Müll. Arg.) Müll. Arg. (Rubiaceae) in different successional stages of a tropical moist forest. **Flora**, v. 246, p. 33-41, 2018.

CARVALHO, N.M.; NAKAGAWA, J. **Sementes: ciências, tecnologia e produção** Fundação Cargill, 3 ed., Campinas, 1988.

CASTRO, RD de; BRADFORD, K.J.; HILHORST, H.W.M. Embebição e reativação do metabolismo. **Germinação: do básico ao aplicado**, v. 1, p. 149-162, 2004.

CEPEMAR. **Plano de manejo do Parque Estadual Paulo César Vinha**. Relatório Técnico COM RT. 2007.

CHAVE, J. Measuring wood density for tropical forest trees. **A field manual for the CTFS sites**, p. 1-7, 2005.

CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S.L.; SWENSON, N.G.; ZANNE, A.E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

CHOAT, B.; JANSEN, S.; BRODRIBB, T.J.; COCHARD, H.; DELZON, S.; BHASKAR, R.; ZANNE, A.E. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, n. 7426, p. 752-755, 2012.

COOPER, M.; BOSCHI, R.S.; SILVA, L.F.S.D.; TOMA, R.S.; VIDAL-TORRADO, P. Hydro-physical characterization of soils under the Restinga Forest. **Scientia Agricola**, v. 74, p. 393-400, 2017.

CORNWELL, W.K.; ACKERLY, D.D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, v. 79, n. 1, p. 109-126, 2009.

CORREIA, C.M.B.; DIAS, A.T.C.; SCARANO, F.R. Plant-plant associations and population structure of four woody plant species in a patchy coastal vegetation of Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 33, p. 607-613, 2010.

DALY, D.C.; FINE, P.V.A.; MARTÍNEZ-HABIBE, M.C. Burseraceae: a model for studying the Amazon flora. **Rodriguésia**, v. 63, p. 021-030, 2012a.

DALY, D.C., NEILL, D.; MARTÍNEZ-HABIBE, M.C. An ecologically significant new species of *Dacryodes* from the northern Andes. Studies in neotropical Burseraceae XV. **Brittonia**, v. 64, n. 1, p. 49-56, 2012b.

DALY, D.C. Burseraceae in lista de espécies da flora do Brasil. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, 2014. Disponível em: < <http://floradobrasil> >. Acesso em: 21 de nov. de 2021.

DALY, D.C.; PERDIZ, R.O.; FINE, P.V.; DAMASCO, G.; MARTÍNEZ-HABIBE, M.C.; CALVILLO-CANADELL, L. A review of Neotropical Burseraceae. **Brazilian Journal of Botany**, p. 1-35, 2022.

DA SILVA, C.A.; CORREA, A.D.O.; DE FIGUEIREDO, M.V.O.; PRANDINI, M.K.; JUNIOR, M.C.; DE OLIVEIRA, V.R.P.; ARMANI, F.A.S. Diagnóstico da restinga de Pontal do Paraná, litoral paranaense, através da utilização de drones. **Revista Técnico-Científica**, n. 14, 2018.

DA SILVEIRA, T.I.; BOEGER, M.R.T.; MARANHO, L.T.; DE MELO, J.C.F.; SOFFIATTI, P. Functional leaf traits of 57 woody species of the Araucaria Forest, Southern Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 38, n. 2, p. 357-366, 2015.

DAWSON, J. W.; STEMMERMANN, L. **Manual of the flowering plants of Hawaii, 2nd Edn Bernice P. Bishop Museum Press, Honolulu, USA**, p. 964-970, 1999.

DE ARRUDA, M.R.; MOREIRA, A.; PEREIRA, J.C.R. Amostragem e cuidados na coleta de solo para fins de fertilidade. **Embrapa**, 2014.

DEWITT, T.J.; SCHEINER, S.M. (Ed.). **Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches**. Oxford University Press, 2004.

DIAS, A.T.C.; SCARANO, F.R. Clusia as nurse plant. In: **Clusia**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 55-71. 2007.

FAHN, A.; CUTLER, D.F. **Xerophytes**. Gebrüder Borntraeger, 1992.

FERREIRA, L.C.; THOMAZI, R.D.; OLIVEIRA, D.A.C.; SILVA, A.G. Estrutura populacional e padrão espacial de *Protium icicariba* (DC.) Marchand na Área de Proteção Ambiental de Setiba, Espírito Santo, sudeste do Brasil. **Natureza on line**, v. 8, n. 1, p. 39-45, 2010.

FERREIRA, P.; SILVA, A.G.A. vegetação arbustiva aberta em regeneração espontânea dentro de uma Unidade de Conservação de Proteção Integral, numa restinga após impacto de extração de areia. **Natureza on line**, v. 12, p. 51-60, 2014.

FINE, P.V.; ZAPATA, F.; DALY, D.C. Investigating processes of neotropical rain forest tree diversification by examining the evolution and historical biogeography of the Protieae (Burseraceae). **Evolution**, v. 68, n. 7, p. 1988-2004, 2014.

FITZPATRICK, B.M. Underappreciated consequences of phenotypic plasticity for ecological speciation. **International Journal of Ecology**, v. 2012, 2012.

FOLHARINI, S.; OLIVEIRA, R.D.; FURTADO, A.D.S. Unidades geoambientais do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, litoral norte fluminense. **Embrapa Territorial-Artigo em periódico indexado (ALICE)**, 2020.

FRY, J.D. Multilocus models of sympatric speciation: Bush versus Rice versus Felsenstein. **Evolution**, v. 57, n. 8, p. 1735-1746, 2003.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INPE. **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica: período 2019/2020, Relatório Técnico**. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica, 2021.

GAVRILETS, S. Perspective: models of speciation: what have we learned in 40 years? **Evolution**, v. 57, n. 10, p. 2197-2215, 2003.

GILBERT, S.F.; EPEL, D. **Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine, and evolution**. 2009.

GUEDES, R.S.; ALVES, E.U.; VIANA, J.S.; GONÇALVES, E.P.; LIMA, C.R.D.; SANTOS, S.D.R.N.D. Germinação e vigor de sementes de Apeiba tibourbou submetidas ao estresse hídrico e diferentes temperaturas. **Ciência Florestal**, v. 23, p. 45-53, 2013.

GUTTERMAN, Y. Maternal effects on seeds during development. **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**, v. 2, p. 410, 2000.

HALL, M.C.; WILLIS, J.H. Divergent selection on flowering time contributes to local adaptation in *Mimulus guttatus* populations. **Evolution**, v. 60, n. 12, p. 2466-2477, 2006.

HERRERA, A. Responses to flooding of plant water relations and leaf gas exchange in tropical tolerant trees of a black-water wetland. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 106, 2013.

HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. **Journal of Ecology**, v. 91, n. 3, p. 475-484, 2003.

HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C.; MOREIRA, M.Z., & HARIDASAN, M. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, v. 19, n. 6, p. 932-940, 2005.

INMET/BDMEP. (2022). **INMET - Instituto Nacional de Meteorologia / BDMEP - Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa. Normais Climatológicas (1990-2021)**. Disponível em: < <https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/inmet?r=bdmep/bdmep> >. Acesso em: 21 de setembro de 2022.

<https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/inmet?r=bdmep/bdmep>

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). **Summary for policymakers. In Global warming of 1.5°C**. Geneva: World Meteorological Organization, 2018.

KAWECKI, T.J.; EBERT, D. Conceptual issues in local adaptation. **Ecology letters**, v. 7, n. 12, p. 1225-1241, 2004.

KATABUCHI, M.; KUROKAWA, H.; DAVIES, S.J.; TAN, S.; NAKASHIZUKA, T. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 3, p. 643-651, 2012.

KONDRASHOV, A.S. Accumulation of Dobzhansky-Muller incompatibilities within a spatially structured population. **Evolution**, v. 57, n. 1, p. 151-153, 2003.

KOPP, M.; SERVEDIO, M.R.; MENDELSON, T.C.; SAFRAN, R.J.; RODRÍGUEZ, R.L.; HAUBER, M.E.; SCORDATO, E.C.; SYMES, L.B.; BALAKRISHNAN, C.N.; ZONANA, D.M.; VAN DOORN, G.S. Mechanisms of assortative mating in speciation with gene flow: connecting theory and empirical research. **The American Naturalist**, v. 191, n. 1, p. 1-20, 2018.

KOZUKA, T.; HORIGUCHI, G.; KIM, G.T.; OHGISHI, M.; SAKAI, T. The different growth responses of the *Arabidopsis thaliana* leaf blade and the petiole during shade avoidance are regulated by photoreceptors and sugar. **Plant and Cell Physiology**, v. 46, n. 1, p. 213-223, 2005.

KRAUS, J.E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. 1997.

KURTZ, B.C.; GOMES, J.C.; SCARANO, F.R. Structure and phytogeographic relationships of swamp forests of Southeast Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, p. 647-660, 2013.

KUNSTLER, G., FALSTER, D., COOMES, D.A., HUI, F., KOOYMAN, R.M., LAUGHLIN, D.C., POORTER, L., VANDERWEL, M., VIEILLEDENT, G.,

WRIGHT, S.J., AIBA, M., BARALOTO, C., CASPERSEN, J., CORNELISSEN, J.H.C., GOURLET-FLEURY, S., HANEWINKEL, M., HERAULT, B., KATTGE, J., KUROKAWA, H., ONODA, Y., PENUELAS, J., POORTER, H., URIARTE, M., RICHARDSON, S., RUIZ-BENITO, P., SUN, I.F., STÅHL, G., SWENSON, N.G., THOMPSON, J., WESTERLUND, B., WIRTH, C., ZAVALA, M.A., ZENG, H., ZIMMERMAN, J.K., ZIMMERMANN, N.E., WESTOBY, M. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 204-207, 2016.

KUSTER, V.C.; POSSATTI, L.; MARBACH, P.A.S.; MARTINS, M.L.L. Atributos florísticos e ecológicos de formações arbustivas da Restinga em área-chave para conservação da biodiversidade, Guarapari, ES, Brasil. **Hoehnea**, v. 46, 2019.

LAGHMOUCHI, Y.; BELMEHDI, O.; BOUYAHYA, A.; SENHAJI, N.S.; ABRINI, J. Effect of temperature, salt stress and pH on seed germination of medicinal plant *Origanum compactum*. **Biocatalysis and agricultural biotechnology**, v. 10, p. 156-160, 2017.

LAMBERS, H., CHAPIN, F.S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer, 2008.

LEVIS, N.A.; PFENNIG, D.W. Plasticity-led evolution: A survey of developmental mechanisms and empirical tests. **Evolution e Development**, v. 22, n. 1-2, p. 71-87, 2020.

LIU, Y.; YE, N.; LIU, R.; CHEN, M.; ZHANG, J. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> mediates the regulation of ABA catabolism and GA biosynthesis in *Arabidopsis* seed dormancy and germination. **Journal of experimental botany**, v. 61, n. 11, p. 2979-2990, 2010.

LOURENÇO, J.; NEWMAN, E.A.; MILANEZ, C.R.D.; THOMAZ, L.D.; ENQUIST, B.J. Assessing trait driver theory along abiotic gradients in tropical plant communities. **bioRxiv**, 2020.

LOURENÇO, J.; NEWMAN, E.A.; MILANEZ, C.R.D.; THOMAZ, L.D.; ENQUIST, B.J. Soil-associated drivers of plant traits and functional composition in Atlantic Forest coastal tree communities. **Ecosphere**, v. 12, n. 7, p. e03629, 2021.

LOWRY, D.B.; ROCKWOOD, R.C.; WILLIS, J.H. Ecological reproductive isolation of coast and inland races of *Mimulus guttatus*. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, v. 62, n. 9, p. 2196-2214, 2008.

MCDANIEL, S.; OSTERTAG, R. Strategic light manipulation as a restoration strategy to reduce alien grasses and encourage native regeneration in Hawaiian mesic forests. **Applied Vegetation Science**, v. 13, n. 3, p. 280-290, 2010.

MACNAIR, M.R.; GARDNER, M.P. The evolution of edaphic endemics. In: **Endless forms. Species and speciation**. Oxford University Press, New York, p. 157-171, 1998.

MAGNAGO, L.F.S.; MARTINS, S.V.; SCHAEFER, C.E.G.; NERI, A.V. Gradiente fitofisionômico-edáfico em formações florestais de Restinga no Sudeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, p. 734-746, 2010.

MAGNAGO, L.F.S.; MARTINS, S.V.; SCHAEFER, C.E.G.R.; NERI, A.V. Structure and diversity of restingas along a flood gradient in southeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, p. 801-809, 2013.

MANI, G.S.; CLARKE, B.C. Mutational order: a major stochastic process in evolution. **Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences**, v. 240, n. 1297, p. 29-37, 1990.

MATALLANA, G., WENDT, T., ARAUJO, D.S.; SCARANO, F.R. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. **American Journal of Botany**, v. 92, n. 9, p. 1513-1519, 2005.

MARTIN, L.; SUGUIO, K.; DOMINGUEZ, J.M.L.; FLEXOR, J.M. **Geologia do Quaternário Costeiro do Litoral Norte do Rio de Janeiro e do Espírito Santo**. Belo Horizonte: CPRM, 1997.

MATTHEWS, R.B.; AZAM-ALI, S.N.; PEACOCK, J.M. Response of four sorghum lines to mid-season drought. II. Leaf characteristics. **Field Crops Research**, v. 25, n. 3-4, p. 297-308, 1990.

MELO JÚNIOR, J.C.F.; BOEGER, M.R.T. Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from restinga in southern Brazil. **Acta Biologica Colombiana**, v. 21, n. 1, p. 51-62, 2016.

MOLITOR A.M.; BU, Z.; YU, Y.; SHEN, H. Arabidopsis AL PHD-PRC1 Complexes Promote Seed Germination through H3K4me3-to-H3K27me3 Chromatin State Switch in Repression of Seed Developmental Genes. **PLoS Genet**, v. 10, n. 1, p. e1004091, 2014.

MONTEZUMA, R.D.C.M.; ARAUJO, D.S.D. Estrutura da vegetação de uma restinga arbustiva inundável no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro. **Pesquisas, Botânica**, n. 58, p. 157-176, 2007.

MORRISON, K. R.; STACY, E. A. Intraspecific divergence and evolution of a life-history trade-off along a successional gradient in Hawaii's *Metrosideros polymorpha*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 27, n. 6, p. 1192– 1204, 2014.

MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant, Cell & Environment**, v. 25, n. 2, p. 239-250, 2002.

MURRU, V.; SANTO, A.; GALLO, M.; CARDONA, C.; BOI, M.; BACCHETTA, G. Comparative germination ecology and seedling growth of two Ibero-Levantine endemic species belonging to the *Silene mollissima* aggregate (Caryophyllaceae). **Flora**, v. 227, p. 10-17, 2017.

MURTHY, K.S.R.; REDDY, M.C.; RANI, S.S.; PULLAIAH, T. Bioactive principles and biological properties of essential oils of Burseraceae: A review. **Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry**, v. 5, n. 2, p. 247, 2016.

NASCIMENTO, H.H.C.D.; NOGUEIRA, R.J.M.C.; SILVA, E.C.D.; SILVA, M.A.D. Análise do crescimento de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes níveis de água no solo. **Revista Árvore**, v. 35, p. 617-626, 2011.

NEWSTROM, L.E.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, p. 141-159, 1994.

NIINEMETS, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological Research**, v. 25, n. 4, p. 693-714, 2010.

NOBLE, D.W.A.; RADERSMA, R.; ULLER, T. Plastic responses to novel environments are biased towards phenotype dimensions with high additive

genetic variation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 27, p. 13452-13461, 2019.

NOSIL, P. **Ecological speciation**. Oxford University Press, 2012.

ORCHARD, K. A.; CERNUSAK, L. A.; HUTLEY, L. B. Photosynthesis and water-use efficiency of seedlings from northern Australian monsoon forest, savanna and swamp habitats grown in a common garden. **Functional Plant Biology**, v. 37, n. 11, p. 1050-1060, 2010.

PARSONS, K.J.; MCWHINNIE, K.; PILAKOUTA, N.; WALKER, L. Does phenotypic plasticity initiate developmental bias? **Evolution & Development**, v. 22, n. 1-2, p. 56-70, 2020.

PEREIRA, O.J. Restinga: origem, estrutura e diversidade. **Desafios da botânica brasileira no novo milênio: inventário, sistematização e conservação da biodiversidade vegetal**, v. 1, p. 177-179, 2003.

PEREIRA, I.F.; DA COSTA, A.P.F.; SRBEK-ARAUJO, A.C.; GUIMARÃES, L.J.; MERENCIO, A.F.; DA SILVA, A.G. The Dispersion of Diaspores of *Protium icicariba* (Burseraceae)-a Networked or Multifactorial System?. **Journal of chemical ecology**, v. 46, n. 2, p. 163-175, 2020.

PFENNIG, D.W.; WUND, M.A.; SNELL-ROOD, E.C.; CRUICKSHANK, T.; SCHLICHTING, C. D.; MOCZEK, A. P. **Trends in ecology & evolution**, v. 25, n. 8, p. 459-467, 2010.

PIMENTEL, M.C.P.; BARROS, M.J.; CIRNE, P.; DE MATTOS, E.A.; OLIVEIRA, R.C.; PEREIRA, R.C.; PEREIRA, M.C.A.; SCARANO, F.R.; ZALUAR, H.L.T.; ARAUJO, D.S.D. Spatial variation in the structure and floristic composition of "restinga" vegetation in southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 543-551, 2007.

PIRES, L.A.; BRITZ, R.M.D.; MARTEL, G.; PAGANO, S.N. Produção, acúmulo e decomposição da serapilheira em uma restinga da Ilha do Mel, Paranaguá, PR, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 1, p. 173-184, 2006.

PORCEDDU, M.; MATTANA, E.; PRITCHARD, H.W.; BACCHETTA, G. Thermal niche for in situ seed germination by Mediterranean mountain streams: model

prediction and validation for *Rhamnus persicifolia* seeds. **Annals of Botany**, v. 112, n. 9, p. 1887-1897, 2013.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New phytologist**, v. 182, n. 3, p. 565-588, 2009.

POORTER, H.; NIKLAS, K.J.; REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; POOT, P.; MOMMER, L. Hendrik et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30-50, 2012.

PRATT, R.B.; JACOBSEN, A.L.; EWERS, F.W.; DAVIS, S.D. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. **New phytologist**, v. 174, n. 4, p. 787-798, 2007.

RADERSMA, R.; NOBLE, D.W.A.; ULLER, T. Plasticity leaves a phenotypic signature during local adaptation. **Evolution Letters**, v. 4, n. 4, p. 360-370, 2020.

REIS SOUZA, L.; GOMES TRINDADE, F.; APARECIDA DE OLIVEIRA, R.; COSTA, L.C.D.B.; MOREIRA GOMES, V.; DA CUNHA, M. Histochemical characterization of secretory ducts and essential oil analysis of *Protium* species (Burseraceae). **Journal of Essential Oil Research**, v. 28, n. 2, p. 166-171, 2016.

RICHARDS, E.J.; SERVEDIO, M.R.; MARTIN, C.H. Searching for sympatric speciation in the genomic era. **BioEssays**, v. 41, n. 7, p. 1900047, 2019.

RUNDLE, H.D.; NOSIL, P. Ecological speciation. **Ecology letters**, v. 8, n. 3, p. 336-352, 2005.

ROSADO, B.H.P.; DE MATTOS, E.A. On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. **Functional ecology**, v. 31, n. 10, p. 1969-1974, 2017.

ROSSATTO, D.R.; KOLB, R.M. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, p. 605-612, 2010.

RÜDIGER, A.L.; SIANI, A.C.; JUNIOR, V.F.V. The chemistry and pharmacology of the South America genus *Protium* Burm. f.(Burseraceae). **Pharmacognosy reviews**, v. 1, n. 1, p. 93-104, 2007.

SCHLUTER, D. **The ecology of adaptive radiation**. OUP Oxford, 2000.

SCHLUTER, D. Evidence for ecological speciation and its alternative. **Science**, v. 323, n. 5915, p. 737-741, 2009.

SCHMITT, M.; WATANABE, T.; JANSEN, S. The effects of aluminium on plant growth in a temperate and deciduous aluminium accumulating species. **AoB Plants**, v. 8, 2016.

SIANI, A.C.; GARRIDO, I.S.; MONTEIRO, S.S.; CARVALHO, E.S.; RAMOS, M.F. *Protium icicariba* as a source of volatile essences. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 32, n. 5, p. 477-489, 2004.

SILVERTOWN, J.; SERVAES, C.; BISS, P.; MACLEOD, D. Reinforcement of reproductive isolation between adjacent populations in the Park Grass Experiment. **Heredity**, v. 95, n. 3, p. 198-205, 2005.

STACY, E.A.; PARITOSH, B.; JOHNSON, M.A.; PRICE, D.K. Incipient ecological speciation between successional varieties of a dominant tree involves intrinsic postzygotic isolating barriers. **Ecology and evolution**, v. 7, n. 8, p. 2501-2512, 2017.

SUGUÍO, K.; MARTIN, L.; BITTENCOURT, A.C.; DOMINGUEZ, J.M.; FLEXOR, J.M.; DE AZEVEDO, A.E. Flutuações do nível relativo do mar durante o Quaternário Superior ao longo do litoral brasileiro e suas implicações na sedimentação costeira. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 15, n. 4, p. 273-286, 1985.

SUR, G.L.; KEATING, R.; SNOW, N.; STACY, E.A. Leaf Micromorphology Aids Taxonomic Delineation within the Hypervariable Genus *Metrosideros* (Myrtaceae) on O 'ahu1. **Pacific Science**, v. 72, n. 3, p. 345-361, 2018.

TEIXEIRA, P. C.; DONAGEMMA, G. K.; FONTANA, A.; TEIXEIRA, W. G. Manual de métodos de análise de solo. **Brasília: Embrapa**, p. 573, 2017.

TODOROVSKI, E.C.; JR, J.C.F.M.; AMORIM, M.W. Potencial plástico de *Nectandra oppositifolia* Nees. (Lauraceae) em fisionomias de floresta ombrófila densa e restinga. **Natureza on line**, v. 13, n. 12, p. 70-76, 2015.

TURNER, I.M. Sclerophylly: primarily protective?. **Functional ecology**, v. 8, n. 6, p. 669-675, 1994.

ULE, E. Die vegetation von Cabo Frio an der Küste von Brasilien. **Botanische Jahrbucher**, v. 28, p. 511-528, 1901.

VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M.A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **Journal of ecology**, v. 94, n. 6, p. 1103-1116, 2006.

VLEESHOUWERS, L.M.; BOUWMEESTER, H.J.; KARSSSEN, C.M. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. **Journal of Ecology**, p. 1031-1037, 1995.

VOGELMANN, T.C. Plant tissue optics. **Annual review of plant biology**, v. 44, n. 1, p. 231-251, 1993.

WAECHTER, J.L. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, série Botânica**, v. 33, n. 1, p. 49-68, 1985.

WEEKS, A.; ZAPATA, F.; PELL, S.K.; DALY, D.C.; MITCHELL, J.D.; FINE, P.V. To move or to evolve: contrasting patterns of intercontinental connectivity and climatic niche evolution in "Terebinthaceae"(Anacardiaceae and Burseraceae). **Frontiers in Genetics**, v. 5, p. 409, 2014.

WEST-EBERHARD, M.J. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 20, n. 1, p. 249-278, 1989.

WEST-EBERHARD, M. J. **Developmental plasticity and evolution**. Oxford University Press, 2003.

WEIS, A.E.; WINTERER, J.; VACHER, C.; KOSSLER, T.M.; YOUNG, C.A.; LEBUHN, G.L. Phenological assortative mating in flowering plants: the nature

and consequences of its frequency dependence. **Evolutionary Ecology Research**, v. 7, n. 2, p. 161-181, 2005.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D.D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; ... VILLAR, R. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

VIANA, B.F.; SILVA, F.O.; KLEINERT, A.M.P. A flora apícola de uma área restrita de dunas litorâneas, Abaeté, Salvador, Bahia. **Brazilian Journal of Botany**, v. 29, p. 13-25, 2006.

VIA, S. The Evolution of Phenotypic Plasticity: What Do We Really Know? **Edited by Leslie A. Real**, p. 35, 2017.

ZAMITH, L.R.; SCARANO, F.R. Produção de mudas de espécies das Restingas do município do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, p. 161-176, 2004.