

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

VINICIUS FERREIRA MOREIRA

**CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE FRUTOS, ACÚMULO DE
RESERVAS EM SEMENTES E ACLIMATAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE
POPULAÇÕES DE *Myrsine coriacea* (PRIMULACEAE) AO LONGO DE UM
GRADIENTE DE ALTITUDE**

VITÓRIA - ES

2022

VINICIUS FERREIRA MOREIRA

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE FRUTOS, ACÚMULO DE RESERVAS EM SEMENTES E ACLIMATAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE POPULAÇÕES DE *Myrsine coriacea* (PRIMULACEAE) AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ALTITUDE

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: Fisiologia Vegetal.

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

VITÓRIA - ES

2022

[PÁGINA DA FICHA CATALOGRÁFICA]

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE FRUTOS, ACÚMULO DE RESERVAS EM SEMENTES E ACLIMATAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE POPULAÇÕES DE *Myrsine coriacea* (PRIMULACEAE) AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ALTITUDE

VINICIUS FERREIRA MOREIRA

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 na área de concentração Fisiologia Vegetal.

Aprovada em 09 de novembro de 2022.

Comissão Examinadora:

Dr. [Paulo Cezar Cavatte] - UFES
Orientador e Presidente da Comissão

Dr^a. [Viviana Borges Corte] - UFES
Examinador Interno

Dr. [Elias Terra Werner] - UFES
Examinador Interno

Dr^a. [Tatiana Tavares Carrijo] - UFES
Examinador Externo

Dr. [Leandro Torres De Souza] - UFRR
Examinador Externo

DEDICATÓRIA

À minha avó Maria Silva Moreira, **DEDICO.**

AGRADECIMENTOS

À DEUS

À minha família pelas orações, apoio financeiro, encorajamento e incentivo;

Ao Orientador Dr. Paulo Cezar Cavatte por aceitar meu pedido de orientação, pela ajuda e profissionalismo;

À Professora e coordenadora do Projeto “*Respostas e efeitos das plantas num cenário de mudanças globais: Myrsine coriacea como uma espécie modelo*” Dr^a. Tatiana Tavares Carrijo por aceitar a minha participação nesse grande projeto;

À Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) pelo espaço físico para a execução deste trabalho;

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

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

Ao Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal da UFES, sob a responsabilidade do Professor Dr. José Eduardo Macedo Pezzopane e do Dr. João Vítor Toledo, pelo espaço cedido, pela colaboração, ajuda e atenção necessária para a execução do experimento nas casas de vegetação climatizadas;

Ao Dr. Josimar da Silva Aleixo pela ajuda e contribuição nas análises estatísticas;

À amiga Bárbara Ramaldes pela ajuda, companhia, oração, paciência, conselhos, enfim... obrigado por tudo!

Aos amigos Amélia Carlos, Angélica Tomazeli, Carla Roberta, Cosme Henrique, Geovana Cola, Jéssica Pereira, Karina Ferreira, Keila Brito, Lara Gomes, Lidiane Gomes, *Little* Sônia, Mariana Fonseca, Renan Hollunder, Renê Lemos, Rosana Oliveira e Thamara Arão, pelo companheirismo, pela ajuda, palavras de incentivos e força para realização dos trabalhos;

Ao grupo Ecofisiologia pelo auxílio durante o experimento;

Ao grupo Releitores pelas contribuições textuais.

Aos Professores, Coordenadores, Secretários e Técnicos que me acompanharam e colaboraram para realização de toda a trajetória do curso;

Às igrejas: Maranata de Jerônimo Monteiro e Ebenezer de Alegre pelas orações.

“Tenho-me esforçado por não rir das ações humanas, por não as deplorar nem as odiar, mas
por entendê-las”.

Baruch Spinoza

RESUMO

Nosso objetivo foi analisar as respostas morfológicas e o acúmulo de compostos de reservas em frutos e sementes de populações de *Myrsine coriacea* provenientes de diferentes altitudes, bem como avaliar o potencial de aclimação fotossintética de mudas da espécie submetidas a cenários climáticos contrastantes. O estudo foi conduzido em duas etapas. Na primeira etapa (Capítulo 1), testou-se a hipótese de que frutos e sementes de *M. coriacea* apresentam menor tamanho e aumento no acúmulo de reservas mais energéticas com o aumento da altitude. Para tal, frutos foram coletados em matrizes de dez populações ao longo de um gradiente de altitude de 1521 m (639 a 2160 m). Após a coleta, as características morfológicas e bioquímicas das sementes e do pericarpo foram determinadas. Nosso resultado demonstrou que o tamanho dos frutos (diâmetro e massa seca) diminuiu com o aumento da altitude. Enquanto o pericarpo e a semente apresentaram maiores acúmulos de fenóis solúveis totais com o aumento da altitude, corroborando com a hipótese de que frutos e sementes de *M. coriacea* apresentam menor tamanho e aumento no acúmulo de reservas mais energéticas com o aumento da altitude. Na segunda etapa (Capítulo 2), testou-se a hipótese de que matrizes de *M. coriacea* localizadas em altitudes mais elevadas, em relação às de menores altitudes, apresentam mudas com menor capacidade de aclimação fotossintética sob condições de maior temperatura e déficit de pressão de vapor (alta demanda atmosférica). Para tal, foram produzidas mudas de sete populações de *M. coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude de 1135 m (639 a 1774 m). Inicialmente, mudas das sete populações foram cultivadas em vasos sob duas condições térmicas contrastantes (AD - alta demanda atmosférica e BD - baixa demanda atmosférica), estabelecidas em casas de vegetação (140 m de altitude). Após quatro meses de cultivo, quatro indivíduos de cada população cultivados em AD foram transferidos para BD (ADBD) e vice-versa (BDAD), estabelecendo quatro tratamentos térmicos (AD, BDAD, BD e ADBD). As trocas gasosas e a fluorescência da clorofila *a* foram determinadas durante 24 h, com início às 04:00 h e medições sendo realizadas com intervalos de 3 h. Mudas de todas as populações avaliadas apresentaram a mesma capacidade de aclimação da maquinaria fotossintética aos tratamentos térmicos. A população de maior altitude (MAC - 1774 m) apresentou fotoinibição crônica (menor F_v/F_m), menor capacidade fotossintética (A e A_g),

maior proporção de dissipação energética na fotorrespiração em relação a fotossíntese bruta (R_p/A_g) e maior pressão oxidativa nos cloroplastos (ETR/A_g), independentemente dos tratamentos térmicos. Em BD, as mudas (BD e ADBD) apresentaram menor abertura estomática (menor g_s) e maior eficiência intrínseca no uso da água (A/g_s), independentemente da população. Os resultados evidenciam que populações de *M. coriacea* localizadas em altitudes elevadas estão localmente adaptadas e, em condições climáticas impostas por um cenário de aquecimento global, podem estar mais ameaçadas. Destacamos a necessidade de adoção de estratégias de preservação e manejo sustentável de florestas tropicais devido à maior sensibilidade ao aumento da temperatura em consequência das mudanças climáticas.

Palavras-chave: Compostos fenólicos • estresses • floresta tropical • fotorrespiração • temperatura

ABSTRACT

Our objective was to analyze the morphological responses and accumulation of reserve compounds in fruits and seeds of populations of *Myrsine coriacea* from different altitudes, as well as to evaluate the photosynthetic acclimatization potential of seedlings of the species submitted to contrasting climatic scenarios. The study was conducted in two stages. In the first stage (Chapter 1), the hypothesis is being hypothesized that fruits and seeds of *M. coriacea* present smaller size and increase in the accumulation of more energy reserves with increasing altitude. For this purpose, fruits were collected from matrices of ten populations along an altitude gradient of 1521 m (639 to 2160 m). After collection, the morphological and biochemical characteristics of seeds and pericarp were determined. Our result showed that fruit size (diameter and dry mass) decreased with increasing altitude. While the pericarp and seed showed greater accumulation of total soluble phenols with increasing altitude, corroborating the hypothesis that fruits and seeds of *M. coriacea* are smaller and increase in the accumulation of more energy reserves with increasing altitude. In the second stage (Chapter 2), the hypothesis was tested that *M. coriacea* matrices located at higher altitudes, compared to those at lower altitudes, present seedlings with less capacity for photosynthetic acclimatization under conditions of higher temperature and pressure deficit of steam (high atmospheric demand). For this purpose, seedlings of seven populations of *M. coriacea* were produced, located along an altitude gradient of 1135 m (639 to 1774 m). Initially, seedlings from the seven populations were cultivated in pots under two contrasting thermal conditions (AD - high atmospheric demand and BD - low atmospheric demand), established in greenhouses (140 m altitude). After four months of cultivation, four individuals from each population cultivated in AD were transferred to BD (ADBDB) and vice versa (BDAD), establishing four heat treatments (AD, BDAD, BD and ADBDB). Gas exchanges and chlorophyll a fluorescence was determined during 24 h, starting at 04:00 h and measurements were performed at 3 h intervals. Seedlings from all evaluated populations showed the same ability to acclimatize the photosynthetic machinery to heat treatments. The higher altitude population (MAC - 1774 m) showed chronic photoinhibition (lower F_v / F_m), lower photosynthetic capacity (A and A_g), higher proportion of energy dissipation in photorespiration in relation to gross photosynthesis (R_p / A_g) and higher oxidative pressure in chloroplasts (REE / A_g), regardless of heat treatments. In BD, seedlings (BD and ADBDB) showed lower stomatal opening (lower g_s) and higher intrinsic water use efficiency (A / g_s).

), regardless of population. The results show that populations of *M. coriacea* located at high altitudes are locally adapted and, under climatic conditions imposed by a scenario of global warming, may be more threatened. We highlight the need to adopt strategies for the preservation and sustainable management of tropical forests due to their greater sensitivity to temperature increases as a result of climate change.

Keywords: Phenolic compounds • stresses • tropical forest • photorespiration • temperature

LISTA DE FIGURAS

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Figura 1. *Myrsine coriacea*. A – Indivíduos adultos localizados no município de Alegre - ES; B - Ramo e pecíolos cobertos por tricomas ferrugíneos; C - Ramo com frutos maduros. Fonte: Autor, 2019.....46

CAPÍTULO 1

Figura 1: Localização das populações de coleta dos frutos da espécie *Myrsine coriacea*, nas regiões sul e serrana do Espírito Santo e região da zona da mata de Minas Gerais.....57

Figura 2: A) Esquematização da semente (esquerda) e do pericarpo (direita) sob lupa 1,25x de aumento; (B) Diferença do diâmetro da semente coletada em população de MUQ (esquerda), e em CAQ (direita), demonstrando a divergência morfológica entre a população de baixa e alta altitude. (Gasparini, 2019).....63

Figura 3: Respostas morfológicas no pericarpo e nas sementes de indivíduos de *Myrsine coriacea* localizados ao longo de um gradiente de altitude (A) Diâmetro equatorial, DE (mm); (B) Diâmetro polar, DP (mm); (C) massa seca dos frutos, MSF (mg); (D) massa seca das sementes, MSS (mg); (E) fração da massa seca do pericarpo, FDP (mg); (F) fração da massa seca da semente, FDS (mg mg⁻¹). Barras representadas pelo desvio padrão; letras iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.....64

Figura 4: Compostos de reserva (mg g⁻¹) nas sementes e no pericarpo de frutos de *Myrsine coriacea* localizados ao longo de um gradiente de altitude. (A) lipídios totais (LIP); (B) proteínas totais (PRO); (C) fenóis solúveis totais (FHE); (D) açúcares solúveis totais (AST); (E) amido (AMI). Barras representam o desvio padrão. Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.....65

Figura 5: Regressões lineares das características morfológicas dos frutos e sementes em relação às altitudes das populações de <i>Myrsine coriacea</i> . Cada ponto representa uma população. (A) Diâmetro equatorial (ED); (B) Diâmetro polar (PD); (C) Massa seca do fruto (MSF); (D) Massa seca da semente (MSS). $P < 0,05$	66
Figura 6: Regressões lineares dos compostos de reservas nas sementes e no pericarpo em relação às altitudes das populações de <i>Myrsine coriacea</i> . Cada ponto representa uma população. (A) Lipídios totais no pericarpo (PLi); (B) Fenóis solúveis totais no pericarpo (PPh); (C) Fenóis solúveis totais na semente (SPh). $P < 0,05$	67
Figura 7: Análise de coordenadas principais (PCoA) elaborada baseada nas características funcionais das sementes e do pericarpo de dez populações de <i>Myrsine coriacea</i> ao longo de um gradiente de altitude. O valor de probabilidade de significância (P) obtido pela PERMANOVA.....	68

CAPÍTULO 2

Figura 1: Etapas de produção de mudas de <i>Myrsine coriacea</i> . A: estratificação das sementes em bandejas de polipropileno contendo areia como substrato; B: emergência das plântulas; C: repicagem das plântulas para tubetes de polipropileno.....	89
Figura 2: Variações médias de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) (A) e DPV (KPa) (B) ao longo do dia em casas de vegetação climatizadas, durante o experimento, simulando ambientes com alta demanda atmosférica (AD) e baixa demanda atmosférica (BD).	91
Figura 3. Mudas de <i>Myrsine coriacea</i> após serem transplantadas dos tubetes para os vasos. Fonte: Autor, 2019.....	92
Figura 4. Assimilação líquida de CO_2 (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; faixa branca) e respiração no escuro (R_d , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; faixa cinza), verificadas ao longo do dia em plantas de sete populações de <i>Myrsine coriacea</i> localizadas ao longo de um gradiente de altitude e submetidas a quatro tratamentos térmicos (AD - alta demanda atmosférica; BD – baixa demanda atmosférica; ADBD - indivíduos de AD transferidos BD; BDAD - indivíduos de BD transferidos AD). MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul (1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Os pontos representam a média aritmética, e as letras representam as diferenças significativas entre as populações (teste SK, $p <$	

0,05).....96

Figura 5. Condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) verificada ao longo do dia em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude e submetidas a quatro tratamentos térmicos (AD - alta demanda atmosférica; BD – baixa demanda atmosférica); ADBD - indivíduos de AD transferidos BD; BDAD - indivíduos de BD transferidos AD). MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul (1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Os pontos representam a média aritmética, e as letras representam as diferenças significativas entre as populações (teste SK, $p < 0,05$).....97

Figura 6. Transpiração foliar (E , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) verificada ao longo do dia em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude e submetidas a quatro tratamentos térmicos (AD - alta demanda atmosférica; BD – baixa demanda atmosférica); ADBD - indivíduos de AD transferidos BD; BDAD - indivíduos de BD transferidos AD). MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul (1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Os pontos representam a média aritmética, e as letras representam diferenças significativas entre as populações (teste SK, $p < 0,05$).....98

Figura 7. Rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v/F_m), determinado na antemanhã (04:00 h) em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude e submetidas a quatro tratamentos térmicos (AD - alta demanda atmosférica; BD – baixa demanda atmosférica); ADBD - indivíduos de AD transferidos BD; BDAD - indivíduos de BD transferidos AD). MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul (1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Médias seguidas por letras diferentes são significativamente diferentes (teste SK, $P \leq 0,05$). Δ Representa a média.....99

Figura 8: (A) Assimilação líquida de CO_2 (A); (B) Transpiração (E); (C) Taxa de transporte de elétrons (ETR); (D) Assimilação bruta de CO_2 (A_g); (E) Relação entre a taxa de fotorrespiração e assimilação bruta de CO_2 (R_p/A_g); (F) Relação entre a taxa de transporte de elétrons e assimilação bruta de CO_2 (ETR/A_g), acumulada após 24 horas em plantas de sete

populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude. MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul (1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Δ representa a média de cada população. Médias seguidas por mesma letra não são estatisticamente diferentes (teste SK, $p < 0,05$).....101

Figura 9: (A) Respiração no escuro (R_d); (B) Condutância estomática (g_s); (C) Concentração interna de CO_2 (C_i); (D) Taxa de transporte de elétrons (ETR); (E) Eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s), acumulada após 24 horas em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude e submetidas a quatro tratamentos térmicos (AD - alta demanda atmosférica; BD – baixa demanda atmosférica; ADBD - indivíduos de AD transferidos BD; BDAD - indivíduos de BD transferidos AD). Δ representa a média de cada ambiente. Médias seguidas por mesma letra não são estatisticamente diferentes (teste SK, $p < 0,05$).....102

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1: Coeficiente de variação intra e interpopulacional (CV intra e inter, respectivamente) de características funcionais nas sementes e pericarpo em dez populações de <i>Myrsine coriacea</i> ao longo de gradientes altitudinais.....	62
Tabela 2: Relação entre a altitude das populações e as características funcionais de semente e pericarpo de <i>Myrsine coriacea</i>	MATERIAL SUPLEMENTAR

CAPÍTULO 2

Tabela 1: Caracterização das populações de <i>Myrsine coriacea</i> situadas nas regiões sul e serrana do Espírito Santo e na região da zona da mata de Minas Gerais.....	88
Tabela 2: Valores da probabilidade de significância (<i>P</i> -valor) obtidos na análise de variância [Populações (POP), regimes térmicos (RT), transferência (T)] para as características fotossintéticas (área abaixo da curva) mensuradas durante o período de 24 horas. Assimilação líquida de CO ₂ (<i>A</i>), condutância estomática (<i>g_s</i>), transpiração (<i>E</i>), concentração intercelular de CO ₂ (<i>C_i</i>); taxa de transporte de elétrons (<i>ETR</i>), fotorrespiração (<i>R_p</i>), relação entre a taxa de fotorrespiração e assimilação bruta de CO ₂ (<i>R_p/A_g</i>), relação entre a taxa de elétrons e assimilação bruta de CO ₂ (<i>ETR/A_g</i>), respiração noturna (<i>R_d</i>), eficiência instantânea do uso da água (<i>E/A</i>) e eficiência intrínseca do uso da água (<i>A/g_s</i>).....	100

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

A	Taxa de assimilação líquida de CO ₂
AD	Alta demanda atmosférica
A_g	Taxa de assimilação bruta de CO ₂
ADBD	Indivíduos de alta demanda transferidos para baixa demanda
B	Proporção de luz nos comprimentos de onda azuis
β	Fração dos <i>quantum</i> absorvidos que atinge o PSII
BD	Baixa demanda atmosférica
BDAD	Indivíduos de baixa demanda transferidos para alta demanda
C_i	Concentração intracelular de CO ₂
CO₂	Dióxido de carbono
CV_{intra}	Coeficiente de Variação intrapopulacional
CV_{inter}	Coeficiente de Variação interpopulacional
CVT	Coeficiente de Variação Total
ED	Diâmetro equatorial
PD	Diâmetro do polo
DPV	Déficit de pressão de vapor do ar
E	Transpiração
ea	Pressão parcial de vapor
es	Saturação de vapor de água
ETR	Taxa de transporte de elétrons
E/A	Eficiência instantânea do uso da água
E/A_g	Eficiência intrínseca do uso da água
ETR/A_g	Relação entre a taxa de elétrons e assimilação bruta de CO ₂
MSF	Massa seca dos frutos
FDP	Fração massa seca do pericarpo
FDS	Fração massa seca da semente
F_v/F_m	Eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II
g_s	Condutância estomática
IPCC	<i>Intergovernmental Panel Climate Change</i>
KM	Constante de Michaelis-Menten

K_c	Constante de Michaelis-Menten para CO ₂
K_o	Constante de Michaelis-Menten para O ₂
LIP	Lipídios totais
PRO	Proteínas totais
R_d	Respiração noturna
R_L	Respiração na luz
R_p	Fotorrespiração
R_p/A_g	Relação entre a taxa de fotorrespiração e assimilação bruta
MSS	Massa seca da semente
STA	Amido
T	Temperatura
TRA	Transmitância foliar
AST	Açúcares solúveis totais
Φ	Eficiência quântica
Γ*	Ponto de fotocompensação luminoso na ausência de respiração no cloroplasto

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	21
2. OBJETIVO GERAL.....	24
3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	24
4. REFERÊNCIA.....	25
5. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	31
5.1. <i>Interferência da mudança climática na biodiversidade – um enfoque na Mata Atlântica</i>	31
5.2. <i>Gradiente altitudinal como campo experimental</i>	36
5.3. <i>Estratégias e características funcionais para estudos da aclimação térmica</i>	39
5.4. <i>Atribuições morfológicas e compostos bioquímicos dos frutos e sementes</i>	40
5.5. <i>Respostas fotossintéticas ao aquecimento</i>	44
5.6. <i>Myrsine coriacea</i> (SW.) R. Br. Ex Roem & Schult (Primulaceae)	47

CAPÍTULO 1 – BIOMETRIA E CONCENTRAÇÃO DE COMPOSTOS DE RESERVA EM FRUTOS E SEMENTES DE *Myrsine coriacea* AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ALTITUDE.....

51

RESUMO.....	52
-------------	----

ABSTRACT.....	53
---------------	----

1. INTRODUÇÃO.....	54
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	56
2.1. <i>Origem, coleta e preparo do material</i>	56
2.2. <i>Características morfológicas dos frutos e sementes</i>	57
2.3. <i>Composição química do pericarpo e da semente</i>	58
2.4. <i>Coefficiente de variação intra e interpopulacional</i>	59
2.5. <i>Análise estatística</i>	59
3. RESULTADOS.....	60
4. DISCUSSÃO.....	68
5. CONCLUSÃO.....	75
6. REFERÊNCIAS.....	76

CAPÍTULO 2 – ACLIMATAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE POPULAÇÕES DE *Myrsine coriacea* (PRIMULACEAE) SUBMETIDAS A CENÁRIOS CLIMÁTICOS CONTRASTANTES.....

82

RESUMO.....	83
ABSTRACT.....	85
1. INTRODUÇÃO.....	86
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	88
2.1. <i>Identificação das populações, escolha dos indivíduos, obtenção e germinação das sementes</i>	88
2.2. <i>Local do experimento</i>	89
2.3. <i>Desenho experimental</i>	91
2.4. <i>Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a</i>	92
2.5. <i>Análise estatística</i>	94
3. RESULTADOS.....	94
4. DISCUSSÃO.....	103
5. CONCLUSÕES.....	108
6. REFERÊNCIAS.....	110
Material suplementar.....	117

1. INTRODUÇÃO GERAL

A temperatura é um fator vital para vida na Terra, principalmente quando se trata de espécies vegetais. Toda a atividade da planta é gerida por um limiar de temperatura que pode variar conforme o metabolismo da planta e entre diferentes espécies (MITTLER, 2006; YAMORI *et al.*, 2005; YAMORI *et al.*, 2014). No entanto, com o aumento da temperatura cada vez mais evidente em decorrência das mudanças climáticas, os ecossistemas naturais têm sofrido danos irreparáveis (*e.g.* alto índice de incêndios florestais, fragmentação e desertificação), limitando a capacidade reprodutiva e adaptativa das espécies (GUAN *et al.*, 2015; LANCASTER e HUMPHREYS, 2020; LENOIR *et al.*, 2008). Espécies tropicais apresentam um nicho térmico estreito. Consequentemente, com o aquecimento global, suas populações estarão mais sujeitas ao declínio, podendo até mesmo culminar na extinção da espécie (LAVERGNE *et al.*, 2006). De fato, as florestas tropicais estão mais susceptíveis às consequências das mudanças climáticas (GUAN *et al.*, 2015; LI *et al.*, 2016; PEREZ *et al.*, 2016; WAY e OREN, 2010).

Uma das florestas tropicais conhecida mundialmente pela sua riqueza natural e seu histórico de desmatamento é a Mata Atlântica. A Mata Atlântica é um bioma brasileiro que se estende ao longo de uma extensa faixa litorânea, fazendo divisa com outros biomas (RIBEIRO *et al.*, 2009). Além de possuir essa ampla distribuição territorial, a floresta é caracterizada por variações geográficas e diferentes condições climáticas as quais influenciarão na distribuição e riqueza das espécies (COLLI-SILVA e PIRANI, 2019; CAGLIONI *et al.*, 2018; JOLY *et al.*, 2014). No entanto, devido ao seu histórico de desmatamento e exploração de suas terras de forma insustentável em prol da urbanização e agricultura, uma grande parte da floresta foi perdida, enfraquecendo o processo de resiliência da vegetação remanescente (ANDERSON e SONG, 2020; REZENDE *et al.*, 2015; REZENDE *et al.*, 2018). Atualmente, uma das maiores ameaças para as florestas tropicais é o avanço do aquecimento global (CORLETT, 2011). Destaca-se que florestas de altitudes mais elevadas, deverão possuir uma maior sensibilidade ao aumento da temperatura em consequência das mudanças climáticas (FRANÇA e STEHMANN, 2004), o que poderá

promover modificações na estrutura da comunidade florestal ao longo do gradiente altitudinal.

Ao longo de um gradiente de altitude, um conjunto de fatores bióticos e abióticos determinam a composição da floresta à medida que a altitude aumenta, afetando diretamente no estabelecimento e crescimento de plantas (CAGLIONI *et al.*, 2018; CONG *et al.*, 2022; DEREBE *et al.*, 2019; KÖRNER, 2007). As mudanças dos fatores ambientais que ocorrem com o aumento da altitude (*e.g.* decréscimo da temperatura e da pressão atmosférica) afetam o desempenho das plantas, promovendo ajustes morfológicos e fisiológicos, os quais possibilitam o estabelecimento dos indivíduos no ambiente (ABDUSALAM e LI, 2018; ADAMIDIS *et al.*, 2021; BU *et al.*, 2019; DI CECCO *et al.*, 2019; FRICKE e WRIGHT, 2016; PARIDARI *et al.*, 2013; VITASSE *et al.*, 2010; WANG *et al.*, 2020). No entanto, com o aumento da temperatura global, a fotossíntese é um dos primeiros processos fisiológico afetado (SHARKEY, 2005), alterando outros processos metabólicos e, conseqüentemente, as características morfológicas e fenológicas (NEVES *et al.*, 2019; RENNENBERG *et al.*, 2006; SHARKEY, 2005; SIVADASAN *et al.*, 2017), incluindo o processo de formação e germinação das sementes (TOGNETTI *et al.*, 2019; VASSEUR *et al.*, 2011).

Como uma das estratégias de sobrevivência às mudanças ambientais, as espécies tendem a migrar (por meio da dispersão de sementes ou propágulos) para locais onde a temperatura é mais favorável, principalmente àqueles localizados em altitude mais elevadas (RAMÍREZ-VALIENTE *et al.*, 2014). Contudo, considerando que às populações de altitudes mais elevadas estão adaptadas a temperaturas mais baixas, um aumento da temperatura poderá promover uma limitação de processos metabólicos e, conseqüentemente, à perda do potencial competitivo (MALHI *et al.*, 2010; MÁTYÁS *et al.*, 2010), podendo levar a extinção (MATHIASSEN e PREMOLI, 2016). Logo, entender o comportamento das plantas ao longo de um gradiente altitudinal, será importante para prever sua resposta às mudanças climáticas associada com a disponibilidade de recursos (GUAN *et al.*, 2015).

Embora as respostas fisiológicas ao estresse térmico estejam bem estruturadas, há muitas dúvidas de como diferentes populações provenientes de altitudes elevadas podem lidar com o aumento da temperatura em decorrência das mudanças climáticas (RANGWALA e MILLER, 2012). Avaliar a capacidade de adaptação de populações ao longo de um gradiente de altitude, é fundamental para compreender quais características

ecofisiológicas permitem a sobrevivência *in situ*, apesar de um clima em constante mudanças (ANDERSON e GEZON, 2015; CHEVIN *et al.*, 2010; NICOTRA *et al.*, 2010). Por outro lado, conhecer as estratégias ecofisiológicas dessas espécies é importante para identificar os indivíduos mais adaptados para serem utilizados em trabalhos de restauração (OLGUIN *et al.*, 2020).

A capacidade de uma espécie de planta se aclimatar (via plasticidade fenotípica) ou se adaptar localmente, é crucial para persistir diante das variações climáticas (NICOTRA *et al.*, 2015; PFENNIGWERTH *et al.*, 2017). A plasticidade fenotípica e a adaptação local são estratégias que permitem às espécies continuarem em seus ambientes por meio de modificações nas suas características funcionais e/ou alteração na frequência alélica, conferindo maior capacidade de resistência e resiliência às condições estressantes, afetando o crescimento e desenvolvimento das plantas e, conseqüentemente, a capacidade de persistência diante de novas condições ambientais (COCHRANE *et al.*, 2015; NICOTRA *et al.*, 2010; SULTAN e SONIA, 2000). Devido à alta diversidade genética e plasticidade fenotípica, muitas espécies se estabelecem com êxito em diferentes habitats e zonas altitudinais (MERILÄ e HENDRY, 2014; PŠIDOVÁ *et al.*, 2018; READ *et al.*, 2014).

Myrsine coriacea é uma espécie nativa das Américas (ver em CARRIJO *et al.*, 2017), com ampla distribuição na Mata Atlântica, podendo ser encontrada em beiras de estradas, áreas de sucessão e afloramentos rochosos (CARRIJO *et al.*, 2017; FREITAS e CARRIJO, 2008). Suas populações estão submetidas a diferentes condições climáticas, como àquelas que ocorrem ao longo de um gradiente de altitude e em diferentes fitofisionomias (CARRIJO *et al.*, 2017; SÁNCHEZ-TAPIA *et al.*, 2018), e pode apresentar plasticidade ecológica significativa através de uma variação nas suas características morfológicas, fisiológicas e fenológicas (MOREIRA, 2015; VALENTE, 2017; RAMALDES, 2020; PEREIRA *et al.*, 2022). Considerando essas informações, *M. coriacea* exibe um potencial para ser utilizada como espécie modelo em estudos ecofisiológicos com objetivo de entender as respostas de espécies arbóreas tropicais às mudanças climáticas.

2. OBJETIVO GERAL

- Analisar as respostas morfológicas e o acúmulo de compostos de reservas em frutos e sementes de populações de *M. coriacea* provenientes de diferentes altitudes, bem como o potencial de aclimação fotossintética em mudas submetidas a cenários climáticos contrastantes.

3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Investigar se as variações nas características morfológicas do fruto (pericarpo e semente) ocorrem independentemente da composição química;
- Avaliar o potencial de aclimação fotossintética de mudas de *M. coriacea* provenientes de populações localizadas ao longo de um gradiente de altitude sob dois cenários climáticos;
- Verificar a existência de adaptação local nas populações analisadas.

4. REFERÊNCIA

- ABDUSALAM, A., LI, Q. (2018). Morphological plasticity and adaptation level of distylous *Primula nivalis* in a heterogeneous alpine environment. **Plant Diversity**, 40(6), 284–291. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2018.11.003>.
- ADAMIDIS, G. C., VARSAMIS, G., TSIRIPIDIS, I., DIMITRAKOPOULOS, P. G., PAPAGEORGIOU, A. C. (2021). Patterns of Leaf Morphological Traits of Beech (*Fagus sylvatica* L.) along an Altitudinal Gradient. **Forests**, 12(10), 1297. <https://doi.org/10.3390/f12101297>.
- ANDERSON, J. T., GEZON, Z. J. (2015). Plasticity in functional traits in the context of climate change: a case study of the subalpine for *Boechea stricta* (Brassicaceae). **Global Change Biology**, 21(4), 1689–1703. <https://doi.org/10.1111/gcb.12770>.
- ANDERSON, J. T., SONG, B. H. (2020). Plant adaptation to climate change—Where are we? **Journal of Systematics and Evolution**, 58(5), 533–545. <https://doi.org/10.1111/jse.12649>.
- BELLARD, C., LECLERC, C., LEROY, B., BAKKENES, M., VELOZ, S., THUILLER, W., COURCHAMP, F. (2014). Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, 23(12), 1376–1386. <https://doi.org/10.1111/geb.12228>.
- BU, H. Y., ZHANG, Y. M., ZHAO, D., WANG, S. Y., JIA, P., QI, W., LIU, K., XU, D. H., GE, W. J., WANG, X. J. (2019). The evolutionary correlation associated with seed mass and altitude on nutrient allocation of seeds. **Seed Science Research**, 29(1), 38–43. <https://doi.org/10.1017/S0960258518000387>.
- CAGLIONI, E., UHLMANN, A., CURCIO, G. R., RAMOS, M. R., BONNET, A., JUNCKES, A. R. (2018). Altitude and soils determines abrupt variation of vegetation in altitudinal gradient in atlantic rain forest. **Rodriguésia**, 69(4), 2055–2068. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869436>.
- CARRIJO, T. T., TULER, A. C., LUBER, J., DA COSTA, R. G., DOS SANTOS, M. C., DA PASCHOA, R. P., DE FÁTIMA FREITAS, M. (2017). Flora do Espírito Santo: Primulaceae. **Rodriguésia**, 68(5), 1829–1856. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201768518>.
- CHEVIN, L. M., LANDE, R., MACE, G. M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. **PLoS Biology**, 8(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>.
- COCHRANE, A., YATES, C. J., HOYLE, G. L., NICOTRA, A. B. (2015). Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? **Global Ecology and Biogeography**, 24(1), 12–24. <https://doi.org/10.1111/geb.12234>.
- COLLI-SILVA, M., PIRANI, J. R. (2019). Biogeographic patterns of Galipeinae (Galipeaeae, Rutaceae) in Brazil: Species richness and endemism at different latitudes of the Atlantic Forest “hotspot.” *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 251(December 2018), 77–87. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.01.001>.

- CONG, J., CONG, W., LU, H., ZHANG, Y. (2022). Distinct Elevational Patterns and Their Linkages of Soil Bacteria and Plant Community in An Alpine Meadow of the Qinghai–Tibetan Plateau. **Microorganisms**, 10(5), 1049. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10051049>.
- DEREBE, A. D., GOBENA RORO, A., TESSFAYE ASFAW, B., WORKU AYELE, W., HVOSLEF-EIDE, A. K. (2019). Effects of solar UV-B radiation exclusion on physiology, growth and yields of taro (*Colocasia esculenta* (L.)) at different altitudes in tropical environments of Southern Ethiopia. **Scientia Horticulturae**, 256 (June), 108563. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108563>.
- DI CECCO, V., DI MUSCIANO, M., D'ARCHIVIO, A. A., FRATTAROLI, A. R., DI MARTINO, L. (2019). Analysis of intraspecific seed diversity in *Astragalus aquilanus* (Fabaceae), an endemic species of Central Apennine. **Plant Biology**, 21(3), 507–514. <https://doi.org/10.1111/plb.12844>.
- FRANÇA, G. S., STEHMANN, J. R. (2004). Composição florística e estrutura do componente arbóreo de uma floresta altimontana no município de Camanducaia, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 27(1), 19–30. <https://doi.org/10.1590/s0100-84042004000100003>.
- FREITAS, M. DE F., CARRIJO, T. T. (2008). A família Myrsinaceae nos contrafortes do maciço da Tijuca e entorno do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, 4, 813–828.
- FRICKE, E. C., WRIGHT, S. J. (2016). The mechanical defense advantage of small seeds. **Ecology Letters**, 19(8), 987–991. <https://doi.org/10.1111/ele.12637>.
- GUAN, K., PAN, M., LI, H., WOLF, A., WU, J., MEDVIGY, D., CAYLOR, K. K., SHEFFIELD, J., WOOD, E. F., MALHI, Y., LIANG, M., KIMBALL, J. S., SALESKA, S. R., BERRY, J., JOINER, J., LYAPUSTIN, A. I. (2015). Photosynthetic seasonality of global tropical forests constrained by hydroclimate. **Nature Geoscience**, 8(4), 284–289. <https://doi.org/10.1038/ngeo2382>.
- HASANUZZAMAN, M., NAHAR, K., ALAM, M. M., ROYCHOWDHURY, R., FUJITA, M. (2013). Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. **International Journal of Molecular Sciences**, 14(5), 9643–9684. <https://doi.org/10.3390/ijms14059643>.
- IPCC, 2022: Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.
- JOLY, C. A., METZGER, J. P., TABARELLI, M. (2014). Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: Ecological findings and conservation initiatives. **New Phytologist**, 204(3), 459–473. <https://doi.org/10.1111/nph.12989>.
- KÖRNER, C. (2007). The use of “altitude” in ecological research. **Trends in Ecology and Evolution**, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.

- LANCASTER, L. T., HUMPHREYS, A. M. (2020). Global variation in the thermal tolerances of plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 117(24), 13580–13587. <https://doi.org/10.1073/pnas.1918162117>.
- LAVERGNE, S., MOLINA, J., DEBUSSCHE, M. (2006). Fingerprints of environmental change on the rare Mediterranean flora: A 115-year study. **Global Change Biology**, 12(8), 1466–1478. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01183.x>.
- LENOIR, J., GÉGOUT, J. C., MARQUET, P. A., DE RUFFRAY, P., BRISSE, H. (2008). A significant up ward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. **Science**, 320(5884), 1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>.
- LI, Y., LIU, J., ZHOU, G., HUANG, W., DUAN, H. (2016). Warming effects on photosynthesis of subtropical tree species: A translocation experiment along an altitudinal gradient. **Scientific Reports**, 6(August 2015), 1–14. <https://doi.org/10.1038/srep24895>.
- MALHI, Y., SILMAN, M., SALINAS, N., BUSH, M., MEIR, P., SAATCHI, S. (2010). Introduction: Elevation gradients in the tropics: Laboratories for ecosystem ecology and global change research. **Global Change Biology**, 16(12), 3171–3175. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x>.
- MATHIASSEN, P., PREMOLI, A. C. (2016). Living on the edge: adaptive and plastic responses of the tree *Nothofagus pumilio* to a long-term transplant experiment predict rear-edge upward expansion. **Oecologia**, 181(2), 607–619. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3568-7>.
- MÁTYÁS, C., BERKI, I., CZÚCZ, B., GÁLOS, B., MÓRICZ, N., RASZTOVITS, E. (2010). Future of beech in Southeast Europe from the perspective of evolutionary ecology. **Acta Silvatica et Lignaria Hungarica**, 6, 91–110.
- MERILÄ, J., HENDRY, A. P. (2014). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: The problem and the evidence. **Evolutionary Applications**, 7(1), 1–14. <https://doi.org/10.1111/eva.12137>.
- MITTLER, R. (2006). Abiotic stress, the field environment and stress combination. **Trends in Plant Science**, 11(1), 15–19. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.11.002>.
- MYERS, N., MITTERMELER, R. A., MITTERMELER, C. G., DA FONSECA, G. A. B., KENT, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>.
- NEVES, H.L., NUNES SANTOS, R. I., DOS SANTOS TEIXEIRA, G. I., GOMES DE ARAUJO, D., VELLASCO DUARTE SILVESTRE, W., ALVES PINHEIRO, H. (2019). Leaf gas exchange, photochemical responses and oxidative damages in assai (*Euterpe oleracea* Mart.) seedlings subjected to high temperature stress. **Scientia Horticulturae**, 257(July), 108733. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108733>.
- NICOTRA, A. B., ATKIN, O. K., BONSER, S. P., DAVIDSON, A. M., FINNEGAN, E. J., MATHESIU, U., POOT, P., PURUGGANAN, M. D., RICHARDS, C. L., VALLADARES, F., VAN KLEUNEN, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science**, 15(12), 684–692.

<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>.

- NICOTRA, ADRIENNE B., BEEVER, E. A., ROBERTSON, A. L., HOFMANN, G. E., O'LEARY, J. (2015). Assessing the components of adaptive capacity to improve conservation and management efforts under global change. **Conservation Biology**, 29(5), 1268–1278. <https://doi.org/10.1111/cobi.12522>.
- OLGUIN, F. Y., MORETTI, A. P., PINAZO, M., GORTARI, F., VERA BAHIMA, J., GRACIANO, C. (2020). Morphological and physiological plasticity in seedlings of *Araucaria angustifolia* and *Cabralea canjerana* is related to plant establishment performance in the rainforest. **Forest Ecology and Management**, 460(January), 117867. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117867>.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T., FONTES, M. A. L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, 32(4 B), 793–810. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x>.
- PARIDARI, I. C., JALALI, S. G., SONBOLI, A., ZARAFSHAR, M., BRUSCHI, P. (2013). Leaf macro- and micro-morphological altitudinal variability of *Carpinus betulus* in the Hyrcanian forest (Iran). **Journal of Forestry Research**, 24(2), 301–307. <https://doi.org/10.1007/s11676-013-0353-x>.
- PEREIRA, J. P., GARBIN, M. L., CARRIJO, T. T., DA SILVA, J. A., BOURGUIGNON, T. P., & CAVATTE, P. C. (2022). Lack of coordination between stomatal and vein traits provides functional benefits to the dioecious tropical tree *Myrsine coriacea*. **Physiologia Plantarum**, 174(3). <https://doi.org/10.1111/ppl.13719>.
- PEREZ, T. M., STROUD, J. T., FEELEY, K. J. (2016). Thermal trouble in the tropics. **Science**, 351(6280), 1392–1393. <https://doi.org/10.1126/science.aaf3343>.
- PFENNIGWERTH, A. A., BAILEY, J. K., SCHWEITZER, J. A. (2017). Trait variation along elevation gradients in a dominant woody shrub is population-specific and driven by plasticity. **AoB PLANTS**, 9(4). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx027>.
- PŠIDOVÁ, E., ŽIVČÁK, M., STOJNIC, S., ORLOVIĆ, S., GÖMÖRY, D., KUČEROVÁ, J., DITMAROVÁ, Ľ., STŘELCOVÁ, K., BRESTIČ, M., KALAJI, H. M. (2018). Altitude of origin influences the responses of PSII photochemistry to heat waves in European beech (*Fagus sylvatica* L.). **Environmental and Experimental Botany**, 152, 97–106. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.001>.
- RAMÍREZ-VALIENTE, J. A., VALLADARES, F., SÁNCHEZ-GÓMEZ, D., DELGADO, A., ARANDA, I. (2014). Population variation and natural selection on leaf traits in cork oak throughout its distribution range. **Acta Oecologica**. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.04.004>.
- RANGWALA, I., MILLER, J. R. (2012). Climate change in mountains: A review of elevation-dependent warming and its possible causes. **Climatic Change**, 114(3–4), 527–547. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0419-3>.
- READ, Q. D., MOORHEAD, L. C., SWENSON, N. G., BAILEY, J. K., SANDERS, N. J. (2014). Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. **Functional Ecology**, 28(1), 37–45. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12162>.

- RENNENBERG, H., LORETO, F., POLLE, A., BRILLI, F., FARES, S., BENIWAL, R. S., GESSLER, A. (2006). Physiological responses of forest trees to heat and drought. **Plant Biology**, 8(5), 556–571. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924084>.
- REZENDE, C. L., SCARANO, F. R., ASSAD, E. D., JOLY, C. A., METZGER, J. P., STRASSBURG, B. B. N., TABARELLI, M., FONSECA, G. A., MITTERMEIER, R. A. (2018). From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in Ecology and Conservation**, 16(4), 208–214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>.
- REZENDE, C. L., UEZU, A., SCARANO, F. R., ARAUJO, D. S. D. (2015). Atlantic Forest spontaneous regeneration at landscape scale. **Biodiversity and Conservation**, 24(9), 2255–2272. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0980-y>.
- SCARANO, F.R., GARBIN, M.L. (2013). Stem Species: Plant Species that Function as Regenerating Cells of Gaia. **Nova Acta Leopoldina NF**, 114(391), 317–324.
- SÁNCHEZ-TAPIA, A., GARBIN, M. L., DE SIQUEIRA, M. F., GUIDONI-MARTINS, K. G., SCARANO, F. R., CARRIJO, T. T. (2018). Environmental and geographical space partitioning between core and peripheral Myrsine species (Primulaceae) of the Brazilian Atlantic Forest. **Botanical Journal of The Linnean Society**, July, 1–19. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy034>.
- SCARANO, F. R., CEOTTO, P. (2015). Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. **Biodiversity and Conservation**, 24(9), 2319–2331. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0972-y>.
- SHARKEY, T. D. (2005). Effects of moderate heat stress on photosynthesis: Importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. **Plant, Cell and Environment**, 28(3), 269–277. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01324.x>.
- SIVADASAN, U., RANDRIAMANANA, T., CHENHAO, C., VIRJAMO, V., NYBAKKEN, L., JULKUNEN-TIITTO, R. (2017). Effect of climate change on bud phenology of young aspen plants (*Populus tremula* L.). **Ecology and Evolution**, 7(19), 7998–8007. <https://doi.org/10.1002/ece3.3352>.
- STEFFEN, W., PERSSON, Å., DEUTSCH, L., ZALASIEWICZ, J., WILLIAMS, M., RICHARDSON, K., CRUMLEY, C., CRUTZEN, P., FOLKE, C., GORDON, L., MOLINA, M., RAMANATHAN, V., ROCKSTRÖM, J., SCHEFFER, M., SCHELLNHUBER, H. J., SVEDIN, U. (2011). The anthropocene: From global change to planetary stewardship. **Ambio**, 40(7), 739–761. <https://doi.org/10.1007/s13280-011-0185-x>.
- SULTAN E SONIA. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, 5(12), 537–542. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11120476>.
- TOGNETTI, P. M., MAZIA, N., IBÁÑEZ, G. (2019). Seed local adaptation and seedling plasticity account for *Gleditsia triacanthos* tree invasion across biomes. *Annals of Botany*, 124(2), 307–318. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz077>.

- VASSEUR, F., PANTIN, F., VILE, D. (2011). Changes in light intensity reveal a major role for carbon balance in Arabidopsis responses to high temperature. **Plant, Cell and Environment**, 34(9), 1563–1576. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02353.x>.
- VITASSE, Y., BRESSON, C. C., KREMER, A., MICHALET, R., DELZON, S. (2010). Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. **Functional Ecology**, 24(6), 1211–1218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x>.
- WANG, Z., BU, H., WANG, M., HUANG, H., NIKLAS, K. J. (2020). Allocation Strategies for Seed Nitrogen and Phosphorus in an Alpine Meadow Along an Altitudinal Gradient on the Tibetan Plateau. **Frontiers in Plant Science**, 11(December), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.614644>.
- WAY, D. A., OREN, R. (2010). Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. **Tree Physiology**, 30(6), 669–688. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq015>.
- YAMORI, W., HIKOSAKA, K., WAY, D. A. (2014). Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: Temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis Research**, 119(1–2), 101–117. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9874-6>.
- YAMORI, W., NOGUCHI, K., TERASHIMA, I. (2005). Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: Analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. **Plant, Cell and Environment**, 28(4), 536–547. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01299.x>.

5. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

5.1 Interferência das mudanças climáticas sobre a biodiversidade – um enfoque na Mata Atlântica

Ao longo da era geológica a Terra foi palco de inúmeras transformações naturais, até chegar nas condições ideais para a vida terrestre. Durante esse processo, crescentes concentrações de CO₂, CH₄ e outros compostos na atmosfera permitiram que a Terra passasse por extremos (alto e baixo) de temperatura (KÖRNER, 2006; PAGANI *et al.* 2005; SAMES *et al.*, 2016), resultando em perdas de solos, habitats e invasão de táxons orgânicos (KÖRNER, 2006). Atualmente, vivemos na era Antropogênica (STEFFEN *et al.*, 2011), em que a concentração de CO₂ e outros gases de efeito estufa (GEE) vem aumentando consistentemente na atmosfera como resultado das intervenções humanas na natureza, por meio da urbanização, industrialização e expansão agrícola (KÖRNER, 2009), intensificando o aquecimento global e tornando evidente os sinais de deterioração do planeta. Dessa forma aumenta o questionamento de como viver num mundo em constantes mudanças climáticas e aumento na temperatura (ABRAM *et al.*, 2016; HAMILTON, 2018; STEFFEN *et al.*, 2011).

Os efeitos potenciais do aquecimento global são apontados desde 1990 (STREET *et al.*, 1990), pelo Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas [*Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC)]. Daí em diante inúmeros trabalhos têm avaliado a magnitude do avanço da temperatura, a fim de reduzir os impactos no planeta. Durante o século XX a temperatura média global aumentou quase 1 °C, em comparação com os tempos pré-industriais (IPCC, 2001). Considerando o ano de 2007, nos próximos cem anos, a previsão é de um aumento entre 1,4 °C à 5,8 °C na média da temperatura global (IPCC, 2007). No entanto, os estudos recentes apontam que se a temperatura atmosférica ultrapassar 1,5 °C, acima dos valores pré-industriais, haverá impactos ambientais e sociais irreparáveis (IPCC 2018; 2021). Assim, juntamente com a discussão sobre o aumento da temperatura e suas implicações no ecossistema, é necessário encontrar soluções para conservar os serviços ecossistêmicos, aumentar a resiliência do planeta e criar estratégias para reduzir as emissões de gases (IPCC, 2022).

O aquecimento global ocasiona consequências deletérias nas florestas tropicais e subtropicais, pelo fato de as espécies ocorrerem a um valor térmico ideal, próximas ao seu ótimo termicamente (PEREZ *et al.*, 2016; WAY & OREN, 2010). Ou seja, as espécies são melhor adaptadas a uma determinada faixa de temperatura. Com o aumento da temperatura global esse valor pode ser modificado, reduzindo a capacidade fisiológica da planta de se adaptar às novas condições térmicas (LARCHER, 2000), o que leva à mortalidade de muitas espécies (ANDEREGG *et al.*, 2013; HOLLUNDER *et al.*, 2021, 2022) e posteriormente o declínio populacional. Além disso, o processo de desmatamento e exploração de suas terras, em consequência da expansão agrícola e urbana (FERRAZ *et al.*, 2014; SCARANO & CEOTTO, 2015; STEFFEN *et al.*, 2011) intensificam as ocorrências de incêndios florestais (ALBRICH *et al.*, 2020) e os números de florestas fragmentadas (DE REZENDE *et al.*, 2015).

O alto índice da fragmentação gera impactos negativos à diversidade florestal comprometendo o crescimento, o desenvolvimento e o sucesso reprodutivo das espécies nativas (PARMESAN *et al.*, 2013; ROMÁN-PALÁCIOS e WIENS, 2020). A região das Américas Central e do Sul abriga uma grande parte da biodiversidade do planeta, além de uma diversidade de povos e culturas que subsistem da agricultura (IPBES, 2018). Devido às mudanças no uso da terra na região e a exploração insustentável de recursos de sistemas terrestres intensos, a região está mais exposta às mudanças climáticas e eventos naturais extremos (LAGOS-ZÚÑIGA *et al.*, 2022; POVEDA *et al.*, 2020). Os diagnósticos exibidos pelo IPCC de 2022 apontam que os impactos negativos do aquecimento gerarão sérias consequências na saúde humana, nos ecossistemas aquáticos, terrestres, nos recursos hídricos e na infraestrutura civil. Como solução para mitigar tal situação, a restauração e conservação das florestas torna-se essencial para garantir a biodiversidade e os serviços ecossistêmicos, o quais são indispensáveis para a sobrevivência e bem-estar humano.

A biodiversidade é um indicador indispensável para averiguar o estado do meio ambiente global. Dada a importância dos processos e *feedbacks* biológicos, a perda generalizada da biodiversidade afeta os serviços reguladores do sistema terrestre, de tal forma que se torna fundamental conhecer quais tipos e quanta biodiversidade deve ser preservada para manter a resiliência do planeta ou grande parte dela (GARDNER *et al.*, 2010; REZENDE *et al.*, 2018; STEFFEN *et al.*, 2011; TABARELLI *et al.*, 2010). Uma

maneira de facilitar esse entendimento é identificar os '*hotspots* de biodiversidade', os quais são definidos por áreas que concentram grande quantidade de espécies endêmicas que correspondem até 2% do total de espécies em todo o mundo e estão sofrendo com a perda de habitat (MYERS, 1990; MYERS *et al.*, 2000; REZENDE *et al.*, 2018). Existem trinta e cinco *hotspots* em vulnerabilidade ambiental espalhados pelo mundo (MITTERMEIER *et al.*, 2004; WILLIAMS, KJ *et al.*, 2011), sendo a Mata Atlântica um dos *hotspots* mais susceptíveis às alterações climáticas globais (BELLARD *ET AL.*, 2014; MYERS *et al.*, 2000).

A Mata Atlântica está presente em dezessete estados brasileiros, abrangendo todo o litoral e se estendendo ao interior do país, formando divisa com outros biomas, tais como os pampas, a caatinga, o cerrado e o pantanal (RIBEIRO *et al.*, 2009). Essa ampla extensão territorial resulta na heterogeneidade fitofisionômica (representada por Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista ou Mata de Araucárias, Floresta Ombrófila Aberta, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Estacional Decidual, além de campos de altitude, restingas e manguezais), a qual agrupam uma diversidade de espécies vegetais (PEREIRA *et al.*, 2007), sob condições climáticas, geográficas e história de vida semelhantes (CAMPANILI; SCHÄFFER, 2010; BARBOSA e THOMAS, 2002). Em função disso, é conhecida mundialmente por ser uma das regiões mais ricas em biodiversidade e endemismo do mundo, tornando a segunda maior floresta tropical da América do Sul com cerca de 20.000 espécies vegetais (FORZZA *et al.*, 2010, 2012), além de funcionar como um equilíbrio climático e oferecer proteção à fauna, escarpas e encostas, garante a fertilidade do solo e assegura o fluxo hídrico dos mananciais (CAMPANILI; SCHÄFFER, 2010).

Apesar de toda riqueza natural, a Mata Atlântica vem sofrendo com a devastação ambiental em razão das atividades agrícolas e pecuárias desde a época da colonização (JESUS; ROLIM, 2005; SALAZAR *et al.*, 2016). Contudo, o aumento da exploração e exportação de *commodities* intensifica a destruição de habitats naturais e a invasão de espécies exóticas, enfraquecendo o processo de resiliência das plantas, a biodiversidade e o fornecimento de serviços ecossistêmicos, que são fundamentais para funcionamento dos sistemas naturais e o bem-estar humano (ANDERSON e SONG, 2020; BELLARD *et al.*, 2014; CURTIS *et al.*, 2018; HARVEY *et al.*, 2007; JOLY *et al.*, 2014; STEFFEN *et al.*, 2011).

Com uma vasta extensão da floresta comprometida pelas intervenções humanas, a Mata Atlântica possui atualmente 32 milhões de hectares de sua área original (REZENDE *et al.*, 2018). A perda do ambiente natural intensifica o aumentando da sensação térmica dos grandes centros (MARENGO *et al.*, 2020), o desaparecimento de ecossistemas costeiros e influencia negativamente o desempenho fisiológico de espécies localizadas em campos de altitude pelo aumento de temperatura (ASSIS e DE MATTOS, 2016; CERÓN *et al.*, 2021). Por isso, há um cuidado especial para compreender os mecanismos fisiológicos subjacentes ao aquecimento climático das espécies vegetais da Mata Atlântica para prever os impactos causados pelas mudanças climáticas e investir em soluções para mitigar o risco da perda da biodiversidade (KABISCH *et al.*, 2016; KASECKER *et al.*, 2018; RUGGIERO *et al.*, 2019) contribuindo para a composição da comunidade florestal em climas futuros (LI *et al.*, 2016; YAMORI *et al.*, 2014).

5.2 O gradiente altitudinal como campo experimental

Gradientes altitudinais impõem condições como a queda de temperatura e pressão à medida que aumenta a altitude (KÖRNER, 2007). A queda da temperatura e pressão são os fatores intimamente ligados à elevação, enquanto os demais fatores abióticos como radiação solar, ventos fortes e secas, são respostas aos padrões regionais e sazonais (KÖRNER, 2003, 2007). As ações simultâneas dos fatores ambientais ao longo do gradiente atuam como um filtro seletivo nas plantas, permitindo que apenas as espécies que conseguem ajustar seu metabolismo às mudanças de temperatura e pressão, permaneçam no ambiente (MAGANA UGARTE *et al.*, 2019).

A variação fenotípica nas populações ao longo do gradiente resulta da diversidade genética, da plasticidade e da migração de espécies com genes adaptativos, o que pode levar a uma forte adaptação local proveniente do efeito do ambiente sobre o fenótipo (KREMER *et al.*, 2014; LIU e EL-KASSABY, 2019; MATHIASSEN e PREMOLI, 2016; VITASSE *et al.*, 2014). Os padrões fenológicos, as mudanças na morfologia e fisiologia das espécies em altitudes mais elevadas são bem diferentes comparadas às altitudes mais baixas, contribuindo para formação e a dinâmica da comunidade (CAGLIONI *et al.*, 2018; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ *et al.*, 2021; READ *et al.*, 2014). Ao longo de um gradiente a riqueza de

espécies é reduzida, levando a substituição por indivíduos regidos por meio de fatores climáticos e pedológicos mais restritivos ao desenvolvimento das árvores, como baixas temperaturas, ventos fortes e persistentes, neblinas e solos gradualmente mais rasos e inférteis (CAGLIONI *et al.*, 2018; HEMP, 2006; KÖRNER, 2007). Nesses locais, as plantas apresentam características que as permitem suportar a baixa temperatura local, como: estatura mais baixa, folhas menores e mais grossas, maior conteúdo de N foliar, maior massa por área foliar, maior velocidade de carboxilação, menor estação de crescimento (BRESSON *et al.*, 2011; PFENNIGWERTH *et al.*, 2017; RAJSNEROVÁ *et al.*, 2015), sementes menores (BU *et al.*, 2019; MOLES *et al.*, 2004), além de manter maiores teores de compostos fenólicos em suas folhas e sementes (MATHIASSEN & PREMOLI, 2016; PREMOLI *et al.*, 2007; VOGES *et al.*, 2019). Essas características contribuem à manutenção da tolerância e resistência às condições de temperatura abaixo de zero (AGRAWAL *et al.*, 2004; KABTNI *et al.*, 2020; MAGAÑA UGARTE *et al.*, 2019; WOS e WILLI, 2015).

Uma das respostas frequentemente encontrada é a altura e a fenologia de espécies provenientes de altitudes elevadas, revelando uma base genética para essas características (FAJARDO e PIPER, 2017; HALBRITTER *et al.*, 2018; RAJSNEROVÁ *et al.*, 2015; READ *et al.*, 2014). As baixas temperaturas constantes, fazem com que a germinação aconteça em um curto intervalo de tempo e no momento propício de temperatura e luminosidade, resultando em plantas menores e reduzindo o tempo de crescimento, fazendo que plantas de campos de altitudes tenha período fenológico mais tardio (VITASSE *et al.*, 2010, 2014). Os mecanismos fotoprotetores e o uso de antioxidantes eficientes são estratégias fundamentais para a sobrevivência em plantas em altas altitudes. A estratégia pode ser explicada pela regulação eficiente do *PSII*, relacionada a dissipação de energia pelo *NPQ* (dissipação energética não fotoquímica) além do menor tamanho e da maior concentração de pigmentos de clorofilas e carotenoides que são importantes para otimizarem a captura de luz e evitarem dano na aclimação pelo frio (MOREIRA 2015; MAGAÑA UGARTE *et al.*, 2019; SONG *et al.*, 2014; ZHANG *et al.*, 2011), em contrapartida as plantas de altitude mais elevadas pode apresentar um baixo desempenho nas trocas gasosas quando comparados com os indivíduos de baixa altitude (RAJSNEROVÁ *et al.*, 2015; ZHANG *et al.*, 2010, 2011). Ademais, ao comparar indivíduos provenientes de diferentes altitudes, nota-se uma variação significativa nas características funcionais as quais são importantes respostas de adaptação (BASCUNÁN-GODOY *et al.*, 2010; SCHEFFERS *et al.*, 2016).

A evidência do aumento da temperatura em ambientes montanhosos, levanta um alerta sobre o desempenho das espécies nesse ambiente (GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ *et al.*, 2021; RANGWALA e MILLER, 2012) e consequentemente a sobrevivência das populações de altitude (MAGAÑA UGARTE *et al.*, 2019; SCARANO, 2009). Nos últimos anos, o interesse por estudos de plantas provenientes de um gradiente altitudinal tem aumentado com a intenção de prever como as plantas persistirão em um cenário de mudanças climáticas, uma vez que os padrões das características funcionais de espécies de gradiente podem ser úteis para fornecer *insights* sobre as respostas das espécies e comunidades (MALHI *et al.*, 2010; READ *et al.*, 2014). O fato de o gradiente estar fortemente associado com a temperatura, é esperado que populações de altitudes mais elevadas, sofram com aumento da temperatura reduzindo a atuação da plasticidade fenotípica, levando a perda das populações e a substituição por populações de altitude mais baixas (MATHIASSEN & PREMOLI, 2016).

Considerando que a temperatura é o ponto chave para eficiente aclimação fotossintética, é importante que os mecanismos fisiológicos e outras características das plantas sejam estudadas para entender o processo adaptativo das espécies às futuras previsões climáticas. Os principais objetivos de estudos que envolve gradiente de altitude é determinar as diferenças de base genética e/ou plástica das características morfológicas, fisiológicas e fenológicas das espécies localizadas ao longo de um gradiente altitudinal, conseguindo prever a capacidade dos indivíduos lidarem com cenário de aquecimento futuro no planeta (SÁNCHEZ *et al.*, 2017). Ao submeter e cultivar diferentes espécies e populações de plantas em um ambiente comum de laboratório ou em campo, consegue isolar as contribuições genéticas para diferenças características funcionais (HEMP, 2006) e conferir se as respostas de plantas podem ser consideradas genéticas ou plásticas. Baseado nisso, o uso de jardim comum é visto como ferramenta para descobrir as variações das características enfatizando sua importância às mudanças climáticas futuras (MERILÄ e HENDRY, 2014).

5.3 Estratégias e características funcionais para estudos da aclimação térmica

A temperatura é um fator essencial para a manutenção e crescimento das espécies (MITTLER, 2006). Ela estimula as reações enzimáticas e químicas que influenciam desde o metabolismo da semente até a formação da planta adulta (WANG *et al.*, 2017; Y. WANG *et*

al., 2021), sendo essencial para o desenvolvimento, crescimento e produção em diferentes condições ambientais. Em casos estressantes de temperatura, os processos fisiológicos são modificados por mudanças na expressão gênica que permite a planta desenvolverem mecanismos de aclimação até se adaptarem às novas condições ambientais (FREI *et al.*, 2014; HASANUZZAMAN *et al.*, 2013).

A plasticidade fenotípica e adaptação local, são estratégias adaptativas que permitem aos indivíduos condições de enfrentarem diferentes variações climáticas, esses mecanismos são observados em todo o estágio da planta. A plasticidade fenotípica é um mecanismo importante para que as plantas reajam às mudanças ambientais de curto prazo (NICOTRA *et al.*, 2010; READ *et al.*, 2014; VALLADARES *et al.*, 2007). Ela permite que um único genótipo manifeste diferentes fenótipos, assegurando o estabelecimento e a sobrevivência da espécie sob novas condições experimentais (FERNANDO *et al.*, 2007; FREI *et al.*, 2014; SULTAN, 2000; M. H. WANG *et al.*, 2019). Geralmente espécies que são encontradas em diferentes condições climáticas podem apresentar uma alta plasticidade, expressando os fenótipos quando submetidas às diferentes condições de origem (SÁNCHEZ *et al.*, 2017). Enquanto a adaptação local propicia genótipos com maior aptidão em seu ambiente nativo, reduzindo essa aptidão em locais divergentes (KAWECKI e EBERT, 2004). Este mecanismo está bem interligado ao processo evolutivo, bem como a limitação do fluxo gênico em determinadas populações, principalmente populações fragmentadas ou isoladas (KAWECKI e EBERT, 2004; LEIMU e FISCHER, 2008; NICOTRA *et al.*, 2015; PREMOLI, 2003). Porém sua maior atuação se dá quando a plasticidade fenotípica não consegue gerar fenótipos que permitem a tolerância a uma nova condição ambiental (KAWECKI e EBERT, 2004; SAVOLAINEN *et al.*, 2013). Esse comportamento está bem definido em plantas de altitudes mais elevadas, o que faz com que os indivíduos sejam menos tolerantes ou até mesmo sobrevivam a ambientes diferentes de sua origem (COCHRANE *et al.*, 2015; NICOTRA *et al.*, 2015).

As plantas exibem características funcionais que são essenciais para a sobrevivência e permanência no habitat (IIDA *et al.*, 2012; KOHYAMA & HOTTA, 1990; Z. WANG *et al.*, 2020). Essas características, são atributos morfológicos, fisiológicos e fenológicos mensurados a nível de indivíduos, de grande importância para entender o desempenho da planta em relação ao ambiente, sendo úteis para programas de conservação e gerenciamento

ambiental (COCHRANE *et al.*, 2015; NICOTRA *et al.*, 2015; R. W. WANG *et al.*, 2013). Avaliar as características funcionais é um grande passo para conhecer como as atividades fisiológicas estão respondendo ao ambiente natural, principalmente dentro de um cenário de mudanças climáticas. Logo, os estudos buscam avaliar espécies provenientes de um gradiente altitudinal amostradas em jardim comum ou transplante recíproco, em condições de aquecimento manipuladas ou dentro de uma condição natural de temperatura. (ELMENDORF *et al.*, 2015; FREI *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2016; SCHEEPENS *et al.*, 2010; VANNESTE *et al.*, 2021).

Jardim comum ou transplante recíproco consiste em induzir indivíduos da mesma espécie ou espécies diferentes provenientes de localidades distintas numa mesma condição climática, com o intuito de observar se as respostas dos indivíduos serão moldadas de acordo as novas condições ambientais impostas ou se expressarão características da sua população de origem (GIENAPP *et al.*, 2008; LINHART e GRANT, 1996; SAVOLAINEN *et al.*, 2013). Muitos trabalhos têm utilizado esses métodos, pois permitem avaliar até que ponto a plasticidade fenotípica favorecerão as espécies e quais as espécies terão maiores resistências para se estabelecer em cenários futuros (HOFFMANN *et al.*, 2015; MONTESINOS-NAVARRO *et al.*, 2011; NICOTRA *et al.*, 2015), sendo ideal para o sucesso na restauração do ecossistema (BREED *et al.*, 2013; BUCCHAROVA *et al.*, 2017) e programas de melhoramento genético (JANZEN *et al.*, 2022). Nesses casos, o estudo de sementes e mudas são ideais pois abrange desde o momento da germinação até o crescimento e estabelecimento das espécies (JANZEN *et al.*, 2022; MONTESINOS-NAVARRO *et al.*, 2011), no entanto, pouco estudo envolve populações e avaliam as concentrações bioquímicas em frutos e sementes.

5.4 Atribuições morfológicas e compostos bioquímicos dos frutos e sementes

O fruto consiste em duas partes principais: o pericarpo e a semente. Sua variação na composição química permite uma ampla caracterização heterogênea das sementes (forma, cor e tamanho), que são responsáveis por nutrir, proteger e promover o desenvolvimento embrionário (DI CECCO *et al.*, 2019; LINKIES *et al.*, 2010). A evolução dos frutos carnosos está associada com o tamanho da semente e a dispersão por endozoocoria (liberação do diásporo após a ingestão), logo o aumento do pericarpo e a massa da semente garantia uma melhor defesa contra o atrito mecânico e químico gerada pela ingestão dos frutos

(BOLMGREN e ERIKSSON, 2010), aumentando sua expectativa de vida (MOLES *et al.*, 2005).

A variação em tamanho das sementes pode manter uma relação positiva entre a concentração de massa e reservas armazenadas (QI *et al.*, 2014), ou então poderá ocorrer um aumento na massa e uma redução de investimentos em compostos energéticos quando os recursos são limitados (LEHTILÄ e EHRLÉN, 2005). Porém, é importante levar em consideração a condição plástica, genética, a concentração e a mobilização dos compostos de reserva após a germinação (QUERO *et al.*, 2007; SOPER GORDEN *et al.*, 2016; TANG *et al.*, 2022).

Durante a fase de crescimento, as sementes são os principais drenos para receber os fotoassimilados em detrimento aos órgãos vegetativos (BURSTIN *et al.*, 2007; SORIANO *et al.*, 2011) tornando o embrião altamente viável para que, após a germinação, esses compostos sejam usados no decorrer do crescimento das plântulas (CHENG *et al.*, 2015; CORTE *et al.*, 2006; SUNDARESAN, 2005), até que a futura planta torne autótrofa estando aptas para adaptação e colonização no ambiente (LEWIS *et al.*, 2011; Quero *et al.*, 2007; SORIANO *et al.*, 2011; X. WANG *et al.*, 2021).

Em geral, plantas que produzem sementes maiores estão associadas com os maiores conteúdos energéticos, resultando em mudas maiores, com melhor desempenho e menor mortalidade (LEGER *et al.*, 2019; QI *et al.*, 2014; TANG *et al.*, 2022; WESTOBY *et al.*, 2002). A qualidade de mudas e sementes maiores, permite maior reserva nutricional, vantagem para assimilação de carbono por área foliar, resistência, competitividade no campo, alto padrão radicular e caulinar (BEBRE *et al.*, 2020; GROSSNICKLE, 2012; MILLA *et al.*, 2009; PINTO *et al.*, 2015; ROSADO, 2011). Sementes maiores interferem positivamente na germinação e na formação de raízes mais profundas, a qual é pertinente para enfrentar períodos de seca ou locais onde a temperatura é mais alta (DAVIS e JACOBS, 2005; PAKEMAN *et al.*, 2008; RIVA *et al.*, 2016; ROSADO *et al.*, 2010). Em contrapartida, plantas sob baixas temperaturas exibem menor alocação de biomassa nas raízes e nas sementes. No entanto, exibe maior teor de compostos fenólicos nos frutos e nas sementes, e maior quantidade de frutos (DI FERDINANDO *et al.*, 2014; KABTNI *et al.*, 2020; RAMALDES 2020), sendo de grande importância para os processos fisiológicos, garantindo uma estabilidade e eficiência no crescimento da planta.

Os compostos de maiores teores energéticos nas sementes como lipídios, proteínas e carboidratos podem variar conforme o tamanho e alocação de massa (BAKER *et al.*, 2016; BU *et al.*, 2019), a reprodução, o histórico de vida da planta e as condições ambientais (Guo *et al.*, 2010; Qi *et al.*, 2014). Tal variação é reconhecida como mecanismos estratégicos para enfrentar e colonizar a planta em situações adversas do ambiente. Da mesma forma, como os compostos fenólicos, inseridos na classe dos metabólitos especializados (antes conhecidos como metabólitos secundários), são significativos para os processos fisiológicos e ecológicos ao longo do ciclo de vida da planta (LEWIS *et al.*, 2019).

A concentração de lipídio, proteína e carboidrato (separados em amido e açúcares) está relacionada ao maior conteúdo energético na planta, atuando na proteção dos frutos e sementes contra doenças e na conservação estrutural, fornecendo energia para atividade metabólica (Z. H. Lin *et al.*, 2016; SORIANO *et al.*, 2011). Maior conteúdo de reserva é fundamental para o enchimento de grão e formação dos frutos, como acúmulo de óleos e substâncias nutritivas, como também são responsáveis pelo fornecimento de energia para nutrir o embrião e aumentar a viabilidade da semente (DI CECCO *et al.*, 2019; LINKIES *et al.*, 2010), dando condições para o crescimento da plântula, formação dos tecidos (SORIANO *et al.*, 2011; SUNDARESAN, 2005; Z. WANG *et al.*, 2020) e sabor adocicado à degustação dos frutos de forma mais palatável (DAI *et al.*, 2016). Embora discuta a vantagem de frutos e sementes grandes para estabelecimento positivo de mudas, o alto custo para formação das sementes está associado à diminuição da dispersão e o crescimento relativo; essas desvantagens podem ser contrabalançadas pelo tamanho das mudas ou pela origem dos indivíduos (DE MAÇANEIRO *et al.*, 2018).

Os conteúdos energéticos possuem uma relação direta com as condições climáticas onde as plantas estão inseridas, garantindo o estabelecimento das espécies ao local (Y. LIN *et al.*, 2018; RAJJOU e DEBEAUJON, 2008). A alta concentração de carotenoide e compostos fenólicos, atua principalmente na preservação da integridade das células dos cloroplastos contra o frio e contra a intensidade luminosa, auxiliando na captação de energia para manter a fotossíntese (KABTNI *et al.*, 2020; LEWIS *et al.*, 2019; ZHANG *et al.*, 2011; ZHAO *et al.*, 2013). Além disso, exerce um papel na defesa contra estresse e assegura a efetividade das funções fisiológicas para o crescimento, desenvolvimento e a interação planta e ambiente (ZHANG *et al.*, 2015).

A atuação dos FST é bastante discutida em diferentes situações de temperatura, em que é verificada uma redução das atividades dos compostos quando há um aumento na temperatura (DELA *et al.*, 2003; LV *et al.*, 2019; NAING *et al.*, 2018), sendo muito mais eficiente em temperaturas mais baixas (CAZETTA *et al.*, 2008). Essa resposta é bem significativa para sobrevivência e tolerância de espécies de campos de altitude, pois além de resistir às baixas temperaturas, a concentração de compostos fenólicos é essencial para resistir às altas radiações solares (DI FERDINANDO *et al.*, 2014). Suas funções podem contribuir para uma relação mutualista entre as espécies resultando em melhorias nos solos e crescimento de mudas (VOGES *et al.*, 2019), redução de infecções patológicas (GÓRNIK *et al.*, 2019; NISTOR *et al.*, 2022), bem como na atração de animais e insetos para alimentação e polinização, que é responsável pela cor e sabor específico de seus frutos (BRANDT *et al.*, 2014).

O alto teor de proteína nas sementes fornece mais aminoácidos que serão indispensáveis para síntese proteica, resultando em mais substrato e ATP disponível para planta, sendo também ideal na absorção de nutrientes, principalmente de nitrogênio (N) e fósforo (P), as quais são mobilizadas para maquinaria fotossintética (CORTE *et al.*, 2006). Os nutrientes N e P atuam como estratégia adaptativa para sobrevivência de sementes e mudas em locais onde a temperatura é mais baixa, compensando as reduções nas taxas metabólicas e aumentando a resistência ao frio (BU *et al.*, 2019; WRIGHT *et al.*, 2004). Baixa temperatura pode alterar a concentração de açúcares no embrião, reduzindo o enchimento e o processo germinativo da semente, no entanto há relatos que o frio pode aumentar o teor de açúcar na semente agindo como um ajuste osmótico (ZHANG *et al.*, 2010), este processo fisiológico permite que a fotossíntese e outras atividades fisiológicas importantes sejam mantidas sob condições de estresse. Em locais onde o ambiente é mais quente e seco, as sementes com maior quantidade de proteína asseguram um maior teor hídrico que são fundamentais para germinação (BU *et al.*, 2019; GUO *et al.*, 2010), além de regular a concentração de carbono estrutural e desenvolver frutos com maior concentração de açúcares (LUO *et al.*, 2020).

Os compostos nas sementes são bem relatados em diferentes culturas alimentares, sendo associados ao aumento da temperatura. Esses resultados foram discutidos e mostraram uma deficiência de concentração em temperaturas mais elevadas que influenciaram

diretamente nos aspectos fenológicos, pré e pós colheita, e na qualidade dos alimentos (ver DAMATTA *et al.*, 2010). Portanto, com o aumento da temperatura devido às mudanças climáticas, as concentrações dos compostos de reservas podem ser alteradas, refletindo no processo de aclimação fotossintética e adaptativo das espécies (SOPER GORDEN *et al.*, 2016).

5.5 Respostas fotossintéticas ao aquecimento global

O estresse térmico é um dos mais perigosos estresses enfrentados pelas plantas pois além de afetar diretamente no metabolismo, limitando a fotossíntese e o processo respiratório (PIAO *et al.*, 2010; YAMORI *et al.*, 2005, 2014), os seus efeitos podem intensificar quando estiverem associados a outros estresses como por exemplo: déficit hídrico, radiação e deficiência nutricional (GROSSIORD *et al.*, 2017; HASANUZZAMAN *et al.*, 2013; MUHAMMAD *et al.*, 2021; PŠIDOVÁ *et al.*, 2018; RENNENBERG *et al.*, 2006; YAMORI *et al.*, 2014) influenciando em todo processo de crescimento, desenvolvimento, balanço de carbono e o rendimento das plantas (MORISON e LAWLOR, 1999).

Todo o processo fotossintético está atrelado a uma temperatura ideal que permite às plantas aclimatarem no ambiente, podendo variar conforme metabolismo (C3, C4 e CAM), entre diferentes espécies e entre indivíduos da mesma espécie (HEILMEIER, 2019; KUDOH e SONOIKE, 2002; WALTERS, 2005; YAMORI *et al.*, 2010, 2014; ZHANG *et al.*, 2011). A medida que a temperatura aumenta, o equilíbrio entre a atividade de carboxilação ($V_{C_{max}}$) e a regeneração (taxa máxima de transporte de elétrons, J_{max}) da ribulose-1,5-bifosfato (RuBP) é alterado (BERNACCHI *et al.*, 2001, 2013; CHOURY *et al.*, 2022; SHARKEY *et al.*, 2007; SMITH *et al.*, 2019; WANG *et al.*, 2017), resultando na redução da afinidade da RuBisCO pelas moléculas de CO₂. A partir daí a carboxilação é limitada pela oxigenação, deixando o O₂ como um dos principais produtos redutores da fotossíntese (MITTLER, 2006), com isso ocorre o aumento da fotorrespiração e a respiração, reduzindo a fotossíntese (LARCHER, 2000; MITTLER, 2006; NEVES *et al.*, 2019; SCAFARO *et al.*, 2017).

A respiração descreve uma variedade de processo que as plantas utilizam para gerar energias que serão úteis para formação de esqueleto de carbono, bem como para manutenção celular e para o processo fotossintético (MARENCO E LOPES 2009). O processo respiratório consiste em liberar para atmosfera parte do CO₂ fixado pela fotossíntese,

enquanto a parte fixada participa do crescimento e manutenção da biomassa vegetal, como formação de ATP, NADPH e construção de novos tecidos foliares (LARCHER, 2000; SLOT e KITAJIMA, 2015).

Em temperatura mais elevada a respiração pode aumentar devido ao aumento energético e diminuir a longo prazo em função da menor assimilação de carbono e do processo metabólico em geral (LAMBERS, 2008) de acordo com seu tempo de aclimação fisiológica e o clima local (WRIGHT *et al.*, 2005). Essas respostas geralmente são de plantas mais sensíveis à temperatura (Fares *et al.*, 2011) o que pode resultar na limitação do crescimento e desenvolvimento mais lento dos organismos submetidos às tais condições. No entanto, em elevadas condições de temperatura é intensificado um rápido esgotamento de carbono, comprometendo o regulamento homeostático da planta (DRAKE *et al.*, 2018). O esgotamento de carbono na planta tem impacto negativo no acúmulo de biomassa seca, no amido e na sacarose de várias espécies, ao serem consumidos rapidamente num período de maior aquecimento (LIAO *et al.*, 2020; TURNBULL *et al.*, 2002), levando as espécies a morte por inanição de carbono (ZHAO *et al.*, 2013).

A resposta da fotossíntese sob alta temperatura apresenta uma correlação direta ou indireta com a condutância estomática (g_s), com o estado da água da folha e com a concentração de CO_2 intercelular (DOUGHTY e GOULDEN, 2009; GREER e WEEDON, 2012; LI *et al.*, 2016; SMITH *et al.*, 2020). Maior valor na taxa de assimilação líquida de carbono (A) está relacionada com a capacidade da g_s manter o equilíbrio entre o fornecimento e a perda de água às custas da transpiração durante o processo de trocas gasosas (BERTOLINO *et al.*, 2019; BIRAMI *et al.*, 2018; CHOURY *et al.*, 2022; HAWORTH *et al.*, 2016). No entanto, o aumento da demanda evaporativa do ar leva uma maior g_s estimulando a transpiração (E) o resfriamento da folha por vapor d'água e, por conseguinte assimilando o CO_2 (AMITRANO *et al.*, 2021; GHIMIRE *et al.*, 2018; HILL *et al.*, 2014). Desta forma, se a correlação entre E , A e g_s for negativa haverá uma limitação do resfriamento foliar, resultando no aumento da temperatura foliar e consequentemente uma redução na taxa fotossintética (DRAKE *et al.*, 2018; O'SULLIVAN *et al.*, 2017). Para minimizar a redução fotossintética a planta precisa manter sua disponibilidade hídrica (RUEHR *et al.*, 2015; TWALA *et al.*, 2022), uma vez que essa disponibilidade se traduz na capacidade de resfriamento evaporativo (DRAKE *et al.*, 2018) e protege a maquinaria

fotossintética de aquecimento. No entanto, o aumento da temperatura pode interferir na eficiência hídrica levando uma dissociação da relação do fluxo $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ (TEMME *et al.*, 2019), não sendo suficiente para suprir as demandas evaporativas (LOMBARDOZZI *et al.*, 2015; SLOT *et al.*, 2016).

Em resposta à variação de temperatura (MAXWELL e JOHNSON, 2000; MURCHIE e LAWSON, 2013) a redução da dissipação energética na forma de calor (Fluorescência da clorofila *a*) pode levar um prejuízo ao funcionamento dos fotossistemas, reduzindo a eficiência fotoquímica máxima do *PSII* (F_v/F_m) (FASEELA e PUTHUR, 2017; YANG *et al.*, 2006). Logo, as alterações na emissão de fluorescência podem indicar prejuízos durante a fotossíntese implicando na aclimação fotossintética e na adaptação da espécie (MUHAMMAD *et al.*, 2021; WANG *et al.*, 2018; YU *et al.*, 2019). Além disso, alta temperatura diminui o transporte de elétrons e a velocidade do processo fotoquímico (LARCHER, 2000; PŠIDOVÁ *et al.*, 2018; SCHEFFERS *et al.*, 2016); essa resposta pode gerar um estresse oxidativo (GAUTAM *et al.*, 2022; LI *et al.*, 2016; LIN *et al.*, 2016; SONG *et al.*, 2014).

Embora conheça os mecanismos fisiológicos das plantas sobre o aumento da temperatura, as previsões na mudança da temperatura não deixam claro suas interferências a níveis populacionais e em espécies de altitudes elevadas (LI *et al.*, 2016). A princípio nota-se que os novos cenários climáticos de temperatura são mais intensos em baixas latitude (O'SULLIVAN *et al.*, 2017) o que leva o aumento do número de espécies invasoras (BELLARD *et al.*, 2014) e afeta a duração da estação de crescimento (MYNENI, 1997). Com isso, espera-se que aconteça maior migração das espécies para locais de temperatura mais amenas, alcançando populações de altitude mais elevadas (MATHIASSEN e PREMOLI, 2016). Mediante ao aumento da temperatura o processo de aclimação dessas populações pode ser reduzido, interferindo na tolerância às temperaturas mais elevadas e levando um aumento dos custos metabólicos (LIAO *et al.*, 2020; MORISON e LAWLOR, 1999; SCHEFFERS *et al.*, 2016).

5.6 *Myrsine coriacea* (SW.) R. Br. Ex Roem & Schult (Primulaceae)

O gênero *Myrsine* abrange espécies tipicamente presentes a nível topográfico e montanhosos (MEIRELES *et al.*, 2008), com alta fertilização e amplamente distribuídas em

grande parte nos estados brasileiros, principalmente em áreas abertas e nas margens de toda região sul e sudeste do Brasil, dentre as espécies do gênero *Myrsine coriacea* se destaca pela sua vasta distribuição na Mata Atlântica (DE FÁTIMA FREITAS e KINOSHITA, 2015; FREITAS, 2003).

Myrsine coriacea também encontrada na literatura por *Rapanea ferruginea*, pertence à família Primulaceae (Chase *et al.*, 2016), conhecidas popularmente como “capororoca” ou “capororoquinha” o que significam plantas que quebram com ruídos (FREITAS & KINOSHITA 2015). Apresentam uma altura média de 4 a 10 metros, podendo chegar a 20 metros de altura; seus caules possuem uma coloração acinzentada, com pequenas escamas, suas folhas exibem um aspecto oval a lanceolada e seus ramos, bastante ramificados, são cobertos por indumentos ferrugíneos (Figura 1) (CARRIJO *et al.*, 2017; FREITAS e CARRIJO, 2008). Os frutos fazem parte da dieta de vários animais frugívoros, principalmente por aves, regionais e migratórias, a qual facilita a dispersão zoocórica e a colonização das sementes à medida que os animais transitam por outros ambientes (PINESCHI, 1989).

No Brasil, *M. coriacea* ocorre em grande parte na Mata Atlântica e no Cerrado (SÁNCHEZ-TAPIA *et al.*, 2018) podendo ser encontrada nas regiões do Centro-Oeste, Nordeste, Sudeste e Sul (BFG 2015), ao longo das matas e beiras de estradas (FREITAS e CARRIJO, 2008). No estado do Espírito Santo a espécie está distribuída em vegetação costeira como tabuleiro (29–42 m), restinga (5–10 m) e campos de altitude (2.196–2.338 m), além de ser comumente encontrada em bordas de florestas e em áreas abertas por estarem em processo de regeneração ou por configurar afloramento rochosos (CARRIJO *et al.*, 2017). A distribuição dos indivíduos em regiões mais periféricas (restingas e campos de altitudes) faz com que a espécie responda plasticamente ao ambiente (SCARANO, 2009) mudando suas características, como menor tamanho da folha e altura, observada principalmente em altitudes mais elevadas (MOREIRA, 2015; VALENTE, 2017; CARRIJO *et al.*, 2017).

Myrsine coriacea é caracterizada por planta dioica e pioneira em áreas de sucessão ecológica (FÁTIMA FREITAS e KINOSHITA, 2015; KLEIN, 1980), consideradas poleiros para agentes de dispersão (PASCOTTO, 2007) com alto custo reprodutivo (OBESO, 2002) atraindo animais como: aves, insetos e mamíferos para alimentação, reprodução e descanso

(BEGNINI e CASTELLANI, 2013; PASCOTTO, 2007). Essas características fazem com que a espécie apresenta grande vantagem na dispersão de sementes sob a copa, contribuindo assim ao processo de chegada de novas espécies e sucessão secundária na Mata Atlântica, sendo recomendada na recuperação de ambientes degradados (SIMINSKI *et al.*, 2004).

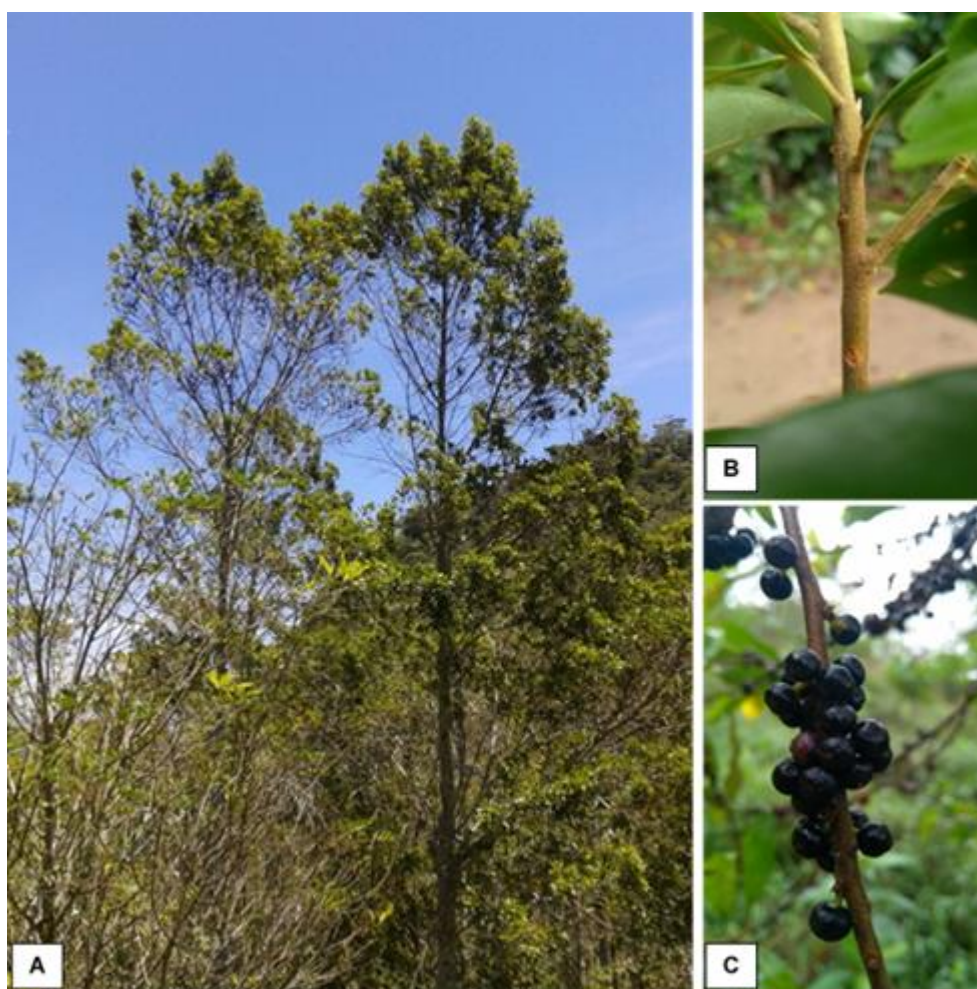


Figura 1. *Myrsine coriacea*. A – Indivíduos adultos localizados no município de Alegre - ES; B - Ramo e pecíolos cobertos por tricomas ferrugíneos; C - Ramo com frutos maduros. Fonte: Autor, 2019.

Plantas dioicas apresentam uma variabilidade genética devido a sua troca de materiais genéticos e a alocação de recursos para reprodução diferenciada entre os sexos (NAKAGAWA *et al.*, 2014; OBESO, 2002), levando a um *trade-off* entre reprodução, crescimento e defesa o que facilita viver em ambientes mais vulnerável ou contrastantes (CHELLI *et al.*, 2019; JUVANY e MUNNÉ-BOSCH, 2015; SIPEK *et al.*, 2020; ZHAI *et al.*, 2020). Consequentemente, plantas dioicas podem responder de forma diferente às futuras

mudanças climáticas que, por sua vez, podem afetar a razão sexual e a distribuição espacial das espécies (RANDRIAMANANA *et al.*, 2015; WANG *et al.*, 2013). A alta diversidade genética em *M. coriacea*, é um dos fatores positivos que garante a espécie maior vantagens intraespecíficas (MOREIRA, 2015; DA PASCHOA *et al.*, 2018), além disso altos níveis de polimorfismo facilita o fluxo gênico entre as populações pela polinização e dispersão por animais, independente da sua distância e isolamento (DA PASCHOA *et al.*, 2018). Baseado nisso, a espécie *M. coriacea* é vista como modelo de estudos ecofisiológicos pois abrange características peculiares essenciais para entender, prever e avaliar comportamento futuro de plantas submetidas às mudanças climáticas.

CAPÍTULO 1

CARACTERÍSTICA MORFOLÓGICA E CONCENTRAÇÃO DE COMPOSTOS DE RESERVA EM FRUTOS E SEMENTES DE *Myrsine coriacea* AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ALTITUDE

MOREIRA, V.F.^{1,2} • GASPARINI, V.D.² • BARRETO, I.O.² • PEREIRA, J.P.^{1,2} • GARBIN, M.L.² • CARRIJO, T.T.² • CAVATTE, P.C.²

⁽¹⁾ Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, CEP: 29075-910, Vitória, ES, Brasil.

⁽²⁾ Laboratório de Botânica, Departamento de Biologia, Centro de Ciências Exatas, Naturais e da Saúde, Universidade Federal do Espírito Santo, CEP: 29500-000 Alegre, ES, Brasil.

*Autor para correspondência: moreira.vf@gmail.com

Periódico a ser submetido: *JOURNAL OF SEED SCIENCE*

RESUMO

O acúmulo de biomassa e a composição de reservas em frutos e sementes reflete a estratégia ecológica de uma espécie, correlacionando-se positivamente com a capacidade de sobrevivência e com a disponibilidade de recursos no ambiente. Conhecer as variações morfológicas e bioquímicas em frutos e sementes de plantas que ocorrem ao longo de gradientes de altitude pode ajudar a entender as respostas das espécies às mudanças climáticas. Objetivou-se analisar as características morfológicas e o acúmulo de compostos de reservas em frutos e sementes de populações de *Myrsine coriacea* provenientes de diferentes altitudes. Testou-se a hipótese de que frutos e sementes de *M. coriacea* apresentam menor tamanho e um aumento no acúmulo de reservas mais energéticas em altitudes elevadas. Para tal, frutos foram coletados em matrizes de dez populações ao longo de um gradiente de altitude de 1521 m (639 a 2160 m). Após a coleta, as características morfológicas e bioquímicas das sementes e do pericarpo foram determinadas. O tamanho dos frutos (diâmetro e massa seca) diminuiu com o aumento da altitude. O pericarpo e a semente apresentaram maiores acúmulos de fenóis solúveis totais com o aumento da altitude. O decréscimo do tamanho dos frutos foi associado com a maior restrição energética (fotossíntese líquida) em função das condições mais limitantes que ocorrem em maiores altitudes. O maior acúmulo de fenóis solúveis totais no fruto (pericarpo e semente) foi associado com o maior tempo de frutificação e maior resistência a estresses bióticos. Conclui-se que as diferenças nas características morfológicas e no acúmulo de reservas em frutos de populações de *M. coriacea* estão atribuídas às condições ambientais verificadas ao longo do gradiente de altitude e podem ser o resultado da plasticidade fenotípica e/ou do processo de adaptação local.

Palavras-chave: Compostos fenólicos • estresse biótico • lipídios • pericarpo • reservas energéticas

ABSTRACT

The accumulation of biomass and the composition of reserves in fruits and seeds reflect the ecological strategy of a species, positively correlating with the capacity for survival and the availability of resources in the environment. Knowing the morphological and biochemical variations in fruits and seeds of plants that occur along altitudinal gradients can help to understand species responses to climate change. The objective was to analyze the morphological characteristics and the accumulation of reserve compounds in fruits and seeds of populations of *Myrsine coriacea* from different altitudes. It is hypothesized that fruits and seeds of *M. coriacea* show smaller size and an increase in the accumulation of more energy reserves at high altitudes. For this purpose, fruits were collected from matrices of ten populations along an altitude gradient of 1521 m (639 to 2160 m). After collection, the morphological and biochemical characteristics of seeds and pericarp were determined. Fruit size (diameter and dry mass) decreased with increasing altitude. The pericarp and seed showed greater accumulations of total soluble phenols with increasing altitude. The decrease in fruit size was associated with greater energy restriction (net photosynthesis) due to the more limiting conditions that occur at higher altitudes. Greater accumulation of total soluble phenols in the fruit (pericarp and seed) was associated with longer fruiting time and greater resistance to biotic stresses. It is concluded that the differences in morphological characteristics and in the accumulation of reserves in fruits of populations of *M. coriacea* are attributed to the environmental conditions observed along the altitude gradient and may be the result of phenotypic plasticity and/or the adaptation process place.

Keywords: Phenolic compounds • biotic stress • lipids • pericarp • energy reserves

1. INTRODUÇÃO

Ao longo de um gradiente de altitude, ocorrem significativas variações nas condições abióticas, notando-se expressiva queda na temperatura do ar, diminuição na concentração de gases (O_2 e CO_2) e aumento da radiação solar, o que resulta em uma mudança na complexidade do habitat e nas interações entre as espécies (Derebe *et al.*, 2019; Körner, 2007). As variações nas condições abióticas, podem ocorrer entre populações de uma mesma espécie localizadas a poucos metros de distância (Bresson *et al.*, 2011; Vitasse *et al.*, 2010). Assim, para estudar a distribuição e a capacidade de adaptação de espécies e populações no contexto de rápidas mudanças climáticas, a determinação de características funcionais ao longo de um gradiente de altitude, torna-se importante para compreender como as plantas podem persistir *in situ* apesar de um clima em constante mudanças (Anderson & Gezon, 2015; Chevin *et al.*, 2010; Nicotra *et al.*, 2010).

Trabalhos que exploram as diferentes características intraespecíficas em plantas e mudas ao longo de um gradiente de altitude são comumente encontrados (Bebre *et al.*, 2020; Gonzalo-Turpin & Hazard, 2009; Halbritter *et al.*, 2018; Premoli *et al.*, 2007), entretanto, dependendo do conhecimento disponível e da severidade esperada das mudanças, verificar os processos fisiológicos em sementes é um dos primeiros passos para prever as adaptações futuras de mudas e espécies que garantirão a formação ou extensão das populações, bem como a restauração da biodiversidade e redução dos impactos potenciais de mudança climática (Ramalho *et al.*, 2017). Entretanto, o conhecimento sobre as variações em características funcionais de frutos e sementes, que podem ocorrer ao longo de um gradiente de altitude, ainda é bastante limitado (Soriano *et al.*, 2011; Qi *et al.*, 2014).

Os frutos são responsáveis pela nutrição, proteção e dispersão das sementes. Suas formas, cores e tamanhos podem estar relacionadas com produção e com o desenvolvimento de sementes que serão fundamentais para o crescimento inicial das plântulas (Di Cecco *et al.*, 2019; Linkies *et al.*, 2010). A variação das características da mesma espécie, entre e dentro das populações, mostram que as condições ambientais e os recursos disponíveis afetam o tamanho dos frutos e das sementes (Domic *et al.* 2020; Helsen *et al.*, 2017; Soper Gorden *et al.*, 2016), os quais influenciam na dispersão e na colonização das espécies. A quantidade de reservas energéticas que uma semente possui pode estar positivamente associada com o acúmulo de massa (Sundaresan, 2005; Qi *et al.*, 2014), com o histórico de

vida da planta e com as condições ambientais (Soriano *et al.*, 2011). Entretanto, quando os recursos do ambiente são limitados, o aumento na massa possivelmente leva a uma redução de investimentos em compostos mais energéticos (Lehtilä & Ehrlén, 2005), assim, alta disponibilidade de recurso permite menor competição entre os indivíduos, resultando em maiores tamanhos de frutos e sementes com qualidade, levando à vantagem adaptativa comparada com sementes menores (Lehtilä & Ehrlén, 2005; Sundaresan, 2005), que por sua vez, limitam ao acúmulo de determinados compostos químicos.

Segundo Soriano *et al.*, 2001, maior concentração de compostos energéticos, como lipídio, tende a germinar mais rapidamente, além de estarem associados a sementes grandes e taxa de crescimento relativo de plântulas lentas, que são características associadas a estratégias de persistência de estresse. Contudo, levando em consideração o princípio de alocação, o aumento do investimento em compostos de reservas resulta na diminuição de investimentos em outras funções, como em alocação de massa para frutos e sementes quando os recursos são limitados (Lehtilä & Ehrlén, 2005). Desta forma é de esperar que em regiões de elevadas altitudes, onde as condições ambientais, como baixa temperatura e recursos nutricionais são mais limitantes, podem ser encontradas diferentes respostas em características morfológicas e alocação em compostos de reservas ao longo de toda planta.

Conforme Qui *et al.*, 2014, espécies do Planalto Tibetano na China, demonstraram que a produção de frutos e sementes são menores devido a maior restrição energética para formação dos frutos, podendo ser diferentes entre espécies com diferentes formas de vida ou diferentes modos de dispersão, porém exibem uma semelhança para espécies anemófilas e entomófilas. Nesses locais, menor alocação de massa nas sementes está associado ao tamanho pequeno da planta, gerado pelo declínio da estação de crescimento em altitudes maiores (Qi *et al.*, 2014), contudo, o aumento da alocação de biomassa nos frutos e o maior acúmulo de reservas em sementes são estratégias que podem ser adotadas para garantir o desempenho ecofisiológico e a sobrevivência da próxima geração (Bu *et al.*, 2019; Fricke & Wright, 2016), principalmente em ambientes onde os recursos naturais são mais limitantes (Di Cecco *et al.*, 2019), visto que permitirão maiores fornecimentos energéticos para o crescimento primário (Bu *et al.*, 2019) e maior resistência em prol da defesa mecânica (Fricke & Wright, 2016) para resistirem às temperaturas mais baixas. De fato, verifica-se que sementes de plantas localizadas em altitudes mais elevadas apresentam maiores concentrações de nitrogênio (N) e fósforo (P) o qual contribui para o estabelecimento das

plantas no local (Wang *et al.*, 2020). Assim, considerando que as sementes são responsáveis pela colonização de muitas espécies, investigar as variações morfológicas e bioquímicas de frutos e sementes que ocorrem ao longo do gradiente altitudinal, poderá contribuir de modo significativo no entendimento da resposta das espécies às mudanças do clima.

Myrsine coriacea (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult (Primulaceae) é uma espécie dioica, endêmica da Mata Atlântica, conhecida popularmente por capororoca (De Fátima Freitas & Kinoshita, 2015). Apresenta dispersão endozoocórica sendo comumente localizadas em áreas abertas e estradas em todos os Estados da Região Sudeste e Sul do Brasil. Sua distribuição abrange diferentes fitofisionomias, desde restinga até campos de altitude (Carrijo *et al.*, 2017; De Fátima Freitas & Kinoshita, 2015), o que a torna essencial para estudos ecofisiológicos que buscam entender as respostas das plantas que estão sob constante pressão ambiental e mudanças climáticas. Desta forma, objetivou-se investigar as variações nas características morfológicas e o acúmulo de compostos de reservas em frutos e sementes de populações de *M. coriacea* localizadas em um gradiente de altitude. Testou-se a hipótese que frutos e sementes de *M. coriacea* apresentam menor tamanho e aumento no acúmulo de reservas mais energéticas com o aumento da altitude.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Identificação das populações e coleta de frutos

A seleção dos indivíduos foi realizada no período de florescimento, de abril a julho de 2016, seguido das coletas dos frutos, durante a fase de frutificação, de agosto a novembro de 2016, em dez populações de *M. coriacea* localizadas em fragmentos da Mata Atlântica na região Sudeste do Brasil (Figura 1). Dentro de cada população, 10 matrizes com aproximadamente a mesma altura, diâmetro da altura do peito (DAP) e arquitetura de copa, foram escolhidas para a coleta de frutos. No momento da coleta, determinou-se as coordenadas geográficas das dez populações por meio de GPS (Garmin, GPSMAP 64S). As populações analisadas e suas coordenadas geográficas foram, respectivamente: Muqui (639 m, 20°55'S 41°26'W); Alegre (ALE; 752 m, 20°37'S 41°23'W); Venda Nova do Imigrante (VNI; 851 m, 20°23'S 41°11'W); Vargem Alta (VAR; 863 m, 20°37'S 40°58'W); Mimoso do Sul (MIM; 917 m, 20°55'S 41°32'W); Iúna (IUN; 1093 m, 20°22'S 41°28'W); Castelo

(CAS; 1158 m, 20°31'S 41°05'W); Domingos Martins (PAZ; 1302 m, 20°24'S 41°01'W); Macieira (MAC; 1774 m, 20°28'S 41°49'W); Casa Queimada (CAQ; 2160 m, 20°19'S 41°43'W).

Em cada população, definiu-se aleatoriamente oito indivíduos que apresentavam em seus ramos uma maior cobertura de frutos maduros, totalizando 80 indivíduos amostrados. A partir desses indivíduos, cinco ramos frutíferos foram coletados ao longo de toda a copa das árvores, e levados para o Laboratório de Botânica do Centro de Ciências Exatas, Naturais e da Saúde – CCENS da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES). No laboratório, foram retirados manualmente dez frutos maduros de cada ramo, totalizando 50 frutos por indivíduo.

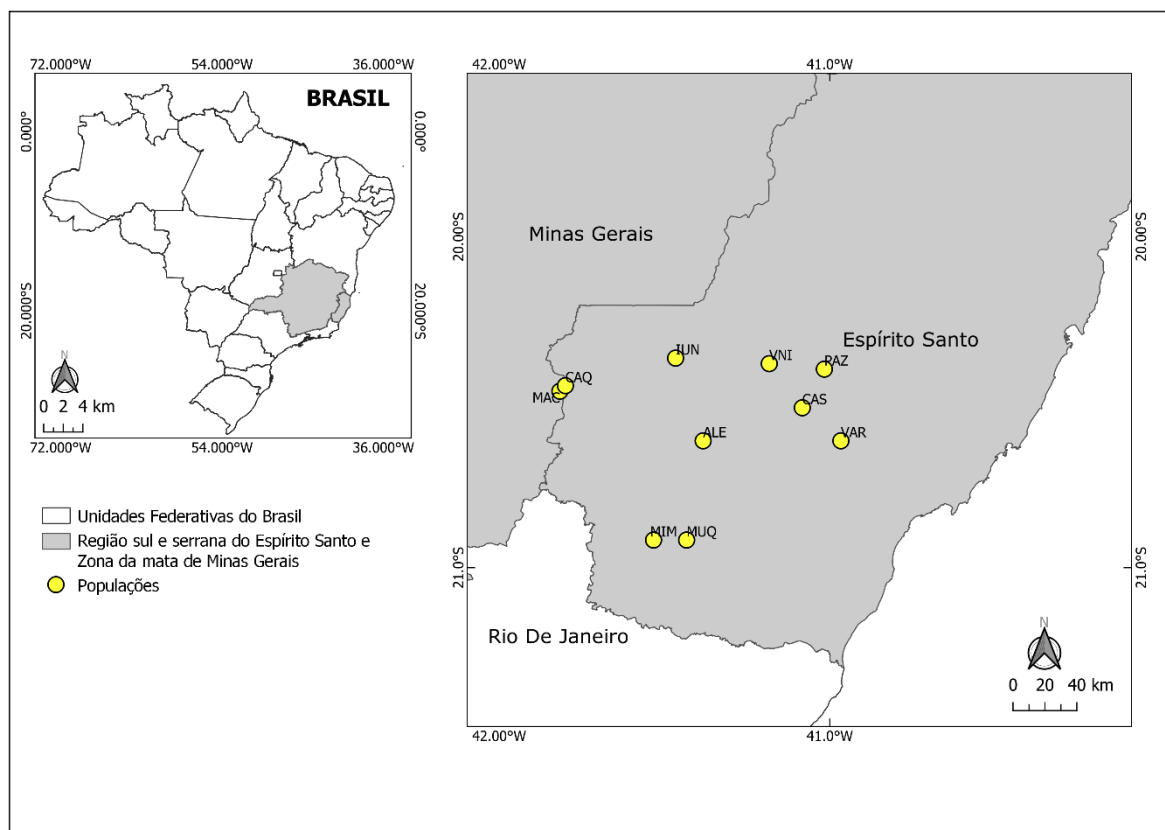


Figura 1. Localização das populações de coleta dos frutos da espécie *Myrsine coriacea*, nas regiões Sul e Serrana do Espírito Santo e região da Zona da Mata de Minas Gerais.

2.2 Características morfológicas dos frutos e sementes

O diâmetro equatorial (DE) e o diâmetro polar (DP) foram medidos em dez frutos frescos por indivíduo, com o auxílio de um paquímetro digital (precisão de 0,01 cm). Posteriormente, os dez frutos de cada indivíduo foram colocados em uma mesma sacola de papel e foram secos em estufa de circulação forçada a 60°C. A massa seca dos frutos (MSF) foi determinada em balança de precisão analítica (precisão de 0,001 g) a cada 24 h, até que atingissem massa constante. Em seguida, o pericarpo foi separado da semente com auxílio de uma pinça e a massa seca do pericarpo (MSP) e a massa seca da semente (MSS) foram determinadas. A fração da massa seca do fruto alocada no pericarpo (FMP) e nas sementes (FMS) foram obtidas através da divisão da MSF pela MSP, e a MSF pela MSS, respectivamente.

2.3 Composição química do pericarpo e da semente

As sementes e os pericarpos dos dez indivíduos previamente secos em estufa de circulação forçada a 60°C, foram macerados com o auxílio do moinho de facas (MA048, Marconi®) e do disruptor celular (MagNA Lyser, Roche Diagnostics®). Posteriormente, a extração dos compostos químicos foi realizada conforme o método proposto por Bligh e Dyer (1959), com algumas adaptações. Uma porção de 250 mg das sementes maceradas foram inseridas em microtubos e submetidas (consecutivamente) à extração com série etanólica (98, 80 e 50%). A cada etapa de extração etanólica os microtubos foram mantidos em estufa por 20 minutos a 80°C e, então centrifugados a 4.000 rpm durante 20 minutos. O sobrenadante da amostra foi sempre recolhido e separado. No final do processo de extração etanólica, após todas as etapas, foi adicionado clorofórmio concentrado ao pellet resultante das amostras para gerar a separação de fases, e então, seguiram-se assim os mesmos procedimentos de incubação e centrifugação descritos anteriormente. A fase de clorofórmio foi separada da fase de metanol/ água, gerando uma separação de fases: fase superior de natureza hidrofílica e fase inferior de natureza hidrofóbica. Todos os processos foram repetidos igualmente para o pericarpo.

2.3.1. Lipídios totais (LIP mg g⁻¹ MS)

A determinação de LIP foi obtida pelo método gravimétrico (Bligh & Dyer, 1959) após a evaporação do clorofórmio em estufa de circulação forçada à 60°C por

aproximadamente 24 horas. Após esse procedimento, a massa dos microtubos foi aferida em uma balança analítica.

2.3.2. Fenóis solúveis totais (*FST mg g⁻¹ MS*)

A determinação dos FST foi baseada no método de Folin-Ciocalteu (Waterhouse, 2002). A partir de uma alíquota de 20 µl de extrato etanólico, resultante do processo de composição química da semente e pericarpo, adicionou-se 180 µL de etanol 80%, 1000 µL do reagente Folin-Ciocalteu e 800 µL de carbonato de sódio 4%. Após a leitura em um espectrofotômetro (hermo do Uv-vis de GENESYS 10S) à 760 nm, foi determinada a concentração de FST, utilizando ácido tânico como curva padrão.

2.3.3. Açúcares solúveis totais (*AST mg g⁻¹ MS*)

A determinação dos AST foi realizada pelo método da antrona (Yemm & Willis, 1954). Para isso, alíquotas de 25 µL dos extratos (previamente preparados a partir da fase hidrofílica) foram adicionadas em microtubos e, após, foi adicionado 1000 µL do reagente de antrona (0,2% p/v), os tubos foram agitados e incubados a 100°C por 15 minutos. Após a leitura em espectrofotômetro à 620 nm, foi determinada a concentração de AST utilizando glicose como curva padrão (Hodge & Hofreiter, 1962).

2.3.4. Amido (*AMI mg g⁻¹ MS*)

O pellet resultante das amostras de AMI foi tratado com 3 ml de HCl 3% e incubados à 90°C por 3 horas para sua diluição. Após a hidrólise, foram centrifugadas a 4.000 rpm durante 10 minutos, em seguida o sobrenadante foi coletado. Em outros microtubos, foram adicionados 20 µg da amostra diluída, em uma proporção 1:2 (v/v), 180 µg de HCl 3% e 1000 µL de antrona, e incubados à 100°C por 15 minutos. Após a leitura em espectrofotômetro à 620 nm, foi determinada a concentração de AMI, utilizando glicose como curva padrão (Hodge & Hofreiter, 1962).

2.3.5. Proteínas Totais (*PRO mg g⁻¹ MS*)

A determinação de PRO foi realizada pelo método de Bradford (Bradford, 1976), com algumas modificações. Para tal, ao tubo contendo o pellet resultante da extração dos compostos solúveis, foi adicionado 5000 µL de NaOH 0,12 g L⁻¹ e, posteriormente, incubado a 50°C durante 15 minutos, seguido de centrifugação à 4.000 rpm durante 15

minutos. Posteriormente, foram retirados 20 µl e adicionados 180 µl de NaOH e 1000 µl do reagente de Bradford, para cada amostra. Após a leitura em espectrofotômetro à 595 nm, foi determinada a concentração de PRO, utilizando albumina bovina (BSA) como padrão.

2.4 Análises estatísticas

O coeficiente de variação (CV) foi calculado para avaliar a variação intra e interpoblacional das características. Para isso, os valores de cada repetição dos parâmetros morfológicos e bioquímicos das sementes e do pericarpo das dez populações, foram submetidos à fórmula: $CV = (\text{desvio padrão}/\text{média}) \times 100\%$.

Para avaliar as diferenças entre as populações em um gradiente altitudinal, os dados foram submetidos à análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA), agrupados e avaliados por meio do teste de Scott-Knott (1974), à 5% de probabilidade. Para testar a hipótese, o modelo de regressão linear simples (Lm) foi usado para identificar o efeito da altitude sobre as características da relação entre as características e a altitude. Todas as análises foram conduzidas no software R versão 3. 5. 1 (R Core Team, 2018), utilizando os pacotes ‘vegan’ (Oksanen *et al* 2018), dplyr, ggplot e cowplot2.

3. RESULTADOS

Indivíduos de *M. coriacea* exibiram valores mais elevados para características bioquímicas do que morfológicas. A concentração de amido nas sementes, por exemplo, apresentou uma variação intrapoblacional (CV_{intra}) superior à variação interpoblacional (CV_{inter}). Enquanto que para os compostos fenólicos o CV_{inter} representou 42,02% de variação nas sementes comparado a CV_{intra}, quase a metade da variação em comparação com o pericarpo. Entre semente e pericarpo o CV_{inter} nas concentrações de amido e lipídios representaram 43% e 50,6%, respectivamente da sua variação no pericarpo em relação à semente (Tabela 1).

Os resultados do DE, do DP, da MSF e da MSS, diminuíram significativamente a partir das populações de altitudes acima de 1700 (MAC e CAQ) (Figura 2A e Figura 3 A, B, C e D). Em contrapartida, as FMP e FMS apresentaram diferenças significativas entre as populações, não mostrando uma ligação com altitudes mais elevadas (Figura 3 E, F).

Maior acúmulo de LIP em pericarpo foi verificado em CAQ e PAZ. Nas sementes, foi verificado maior teor de LIP em MUQ comparado com as demais populações (Figura 4 A). Maior teor de PRO nas sementes foi observado na população de CAQ, MAC, MUQ e VNI (Figura 4 B). Para as concentrações de FST, os maiores teores foram verificados em populações de altitudes mais elevadas MAC e CAQ, tanto no pericarpo quanto na semente. As populações de ALE, CAS e PAZ, reduziram os teores de FST nas sementes, comparadas às demais populações (Figura 4C). Maiores teores de AST nas sementes foram verificadas por MUQ, MAC e CAQ, representadas pela menor e maiores altitudes. Enquanto as demais populações apresentaram maiores acúmulos de AST no pericarpo, reduzindo os conteúdos nas sementes. Foi exibida uma diminuição significativa em AMI no pericarpo em MUQ e nas populações a partir de IUN, não demonstrando diferenças significativas nas demais populações de altitudes mais elevadas. Já nas sementes, independentemente da população, não houve variação significativa em sua concentração (Figura 4 E).

As características morfológicas dos frutos (ED, DP, MSF e MSS) apresentaram uma relação negativa à medida em que aumentava a altitude (Figura 5). Considerando as características bioquímicas, FST apresentou relação positiva e significativamente com o aumento da altitude, tanto para o pericarpo quanto para a semente. Já LIP, a essa relação foi a mesma e significativa somente no pericarpo (Figura 6). As populações apresentaram diferença significativa ($P=0,001$), com diferenciação das duas populações de maior altitude (MAC e CAQ) em relação as demais (Figura 7).

Tabela 1. Coeficiente de variação (CV, %) intra (CV_{Intra}) e interpopulacional (CV_{Inter}) de características funcionais de sementes e pericarpo de dez populações de *Myrsine coriacea* ao longo de um gradiente de altitude.

Característica	CV _{Intra}	CV _{Inter}
Diâmetro Equatorial	6,6	4,7
Diâmetro Polar	6,7	8,8
Massa Seca dos Frutos	17	22,4
Massa Seca das Sementes	17,6	20,1
Fração da Massa seca das Sementes	13,1	9
Fração da Massa Seca do Pericarpo	8,8	6
Lipídios Totais nas Sementes	18,7	20,9
Proteínas Totais nas Sementes	12,1	11,1
Fenóis Solúveis Totais nas Sementes	23,7	42,02
Açúcares Solúveis Totais nas Sementes	33,9	31,6
Amido nas Sementes	22,7	7,6
Lipídios Totais no Pericarpo	28,5	50,6
Proteínas Totais no Pericarpo	5,1	3,3
Fenóis Solúveis Totais no Pericarpo	27,0	35,2
Açúcares Solúveis Totais no Pericarpo	30,5	22,7
Amido no Pericarpo	30,1	43,0

Diâmetro equatorial; diâmetro polar; Massa Seca dos Frutos; Massa Seca das Sementes; Fração da Massa Seca do Pericarpo; Fração da Massa seca das Sementes, Lipídios Totais nas Sementes; Proteínas Totais nas Sementes; Fenóis Solúveis Totais nas Sementes; Açúcares Solúveis Totais nas Sementes; Amido nas Sementes; Lipídios Totais no Pericarpo; Proteínas Totais no Pericarpo; Fenóis Solúveis Totais no Pericarpo; Açúcares Solúveis Totais no Pericarpo; Amido no Pericarpo.

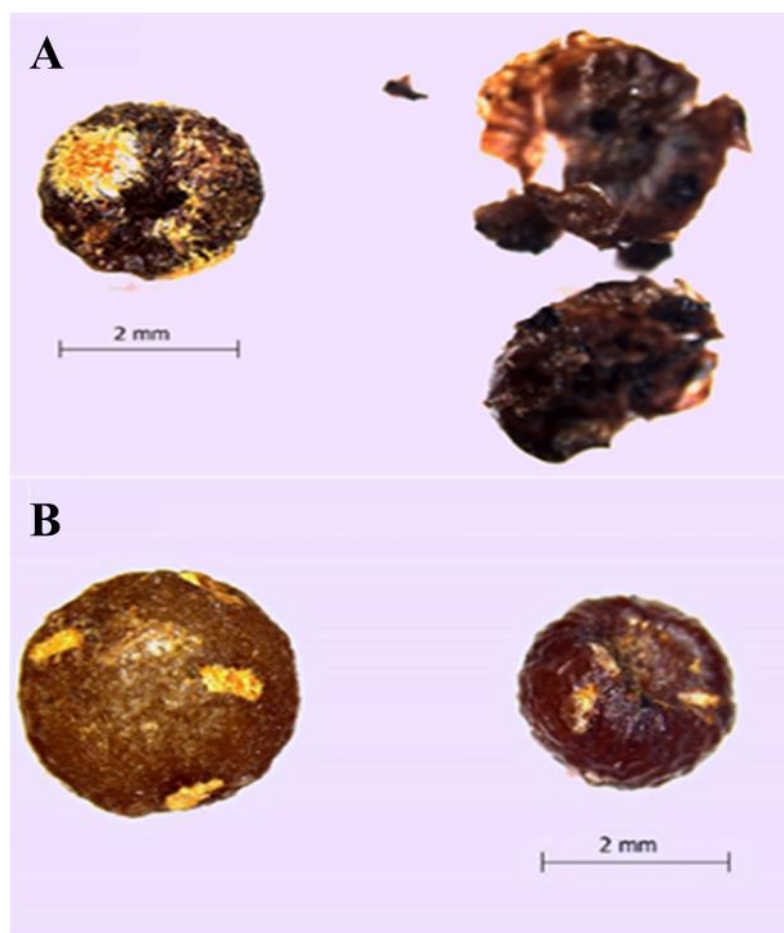


Figura 2. (A) Semente (esquerda) e pericarpo (direita) sob aumento 1,25x; (B) Diferença do diâmetro da semente demonstrando a divergência morfológica entre a população de baixa altitude (639 m), coletada em MUQ (esquerda), e população de alta altitude (2160 m) coletada em CAQ (direita).

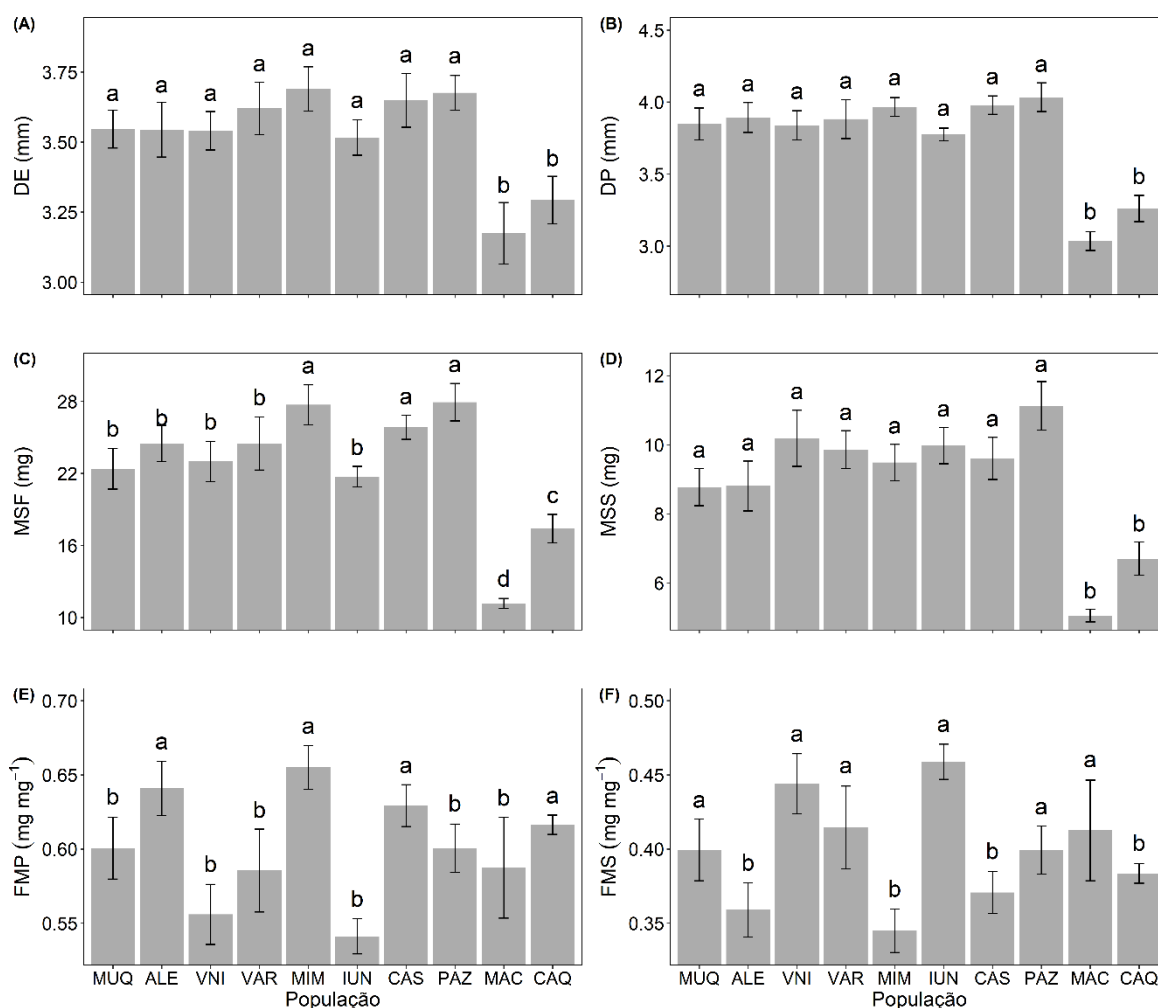


Figura 3. Respostas morfológicas de sementes e do pericarpo de frutos de *Myrsine coriacea* localizados ao longo de um gradiente de altitude. (A) Diâmetro equatorial do fruto, DE (mm); (B) Diâmetro polar do fruto, DP (mm); (C) massa seca dos frutos, MSF (mg); (D) massa seca das sementes, MSS (mg); (E) fração da massa seca do pericarpo, FDP (mg mg⁻¹); (F) fração da massa seca da semente, FDS (mg mg⁻¹). Barras representam o desvio padrão. Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

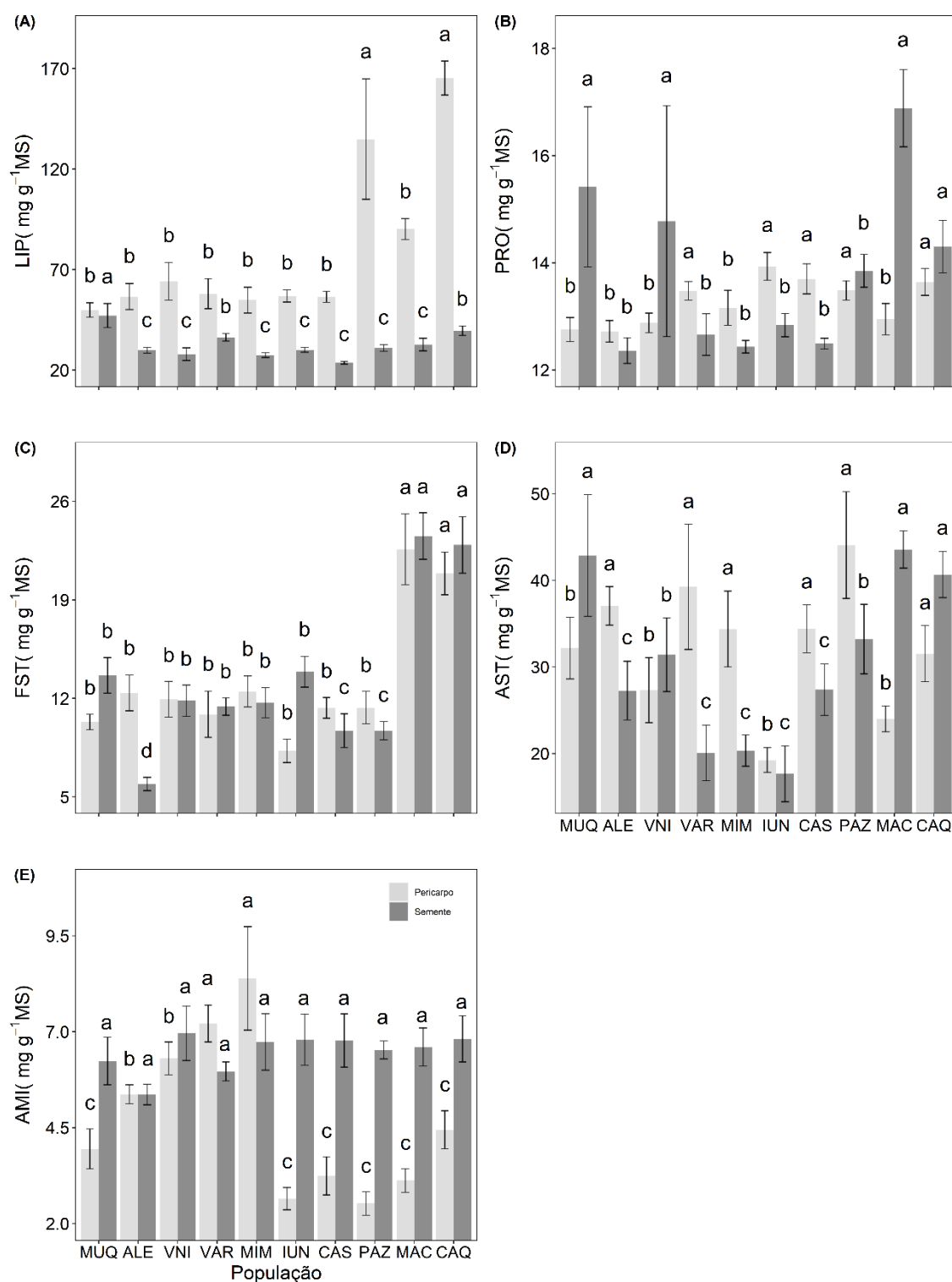


Figura 4. Compostos de reserva (mg g⁻¹) nas sementes e no pericarpo de frutos de *Myrsine coriacea* localizados ao longo de um gradiente de altitude. (A) lipídios totais (LIP); (B) proteínas totais (PRO); (C) fenóis solúveis totais (FHE); (D) açúcares solúveis totais (AST); (E) amido (AMI). Barras representam o desvio padrão. Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

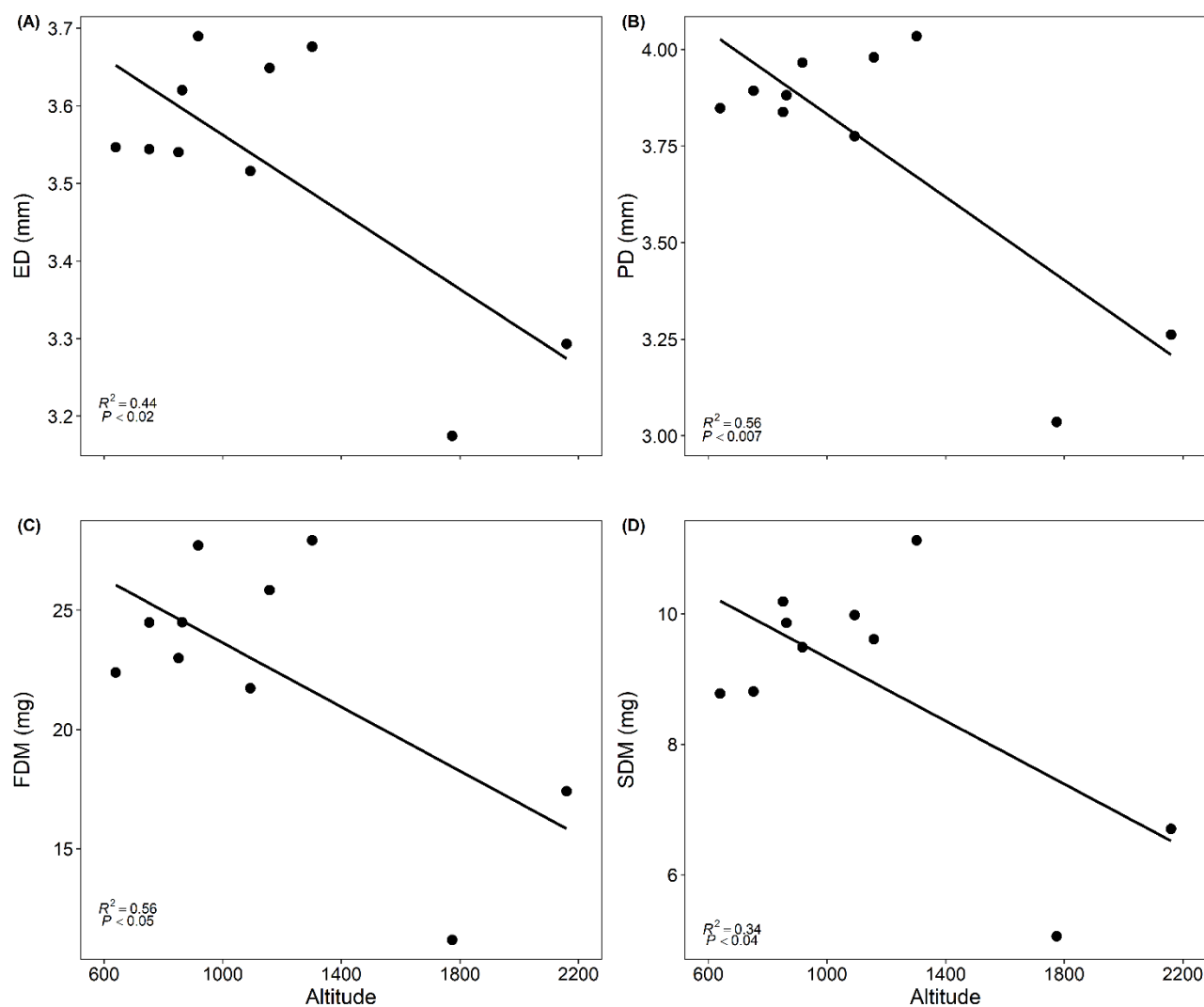


Figura 5. Regressões lineares das características morfológicas dos frutos em relação às altitudes das populações de *Myrsine coriacea* localizados ao longo de um gradiente de altitude. Cada ponto representa uma população. (A) Diâmetro equatorial (DE); (B) Diâmetro polar (DP); (C) Massa seca do fruto (MSF); (D) Massa seca da semente (MSS). R^2 representa o coeficiente de determinação. P representa o valor de probabilidade.

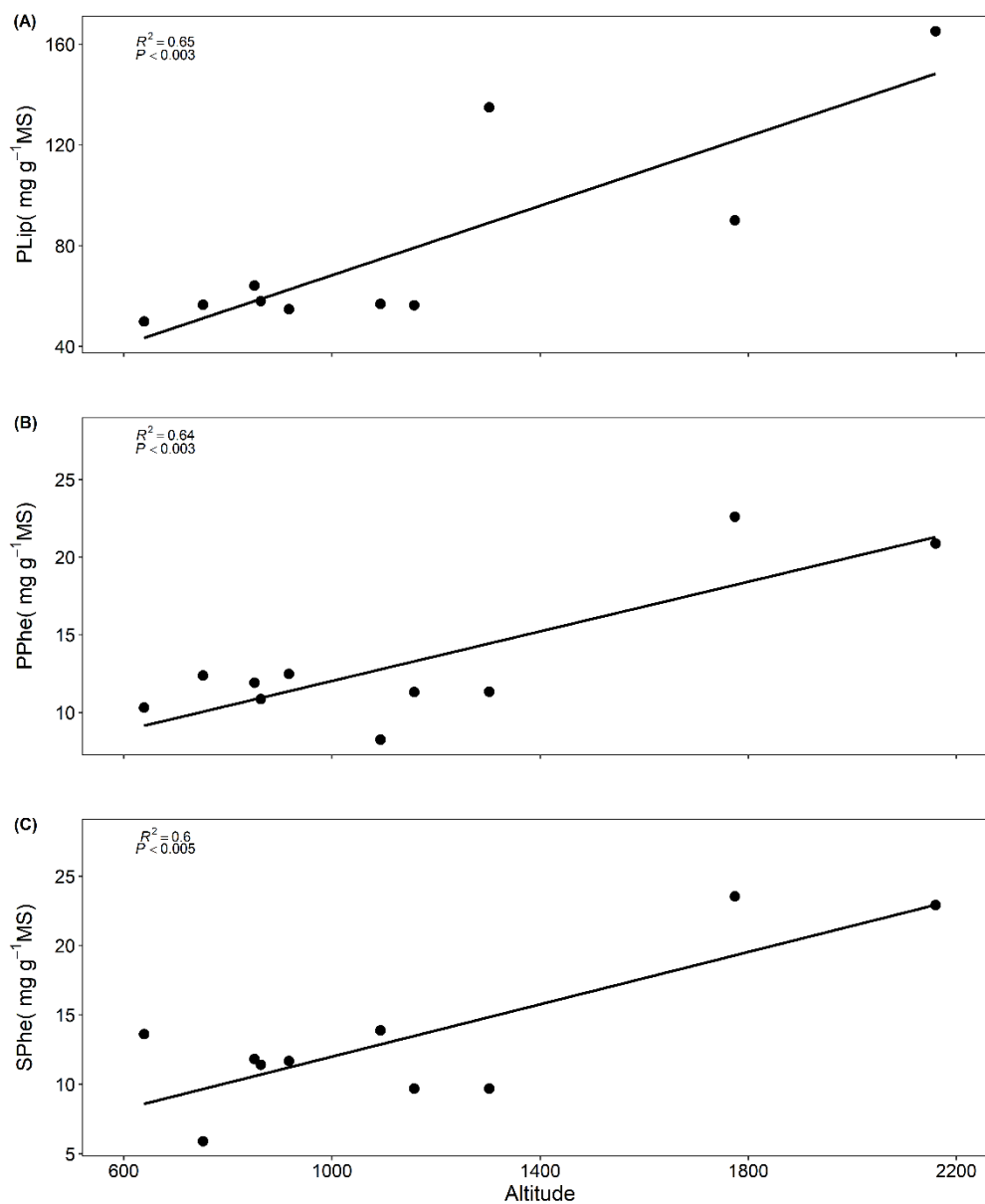


Figura 6. Regressões lineares dos compostos de reservas nas sementes e no pericarpo em relação às altitudes das populações de *Myrsine coriacea* localizados ao longo de um gradiente de altitude. Cada ponto representa uma população. (A) Lipídios totais no pericarpo (PLip); (B) Fenóis solúveis totais no pericarpo (PFST); (C) Fenóis solúveis totais na semente (SFST). R^2 representa o coeficiente de determinação. P representa o valor de probabilidade.

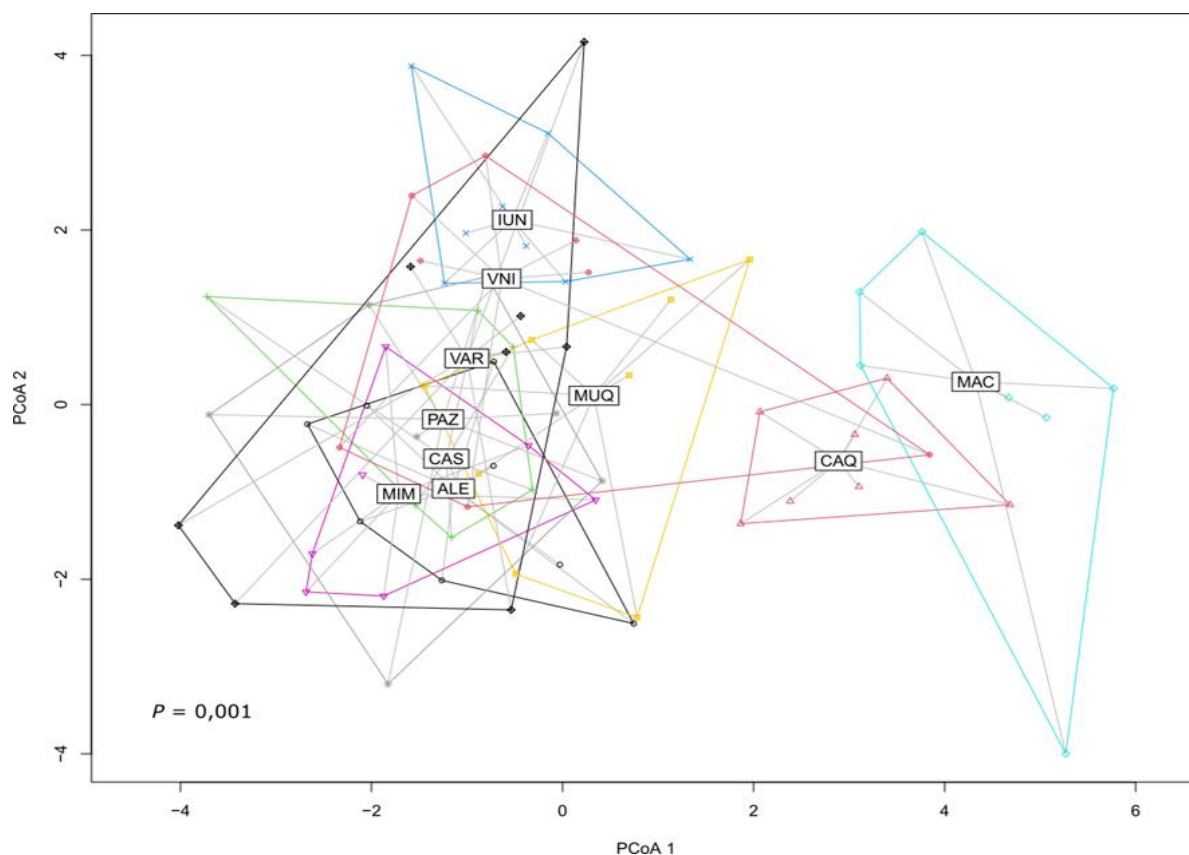


Figura 7. Análise de coordenadas principais (PCoA) elaborada baseada nas características morfológicas e no acúmulo das reservas alocadas no pericarpo e na semente relacionadas às 10 populações avaliadas de *Myrsine coriacea* ao longo de um gradiente de altitude. São apresentados os valores de probabilidade de significância (P) obtidos pelo teste de PERMANOVA.

4. DISCUSSÃO

Este estudo chama atenção para a discussão das características funcionais entre o tamanho e a composição bioquímica dos frutos e sementes inter e intrapopulacional de *M. coriacea* ao longo de um gradiente altitudinal. Com destaque para FST nas sementes apresentaram um CV interpopulacional superior ao intrapopulacional. Já no pericarpo, LIP e AMI apresentaram um CV interpopulacional superior ao intrapopulacional, apontando que a variação entre as populações é bem maior que dentro da mesma população. Verificou-se que a MSS, MSF, DE e DP dos frutos foi negativamente correlacionado aos compostos bioquímicos apontando que não houve uma relação de dependência entre as características, contrariando com os achados na literatura, em que maiores alocações de massa nas sementes

e no pericarpo estão ligadas aos conteúdos de proteína, lipídios e carboidratos favorecendo o crescimento e aptidão da espécie das plantas (Soriano *et al.*, 2011).

Os fatores abióticos afetam diretamente na estação de crescimento da planta à medida que aumenta a altitude, interferindo no tamanho, no acúmulo de massa e nos compostos de reservas (Bu *et al.*, 2007; Bu *et al.*, 2019; Soriano *et al.*, 2011). Em *M. coriacea*, a redução da massa e do tamanho dos frutos e sementes em MAC e CAQ é sustentada pela hipótese de restrição energética, onde a menor massa das sementes está relacionada ao pequeno tamanho da planta, gerado pelo declínio da estação de crescimento, e pelas baixas temperaturas em maiores altitudes (Qi *et al.*, 2014). Isso comprova que o processo lento de germinação, estabelecimento, crescimento de mudas e a sobrevivência dos indivíduos à estação de crescimento de altitudes mais elevadas (Cheng *et al.*, 2015; Patsiou *et al.*, 2021; Williams *et al.*, 2014).

As temperaturas afetam diretamente as taxas fotossintéticas, reduzindo a quantidade de fotoassimilados para a formação das sementes (Munier-Jolain *et al.*, 2008). Dessa forma, a alta demanda de N das sementes estimula a mobilização de proteínas envolvidas na fotossíntese, suspendendo a quantidade de fotoassimilados direcionados para a formação do pericarpo e da semente, levando à redução no tamanho dos frutos e sementes (Schiltz *et al.*, 2004). Enquanto não foi observado uma relação significativa nas FDP e FDS, isso indica que a alocação da biomassa para os frutos e para as sementes não foi influenciada apenas pelas mudanças ambientais causadas pelo aumento da altitude; outros fatores correlacionados podem ter conduzido o resultado (Munier-Jolain *et al.*, 2008).

Nota-se que a variação da FMP e FMS entre as populações evidencia uma alocação diferencial de recursos, de modo que a redução na FDP aumentou a alocação em FDS, demonstrando uma relação de *trade-off*. O *trade-off* tende a desenvolver uma relação positiva entre as características relacionadas à reprodução e o crescimento (Obeso, 2002), levando à competição por recurso em locais mais estressante (Villellas & García, 2018). Em *M. coriacea*, as populações de ALE, MIM, CAS e CAQ aumentaram o acúmulo de FDP certamente para a nutrição das sementes e preservação do embrião; enquanto nas demais populações, o investimento em massa na semente consiste na maior probabilidade de germinação e sobrevivência. Por exemplo, em populações como MUQ onde há uma maior limitação hídrica associado a altas temperaturas, observou-se uma maior FDS. De igual forma, o mesmo resultado em MUQ foi observado em PAZ e CAS, mesmo em condições

ambientais bem diferentes. Como mencionado, maiores frações de massa na semente é um indício de maiores conteúdos de reservas bioquímicas, uma vez que terão menores limitações em energia destinados a diferentes componentes da planta.

Referir-se à *M. coriacea* como uma planta dioica, auxilia no entendimento de como uma espécie arbórea consegue enfrentar diferentes ambientes e recursos, sem reduzir seu investimento nos frutos. Provavelmente, indivíduos femininos apresentam alternativas para compensar o investimento em crescimento e defesa, principalmente em locais mais limitantes em recursos (Jiang *et al.*, 2016). Para tal, é necessário que haja uma distribuição de recursos entre reprodução, crescimento e defesa de forma dinâmica e compensatória, (Herms & Mattson, 1992; Kula *et al.*, 2020), de maneira que o maior investimento em uma determinada função acarreta na diminuição de outra (Charnov, 1982). Assim, indivíduos femininos aumentam seu investimento em reprodução e defesa sem reduzir seus investimentos em crescimento ou manutenção, principalmente em ambientes mais limitantes (Liao *et al.*, 2019).

As reservas de sementes garantem a sobrevivência das mudas nos estágios iniciais de crescimento, até atingir a capacidade fotossintética, auxiliando as plantas no enfrentamento a diversas situações estressantes (Pinzón-Torres *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2020). Por exemplo, o FST é fundamental para assegurar a permanência de espécies e garantir a finalização do processo de maturação do fruto em condições de baixas temperaturas (Cazetta *et al.*, 2008). Além disso, atuam na resistência mecânica e longevidade das sementes, favorecendo a germinação sob ambientes desfavoráveis, desempenhando um papel importante como mecanismo de defesa química contra microrganismos e infecção fúngica (Brandt *et al.*, 2014; Mohamed-Yasseen *et al.*, 1994). Maiores concentrações de compostos fenólicos nas sementes e no pericarpo foram observadas em populações de altitudes mais elevadas (MAQ e CAQ). A concentração de FST nos frutos de indivíduos ocorrentes nesses ambientes comprova um mecanismo de sobrevivência às condições ambientais em alta altitude, como baixas temperaturas, resultando em uma resposta adaptativa associada à defesa da progênie em altitudes mais elevadas, tanto para garantir a finalização do processo de maturação (por ocorrer de forma mais lenta devido as baixas temperaturas), quanto no dossel, protegendo-o contra patógenos e aumentando sua viabilidade (Cazetta; Schaefer; Galetti, 2007).

Semelhantemente, o alto investimento de LIP e PRO no pericarpo foram observados nas populações de altitudes mais elevadas (CAQ e PAZ). Este resultado pode atrair a atenção dos dispersores, favorecendo a dispersão das sementes (Soriano *et al.* 2011); além disso, a alta concentração de lipídio e proteína garante à semente uma maior proteção aos estresses bióticos, abióticos e maior resistência ao frio para a permanência dessas nos bancos de solo (Lin *et al.*, 2018; Rajjou & Debeaujon, 2008). De modo geral, os frutos de *M. coriacea* apresentaram maiores variações no acúmulo de reservas de forma interpopulacional, induzindo respostas significativas aos efeitos extrínsecos sobre as populações, selecionando de forma lenta e gradual as melhores respostas fenotípicas em seus diferentes locais de ocorrência e os indivíduos que investem em adaptações mais eficazes para a dissipação e não somente na manutenção da semente, de modo a favorecer o alto fluxo gênico propiciado pela polinização anemófila e pela dispersão de propágulos ornitocórica, características da espécie.

A maior concentração de LIP em semente de *M. coriacea* foi observada em MUQ, a qual também obteve maiores MSS, DP e ED, características que podem favorecer a rápida germinação e o crescimento em altura, principalmente em condições de alta luminosidade, que são características associadas às estratégias de persistência ao estresse (Finkelstein & Grubb, 2002; Poorter & Rose, 2005). Em contrapartida, o baixo teor de lipídio nas sementes de *M. coriacea* em maiores altitudes, foi compensado pelo alto teor de proteína e amido, o que é comum em espécies florestais, demonstrando uma dependência com a temperatura (De Melo *et al.*, 2020; Singer *et al.*, 2016). Mesmo com elevada capacidade de produzir energia, alto teor de lipídio requer maior custo energético para biossíntese, assim uma concentração relevante de proteína e amido age como uma estratégia complementar ao lipídio, aumentando a utilização de conteúdos energéticos para permitir uma rápida germinação e eficiente desenvolvimento das mudas (Bu *et al.*, 2019; Finkelstein & Grubb, 2002; Ichie *et al.*, 2001).

Os teores de PRO foram mais altos nas sementes das populações dos dois extremos das altitudes avaliadas (MUQ, VNI, MAC e CAQ), isso é importante mencionar já que a disponibilidade de proteínas pode variar em decorrência às condições ambientais vividas pela planta-mãe (Gallardo *et al.*, 2008; Jiang *et al.*, 2016; Soriano *et al.*, 2011). A disponibilidade de proteínas na semente pode ser regulada pela concentração de N da planta, que fornece energia para germinação, vigor das sementes e manutenção da muda (Bu *et al.*,

2018; Burstin *et al.*, 2007). O presente estudo, demonstrou que o maior teor de proteína nas sementes em ambiente de baixa temperatura está associado à uma quantidade suficiente de N e P para compensar as reduções nas taxas de reação metabólica e intensificar a resistência ao frio (Wang *et al.*, 2020; Westoby *et al.*, 2004), possibilitando a proteção das sementes após a germinação em locais onde a temperatura pode chegar abaixo de zero grau. Por outro lado, em locais de maiores temperaturas, luminosidade e baixa precipitação, como MUQ e VNI, as espécies respondem ao maior teor de N, aumentando a taxa de crescimento relativo, alocação de massa foliar e a sobrevivência de mudas (Iralu & Upadhaya, 2018). Assim, as elevadas concentrações de proteínas entre as populações dos dois extremos de altitude possivelmente assumem diferentes papéis em função das condições ambientais às quais as plantas estão submetidas.

Neste trabalho, os maiores conteúdos de AST em sementes foram exibidos em MUQ, MAC e CAQ, locais que possuem maiores condições de estresse térmico e hídrico. Maior concentração de AMI as sementes de populações nos campos de altitude em *M. coriacea*, contraria alguns estudos onde as concentrações de AST é inibida em condições de baixa temperatura (Wang *et al.*, 2018). Para que baixas temperaturas não afetem os níveis de açúcares e a formação da semente (crescimento embrionário), os açúcares solúveis derivados da hidrólise do amido no endosperma são transportados para o embrião para fornecer energia para o desenvolvimento embrionário e promover a germinação das sementes em uma curta estação de crescimento (Kaneko *et al.*, 2002), contribuindo para manter conteúdo de AST nas sementes em locais de baixa temperatura.

Em locais com limitação hídrica, o ajuste osmótico permite o aumento de solutos em resposta às condições estressantes de baixa disponibilidade hídrica (Chaves Filho & Stacciarini-Seraphin, 2001). Dentre esses solutos, o acúmulo de AST auxilia a manutenção da turgescência celular garantindo a tolerância e as atividades fisiológicas em resposta ao estresse hídrico (Viana *et al.*, 2021). Para os indivíduos de MUQ altas concentrações de AST foram alocadas nas sementes, para evitar a desidratação do fruto e continuar a realização de funções como a manutenção da abertura estomática e fotossíntese, além de manter a viabilidade do embrião já que havia baixa disponibilidade hídrica no ambiente. Assim como lipídios e proteínas, os carboidratos contribuem para germinação das sementes, estabelecimento da muda, absorção de nutrientes e para formação da maquinaria fotossintética (Corte *et al.*, 2006; Soriano *et al.*, 2011), além oferecerem proteção ao embrião

contra o dessecação e ataques de patógenos (Barbedo & Filho, 1998). Embora nossos resultados tenham apresentado um baixo teor de AST em populações de ALE, VAR, MIM, IUN e CAS, a germinação, o estabelecimento e o crescimento de mudas nesses locais certamente se dá pela alta concentração de AMI, como observado na figura 4E; entretanto, o aumento de AMI no pericarpo confere melhor sabor e maior qualidade dos frutos (Dai *et al.*, 2016), indicando que nessas populações há uma maior atração de aves para alimentação, contribuindo para dispersão e propagação da espécie.

Mesmo tendo uma redução no tamanho dos frutos e sementes, essa redução não implica no investimento de compostos bioquímicos em altitudes elevadas em *M. coriacea*, visto que plantas menores diminui o tamanho dos frutos, em contrapartida, aumenta o conteúdo energético. Este achado sugere que em ambientes desfavoráveis, como baixa temperatura, as plantas podem alocar os recursos para reprodução a fim de preservar o embrião até o momento onde as condições se tornam mais favoráveis para germinação (Kaneko *et al.*, 2002; Villellas & García, 2018).

6. CONCLUSÃO

Os frutos e sementes de *M. coriacea* apresentaram maiores variações nos compostos bioquímicos comparados às características morfológicas, sendo observada tanto inter quanto intrapopulacional, possibilitando a dispersão dos frutos e favorecendo o alto fluxo gênico propiciado pela endozoocoria nas populações.

Nossos resultados revelam que o gradiente de elevação atua no tamanho em massa do fruto e da semente, bem como na alocação de compostos essenciais para a sobrevivência em lugares onde a temperatura pode chegar abaixo de zero, corroborando com a hipótese de que indivíduos de altitude mais elevadas apresentam frutos e sementes menores mediante às condições ambientais locais. Assim conclui-se que as características morfológicas e o acúmulo de reservas em frutos de populações de *M. coriacea* estão associados com as condições ambientais verificadas ao longo do gradiente de altitude.

REFERÊNCIAS

- Adamidis, G. C., Varsamis, G., Tsiripidis, I., Dimitrakopoulos, P. G., Papageorgiou, A. C. (2021). Patterns of Leaf Morphological Traits of Beech (*Fagus sylvatica* L.) along an Altitudinal Gradient. *Forests*, 12(10), 1297. <https://doi.org/10.3390/f12101297>.
- Anderson, J. T., Gezon, Z. J. (2015). Plasticity in functional traits in the context of climate change: a case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (Brassicaceae). *Global Change Biology*, 21(4), 1689–1703. <https://doi.org/10.1111/gcb.12770>.
- Barbedo, C. J., Filho, J. M. (1998). Tolerância à dessecação em sementes. *Acta Botanica Brasilica*, 12(2), 145–164. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061998000200005>.
- BFG - The Brazil Flora Group (2015) Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085-1113.
- Bolmgren, K., Eriksson, O. (2010). Seed mass and the evolution of fleshy fruits in angiosperms. *Oikos*, 119(4), 707–718. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17944.x>.
- Brandt, R., Lachmuth, S., Landschulz, C., Haß, F., Hensen, I. (2014). Species-specific responses to environmental stress on germination and juvenile growth of two Bolivian Andean agroforestry species. *New Forests*, 45(6), 777–795. <https://doi.org/10.1007/s11056-014-9436-6>.
- Bu, H., Chen, X., Xu, X., Liu, K., Jia, P., Du, G. (2007). Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet plateau. *Plant Ecology*, 191(1), 127–149. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9221-5>.
- Bu, H., Du, G., Chen, X., Xu, X., Liu, K., Wen, S. (2008). Community-wide germination strategies in an alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibet plateau: Phylogenetic and life-history correlates. *Plant Ecology*, 195(1), 87–98. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9301-1>.
- Bu, H. Y., Jia, P., Qi, W., Liu, K., Xu, D. H., Ge, W. J., Wang, X. J. (2018). The effects of phylogeny, life-history traits and altitude on the carbon, nitrogen, and phosphorus contents of seeds across 203 species from an alpine meadow. *Plant Ecology*, 219(6), 737–748. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0830-6>.
- Bu, H. Y., Zhang, Y. M., Zhao, D., Wang, S. Y., Jia, P., Qi, W., Liu, K., Xu, D. H., Ge, W. J., Wang, X. J. (2019). The evolutionary correlation associated with seed mass and altitude on nutrient allocation of seeds. *Seed Science Research*, 29(1), 38–43. <https://doi.org/10.1017/S0960258518000387>.
- Burstin, J., Marget, P., Huart, M., Moessner, A., Mangin, B., Duchene, C., Desprez, B., Munier-Jolain, N., Duc, G. (2007). Developmental genes have pleiotropic effects on plant morphology and source capacity, eventually impacting on seed protein content and productivity in pea. *Plant Physiology*, 144(2), 768–781. <https://doi.org/10.1104/pp.107.096966>.
- Carrijo, T. T., Tuler, A. C., Lubert, J., Da Costa, R. G., Dos Santos, M. C., Da Paschoa, R. P., De Fátima Freitas, M. (2017). Flora do Espírito Santo: Primulaceae. *Rodriguesia*, 68(5), 1829–1856. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201768518>.

Cazetta, E., Schaefer, H. M., Galetti, M. (2008). Does attraction to frugivores or defense against pathogens shape fruit pulp composition? *Oecologia*, 155(2), 277–286. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0917-6>.

Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., Soltis, D. E., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, P. S., Stevens, P. F., Briggs, B., Brockington, S., Chautems, A., Clark, J. C., Conran, J., Haston, E., Möller, M., Moore, M., Olmstead, R., Weber, A. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Charnov EL (1982) The theory of sex allocation. *Princeton University Press*, Princeton.

Chaves Filho, Jales Teixeira; Stacciarini-Seraphin, Eliane. Alteração no potencial osmótico e teor de carboidratos solúveis em plantas jovens de lobeira (*Solanum lycocarpum* St.-Hil.) em resposta ao estresse hídrico. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 24, n. 2, p. 199-209, jun. 2001. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/s0100-84042001000200010>.

Cheng, J., Cheng, X., Wang, L., He, Y., An, C., Wang, Z., Zhang, H. (2015). Physiological characteristics of seed reserve utilization during the early seedling growth in rice. *Revista Brasileira de Botânica*, 38(4), 751–759. <https://doi.org/10.1007/s40415-015-0190-6>.

Chevin, L. M., Lande, R., Mace, G. M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a predictive theory. *PLoS Biology*, 8(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>.

Corte, V. B., Borges, E. E. D. L., Pontes, C. A., Leite, I. T. D. A., Ventrella, M. C., Mathias, A. D. A. (2006). Mobilization of the reserves during germination of seeds and growth of seedlings of *Caesalpinia peltophoroides* Benth. (Leguminosae-Caesalpinoideae). *Revista Árvore*, 30(6), 941–949. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622006000600009>.

Da Paschoa, R. P., Christ, J. A., Valente, C. S., Ferreira, M. F. da S., De Miranda, F. D., Garbin, M. L., Carrijo, T. T. (2018). Genetic diversity of populations of the dioecious *Myrsine coriacea* (Primulaceae) in the Atlantic Forest. *Acta Botanica Brasilica*, 32(3), 376–385. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0355>.

Dai, Z., Wu, H., Baldazzi, V., van Leeuwen, C., Bertin, N., Gautier, H., Wu, B., Duchêne, E., Gomès, E., Delrot, S., Lescouret, F., Génard, M. (2016). Inter-species comparative analysis of components of soluble sugar concentration in fleshy fruits. *Frontiers in Plant Science*, 7(MAY 2016), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00649>.

De Fátima Freitas, M., Kinoshita, L. S. (2015). *Myrsine* (Myrsinoideae- Primulaceae) no sudeste e sul do Brasil. *Rodriguésia*, 66(1), 167–189. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566109>.

De Melo, R. B., Ferreira, C. S., Lopes, A., Vinson, C. C., Franco, A. C. (2020). Dispersal mode constrains allocation of carbon and mineral nutrients in seeds of forest and savanna trees. *Plant Biology*, 22(2), 203–211. <https://doi.org/10.1111/plb.13075>.

Derebe, A. D., Gobena Roro, A., Tessfaye Asfaw, B., Worku Ayele, W., Hvoslef-Eide, A. K. (2019). Effects of solar UV-B radiation exclusion on physiology, growth and yields of taro (*Colocasia esculenta* (L.)) at different altitudes in tropical environments of Southern

Ethiopia. *Scientia Horticulturae*, 256(June), 108563. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108563>.

Di Cecco, V., Di Musciano, M., D'Archivio, A. A., Frattaroli, A. R., Di Martino, L. (2019). Analysis of intraspecific seed diversity in *Astragalus aquilanus* (Fabaceae), an endemic species of Central Apennine. *Plant Biology*, 21(3), 507–514. <https://doi.org/10.1111/plb.12844>.

Domic, A. I., Capriles, J. M., Camilo, G. R. (2020). Evaluating the fitness effects of seed size and maternal tree size on *Polylepis tomentella* (Rosaceae) seed germination and seedling performance. *Journal of Tropical Ecology*, 36(3), 115–122. <https://doi.org/10.1017/S0266467420000061>.

Finkelstein, S., Grubb, P. J. (2002). Lipid concentration in the embryo–endosperm fraction of seeds of Australian tropical lowland rainforest trees: relevance to defense and dispersal. *Seed Science Research*, 12(3), 173–180. <https://doi.org/10.1079/ssr2002109>.

Fricke, E. C., Wright, S. J. (2016). The mechanical defense advantage of small seeds. *Ecology Letters*, 19(8), 987–991. <https://doi.org/10.1111/ele.12637>.

Gallardo, K., Thompson, R., Burstin, J. (2008). Reserve accumulation in legume seeds. *Comptes Rendus - Biologies*, 331(10), 755–762. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2008.07.017>.

Helsen, K., Acharya, K. P., Brunet, J., Cousins, S. A. O., Decocq, G., Hermy, M., Kolb, A., Lemke, I. H., Lenoir, J., Plue, J., Verheyen, K., De Frenne, P., Graae, B. J. (2017). Biotic and abiotic drivers of intraspecific trait variation within plant populations of three herbaceous plant species along a latitudinal gradient. *BMC Ecology*, 17(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/s12898-017-0151-y>.

Herns, D. A., Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: To grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 67(3), 283–335. <https://doi.org/10.1086/417659>.

Ichie, T., Ninomiya, I., Ogino, K. (2001). Utilization of Seed Reserves during Germination and Early Seedling Growth by *Dryobalanops lanceolata* (Dipterocarpaceae) *Cambridge University Press Stable*. 17(3), 371–378.

Iralu, V., Upadhaya, K. (2018). Relative growth rate, biomass partitioning and nutrient allocation in seedlings of two threatened trees grown under different light conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 38(6), 450–459. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2018.03.001>.

Jahdi, R., Arabi, M., Bussotti, F. (2020). Effect of environmental gradients on leaf morphological traits in the fandoghlo forest region (NW Iran). *IForest*, 13(6), 523–530. <https://doi.org/10.3832/ifor3391-013>.

Jiang, H., Zhang, S., Lei, Y., Xu, G., Zhang, D. (2016). Alternative growth and defensive strategies reveal potential and gender specific trade-offs in dioecious plants *salix paraplesia* to nutrient availability. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01064>.

Kaneko, M., Itoh, H., Ueguchi-Tanaka, M., Ashikari, M., Matsuoka, M. (2002). The α -amylase induction in endosperm during rice seed germination is caused by gibberellin synthesized in epithelium. *Plant Physiology*, 128(4), 1264–1270. <https://doi.org/10.1104/pp.010785>.

- Körner, C. (2007). The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.
- Kula, A. A. R., Hey, M. H., Couture, J. J., Townsend, P. A., Dalglish, H. J. (2020). Intraspecific competition reduces plant size and quality and damage severity increases defense responses in the herbaceous perennial, *Asclepias syriaca*. *Plant Ecology*, 221(6), 421–430. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01021-4>.
- Lehtilä, K., Ehrlén, J. (2005). Seed size as an indicator of seed quality: A case study of *Primula veris*. *Acta Oecologica*, 28(3), 207–212. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.04.004>.
- Liao, J., Song, H., Tang, D., Zhang, S. (2019). Sexually differential tolerance to water deficiency of *Salix paraplesia*—A female-biased alpine willow. *Ecology and Evolution*, 9(15), 8450–8464. <https://doi.org/10.1002/ece3.5175>.
- Lin, Y., Chen, M., Lin, H., Lin, M., Hung, Y. C., Lin, Y., Chen, Y., Wang, H., Ritenour, M. A. (2018). Phomopsis longanae-induced pericarp browning and disease development of longan fruit can be alleviated or aggravated by regulation of ATP-mediated membrane lipid metabolism. *Food Chemistry*, 269, 644–651. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.07.060>.
- Linkies, A., Graeber, K., Knight, C., Leubner-Metzger, G. (2010). The evolution of seeds. *New Phytologist*, 186(4), 817–831. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03249.x>.
- Mohamed-Yasseen, Y., Barringer, S. A., Splittstoesser, W. E., Costanza, S. (1994). The role of seed coats in seed viability. *The Botanical Review*, 60(4), 426–439. <https://doi.org/10.1007/BF02857926>.
- Munier-Jolain, N., Larmure, A., Salon, C. (2008). Determinism of carbon and nitrogen reserve accumulation in legume seeds. *Comptes Rendus - Biologies*, 331(10), 780–787. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.07.020>.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F., van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>.
- Obeso, J. R. (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155(3), 321–348. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x>.
- Paridari, I. C., Jalali, S. G., Sonboli, A., Zarafshar, M., Bruschi, P. (2013). Leaf macro and micro-morphological altitudinal variability of *Carpinus betulus* in the Hyrcanian forest (Iran). *Journal of Forestry Research*, 24(2), 301–307. <https://doi.org/10.1007/s11676-013-0353-x>.
- Patsiou, T. S., Walden, N., Willi, Y. (2021). What drives species’ distributions along elevational gradients? Macroecological and evolutionary insights from Brassicaceae of the central Alps. *Global Ecology and Biogeography*, 30(5), 1030–1042. <https://doi.org/10.1111/geb.13280>.
- Pereira, J. P., Garbin, M. L., Carrijo, T. T., Da Silva, J. A., Bourguignon, T. P., & Cavatte, P. C. (2022). Lack of coordination between stomatal and vein traits provides functional

benefits to the dioecious tropical tree *Myrsine coriacea*. *Physiologia Plantarum*, 174(3). <https://doi.org/10.1111/ppl.13719>.

Pinzón-Torres, J. A., Santos, V. R. dos Schiavinato, M. A., Maldonado, S. (2009). Biochemical, histochemical and ultrastructural characterization of *Centrolobium robustum* (Fabaceae) seeds. *Hoehnea*, 36(1), 149–160. <https://doi.org/10.1590/s2236-89062009000100009>.

Poorter, L., Rose, S. A. (2005). Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: A meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*, 142(3), 378–387. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1732-y>.

Pšidová, E., Živčák, M., Stojnić, S., Orlović, S., Gömöry, D., Kučerová, J., Ditmarová, Ľ., Štrelcová, K., Brestič, M., Kalaji, H. M. (2018). Altitude of origin influences the responses of PSII photochemistry to heat waves in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 152, 97–106. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.001>.

Qi, W., Guo, S., Chen, X., Cornelissen, J. H. C., Bu, H., Du, G., Cui, X., Li, W., Liu, K. (2014). Disentangling ecological, allometric and evolutionary determinants of the relationship between seed mass and elevation: Insights from multiple analyses of 1355 angiosperm species on the eastern Tibetan Plateau. *Oikos*, 123(1), 23–32. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00448.x>.

Rajjou, L., Debeaujon, I. (2008). Seed longevity: Survival and maintenance of high germination ability of dry seeds. *Comptes Rendus - Biologies*, 331(10), 796–805. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2008.07.021>.

Schiltz, S., Gallardo, K., Huart, M., Negroni, L., Sommerer, N., Burstin, J. (2004). Proteome reference maps of vegetative tissues in pea. An investigation of nitrogen mobilization from leaves during seed filling. *Plant Physiology*, 135(4), 2241–2260. <https://doi.org/10.1104/pp.104.041947>.

Singer, S. D., Zou, J., Weselake, R. J. (2016). Abiotic factors influence plant storage lipid accumulation and composition. *Plant Science*, 243, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.11.003>.

Soper Gorden, N. L., Winkler, K. J., Jahnke, M. R., Marshall, E., Horky, J., Huddelson, C., Etterson, J. R. (2016). Geographic patterns of seed mass are associated with climate factors, but relationships vary between species. *American Journal of Botany*, 103(1), 60–72. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500295>.

Soriano, D., Orozco-Segovia, A., Mrquez-Guzmn, J., Kitajima, K., Gamboa-De Buen, A., Huante, P. (2011). Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. *Annals of Botany*, 107(6), 939–951. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr041>.

Sundaesan, V. (2005). Control of seed size in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(50), 17887–17888. <https://doi.org/10.1073/pnas.0509021102>.

Valenta, K., Nevo, O., Martel, C., Chapman, C. A. (2017). Plant attractants: integrating insights from pollination and seed dispersal ecology. *Evolutionary Ecology*, 31(2), 249–267. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9870-3>.

Viana, Jeandson Silva; Barros, Cleyton Tenório; Borges, João Paulo Goes Da Silva; Silva, Maria Beatrice Gueiros; Gonçalves, Edilma Pereira; Moura, Mácio Farias De. Condicionantes para cultivo de soja tolerante ao déficit hídrico no Semiárido Nordeste. *Research, Society And Development*, v. 10, n. 4, p. 338, 4 abr. 2021. <http://dx.doi.org/10.33448/rsd-v10i4.13980>.

Villellas, J., García, M. B. (2018). Life-history trade-offs vary with resource availability across the geographic range of a widespread plant. *Plant Biology*, 20(3), 483–489. <https://doi.org/10.1111/plb.12682>.

Wang, H., Prentice, I. C., Davis, T. W., Keenan, T. F., Wright, I. J., Peng, C. (2017a). Photosynthetic responses to altitude: an explanation based on optimality principles. *New Phytologist*, 213(3), 976–982. <https://doi.org/10.1111/nph.14332>.

Wang, H., Prentice, I. C., Davis, T. W., Keenan, T. F., Wright, I. J., Peng, C. (2017b). Photosynthetic responses to altitude: an explanation based on optimality principles. *New Phytologist*, 213(3), 976–982. <https://doi.org/10.1111/nph.14332>.

Wang, Yaliang, Cui, Y., Hu, G., Wang, X., Chen, H., Shi, Q., Xiang, J., Zhang, Y., Zhu, D., Zhang, Y. (2018). Reduced bioactive gibberellin content in rice seeds under low temperature leads to decreased sugar consumption and low seed germination rates. *Plant Physiology and Biochemistry*, 133(May), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.10.020>.

Wang, Yanlin, Gao, S., He, X., Li, Y., Zhang, Y., Chen, W. (2020). Response of total phenols, flavonoids, minerals, and amino acids of four edible fern species to four shading treatments. *PeerJ*, 2020(1), 1–18. <https://doi.org/10.7717/peerj.8354>.

Wang, Z., Bu, H., Wang, M., Huang, H., Niklas, K. J. (2020). Allocation Strategies for Seed Nitrogen and Phosphorus in an Alpine Meadow Along an Altitudinal Gradient on the Tibetan Plateau. *Frontiers in Plant Science*, 11(December), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.614644>.

Westoby, M., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Diemer, M., others, Wright, I. J., Reich, P. B., Ackerly, D. D., Cornelissen, J. H. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.

Williams, A. V., Nevill, P. G., Krauss, S. L. (2014). Next generativo restoration genetics: Applications and opportunities. *Trends in Plant Science*, 19(8), 529–537. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.03.011>.

CAPÍTULO 2

ACLIMATAÇÃO FOTOSSINTÉTICA DE POPULAÇÕES DE *Myrsine coriacea* (PRIMULACEAE) SUBMETIDAS A CENÁRIOS CLIMÁTICOS CONTRASTANTES

MOREIRA, V.F.^{1,2*} • RAMALDES, B.O.² • DA SILVA, J. A.³ • PEREIRA, J.P.^{1,2} •
CAPETINE, T.B.² • GARBIN, M.L.² • CARRIJO, T.T.² • CAVATTE, P.C.²

⁽¹⁾ Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, CEP 29075-910, Vitória, ES, Brasil.

⁽²⁾ Laboratório de Botânica, Departamento de Biologia, Centro de Ciências Exatas, Naturais e da Saúde, Universidade Federal do Espírito Santo, Alegre, ES, Brasil.

⁽³⁾ Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural, Fazenda Experimental de Bananal do Norte, Cachoeiro de Itapemirim, ES, Brasil.

*Autor para correspondência: moreira.vf@gmail.com

Periódico a ser submetido: *PHOTOSYNTHETICA*

RESUMO

As montanhas estão entre os ambientes que mais serão impactados pelas mudanças climáticas, estando entre as áreas mais frágeis do mundo. *Myrsine coriacea* é uma espécie arbórea encontrada em diferentes altitudes, se estabelecendo desde as Restinga até os Campos de Altitude. Nosso objetivo foi avaliar, sob condições de jardins comum, o potencial de aclimação fotossintética de populações de *M. coriacea* provenientes de diferentes altitudes submetidas a cenários climáticos contrastantes. Testou-se a hipótese de que matrizes de *M. coriacea* localizadas em altitudes mais elevadas, em relação às de menores altitudes, apresentam mudas com menor capacidade de aclimação fotossintética sob condições de maior temperatura e déficit de pressão de vapor (alta demanda atmosférica). Para tal, foram produzidas mudas de sete populações de *M. coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude de 1135 m (639 a 1774 m). Inicialmente, mudas das sete populações foram cultivadas em vasos sob duas condições térmicas contrastantes (AD - alta demanda atmosférica; BD - baixa demanda atmosférica), estabelecidas em casas de vegetação (140 m de altitude). Após quatro meses de cultivo, seis horas antes do início das avaliações, quatro plantas de cada população cultivados em AD foram transferidos para BD (ADBD) e vice-versa (BDAD), estabelecendo quatro tratamentos térmicos (AD, BDAD, BD e ADBD). As trocas gasosas e a fluorescência da clorofila *a* foram determinadas durante 24 h, com início às 04:00 h e medições sendo realizadas com intervalos de 3 h. A temperatura média do ar e o DPV foram superiores sob condições de AD em relação a BD (3 °C e 0,4 KPa, respectivamente). As populações avaliadas apresentaram a mesma capacidade de aclimação da maquinaria fotossintética aos tratamentos térmicos. Independentemente dos tratamentos térmicos, a população de maior altitude (MAC - 1774 m) apresentou fotoinibição crônica (menor F_v/F_m), menor capacidade fotossintética (A e A_g), maior pressão oxidativa (ETR/A_g) e maior proporção de dissipação energética na fotorrespiração (R_p/A_g). Sob condições de BD, as plantas (BD e ADBD) apresentaram menor abertura estomática (menor g_s) e maior eficiência intrínseca no uso da água (A/g_s), independentemente da população. Os resultados evidenciam que populações de *M. coriacea* localizadas em altitudes elevadas estão localmente adaptadas e serão mais ameaçadas pelo aquecimento global.

Palavras-chave: altitude • jardim comum • fotoinibição • fotorrespiração • mudanças climáticas

ABSTRAT

Mountains are among the environments that will be most impacted by climate change, being among the most fragile areas in the world. *Myrsine coriacea* is a tree species found at different altitudes, establishing itself from the Restinga to the Campos de Altitude. Our objective was to evaluate, under common garden conditions, the photosynthetic acclimatization potential of populations of *M. coriacea* from different altitudes subjected to contrasting climatic scenarios. The hypothesis was tested that *M. coriacea* matrices located at higher altitudes, compared to those at lower altitudes, present seedlings with less capacity for photosynthetic acclimatization under conditions of higher temperature and vapor pressure deficit (high atmospheric demand). For this purpose, seedlings of seven populations of *M. coriacea* were produced, located along an altitude gradient of 1135 m (639 to 1774 m). Initially, seedlings from the seven populations were grown in pots under two contrasting thermal conditions (AD - high atmospheric demand; BD - low atmospheric demand), established in greenhouses (140 m altitude). After four months of cultivation, six hours before the beginning of the evaluations, four plants from each population grown in AD were transferred to BD (ADBD) and vice versa (BDAD), establishing four heat treatments (AD, BDAD, ADBD and BD). Gas exchanges and chlorophyll a fluorescence were determined during 24 h, starting at 04:00 h and measurements were performed at 3 h intervals. Mean air temperature and DPV were higher under AD conditions compared to BD (3 °C and 0.4 kPa, respectively). The evaluated populations showed the same ability to acclimatize the photosynthetic machinery to heat treatments. Regardless of heat treatments, the higher altitude population (MAC - 1774 m) showed chronic photoinhibition (lower F_v/F_m), lower photosynthetic capacity (A and A_g), higher oxidative pressure (ETR/A_g) and higher proportion of energy dissipation in photorespiration (R_p/A_g). Under BD conditions, plants (BD and ADBD) showed lower stomatal opening (lower g_s) and higher intrinsic water use efficiency (A/g_s), regardless of population. The results show that populations of *M. coriacea* located at high altitudes are locally adapted and will be more threatened by global warming.

Keywords : altitude • common garden • photoinhibition • photorespiration • climate change

1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas afetam diretamente a capacidade reprodutiva e a distribuição geográfica das espécies vegetais (LANCASTER & HUMPHREYS, 2020; LENOIR *et al.*, 2008), levando à extinção de populações (LAVERGNE *et al.*, 2006), principalmente aquelas que ocorrem em locais com temperaturas mais amenas, como verificado em altitudes mais elevadas (BRESSON *et al.*, 2011). Acredita-se que com o aquecimento, as plantas vão responder às novas condições através da adaptação e/ou migração para maiores altitudes e latitudes (MALHI *et al.*, 2010). Entretanto, a capacidade de adaptação ocorre de forma gradual, ao passo que o aquecimento, como consequência das mudanças climáticas, ocorrerá de forma acelerada (BARNOSKY *et al.*, 2011). Para prever as respostas ecofisiológicas das espécies num contexto de mudanças climáticas e sob crescente pressão antrópica, é extremamente importante avaliar a capacidade de aclimação de populações de espécies vegetais que se estabelecem ao longo de gradientes ambientais, principalmente àquelas localizadas em condições extremas.

A temperatura, fator abiótico ligada com a variação altitudinal, é essencial para o crescimento, desenvolvimento e sobrevivência das espécies vegetais (KÖRNER, 2007; MITTLER, 2006). Ao longo de um gradiente altitudinal, um conjunto de fatores abióticos são modificados bruscamente à medida que aumenta a altitude (*e.g.* diminuição da temperatura e da pressão parcial de CO₂) (READ *et al.*, 2014; VITASSE *et al.*, 2010). Respostas de plantas ao estresse térmico, obtidas em ambientes controlados, com indivíduos de uma mesma população submetidos de forma repentina às variações da temperatura do ar, podem não revelar os verdadeiros efeitos ambientais e genéticos (ver HICKLER *et al.*, 2008), uma vez que as populações podem responder de forma diferenciada ao aumento de temperatura que ocorrerá de forma gradual. Estudos com plantas que se estabelecem ao longo de gradientes de altitude nos permitem avaliar o poder adaptativo da planta? em relação à temperatura e CO₂ (PIGLIUCCI, 2001).

A plasticidade fenotípica e a adaptação local podem explicar a capacidade de aclimação das espécies, conferindo resiliência às perturbações e favorecendo a persistência das plantas às novas condições do ambiente (COCHRANE *et al.*, 2015; NICOTRA *et al.*, 2010; SULTAN E SONIA, 2000; VALLADARES *et al.*, 2020). Enquanto a plasticidade fenotípica configura um processo mais rápido para a aclimação, podendo ser vantajosa em

ambientes heterogêneos, a adaptação local está associada com estratégias mais restritas a um determinado local. Dessa forma, novas pressões seletivas locais podem induzir à adaptação (KAWECKI & EBERT, 2004), levando a mudanças genéticas (GIENAPP *et al.*, 2008).

O uso do jardim comum [projetos experimentais onde plantas de diferentes procedências são cultivadas nas mesmas condições] vêm ganhando visibilidade e surge como uma importante ferramenta para buscar entender o processo de adaptação (BEREND; HAYNES; MACKENZIE, 2019; BLANQUART *et al.*, 2013). Ao associar experimentos de jardim comum com as condições divergentes ao longo de um gradiente de altitude, podemos inferir como um determinado recurso e/ou condição irá atuar em indivíduos de uma mesma população e como diferentes populações irão responder a um mesmo fator (MIDOLO *et al.*, 2019). Para isso é fundamental escolher uma espécie de ampla distribuição. Pois, espera-se que espécies com ampla distribuição apresentem variações genéticas que permitem esses indivíduos sobreviver em ambientes contrastantes.

Utilizamos neste estudo a espécie *Myrsine coriacea* (Sw.) R. Br. ex Roem & Schult (Primulaceae) devido à alta capacidade de colonização, sendo uma espécie presente em praticamente todas as fitofisionomias e estratos altitudinais da Floresta Atlântica (CARRIJO *et al.*, 2017; SÁNCHEZ-TAPIA *et al.*, 2018). Recentemente, Pereira *et al* (2022) estudaram a variação em características foliares de populações de *M. coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude e observaram que populações localizadas em altitudes elevadas apresentaram estômatos menores, menor condutância estomática máxima e, consequentemente, maior eficiência no uso da água. Contudo, destaca-se que a capacidade fotossintética não foi explorada, além do estudo não permitir concluir se as respostas obtidas foram o resultado do efeito de fatores ambientais e/ou genéticos. O objetivo do trabalho foi avaliar, sob condições de jardim comum, o potencial de aclimação fotossintética de populações de *M. coriacea* provenientes de diferentes altitudes submetidas a cenários climáticos contrastantes. Testou-se a hipótese de que matrizes de *M. coriacea* provenientes de altitudes mais elevadas, em relação às de menores altitudes, apresentam mudas com menor capacidade de aclimação fotossintética sob condições de maior temperatura e déficit de pressão de vapor (alta demanda atmosférica).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Identificação das populações, escolha das matrizes e produção de mudas

No ano de 2016, foram selecionadas, ao longo de um gradiente de altitude, sete populações de *M. coriacea* localizadas em diferentes fragmentos da Mata Atlântica na região Sudeste do Brasil (Tabela 1). Dentro de cada população, 10 matrizes com aproximadamente a mesma altura, diâmetro da altura do peito (DAP) e arquitetura de copa, foram escolhidas para a coleta de frutos.

Tabela 1. Caracterização das populações de *Myrsine coriacea* situadas nas regiões Sul e Serrana do Espírito Santo e na região da Zona da Mata de Minas Gerais.

Populações	Localização	Coordenadas geográficas		Altitude
				(m)
MUQ	Muqui – ES	20°55'S	41°26'W	639
ALE	Alegre – ES	20°37'S	41°23'W	752
VNI	Venda Nova do Imigrante – ES	20°23'S	41°11'W	851
MIM	Mimoso do Sul – ES	20°55'S	41°32'W	917
IUN	Iúna – ES	20°22'S	41°28'W	1093
PAZ	Domingos Martins – ES	20°24'S	41°01'W	1302
MAC	Macieira (Caparaó) – MG	20°28'S	41°49'W	1774

Foram coletados frutos totalmente maduros ao longo de toda a copa das árvores matrizes. Após a coleta, os frutos foram armazenados em sacos de papel “tipo Kraft”, previamente identificados. Imediatamente após a coleta, os frutos foram despolidos manualmente em peneira de aço, em seguida, as sementes foram secas sobre papel, em local sombreado por três dias. Posteriormente, as sementes foram imediatamente levadas para o viveiro florestal, localizado em Jerônimo Monteiro – ES. No viveiro, as sementes foram estratificadas em bandejas de polipropileno com capacidade de 19.5 cm³ contendo areia lavada como substrato (Figura 1A). Após a emergência (Figura 1B), ocorreu a repicagem das plântulas para tubetes de polipropileno, com capacidade de 280 cm³ (Figura 1C), contendo substrato comercial (Tropstrato®, HT hortaliças). As mudas foram mantidas

durante 12 meses sob telas de poliolefinas (Sombrite®), com retenção de 50% de radiação e irrigação por microaspersão três vezes ao dia.

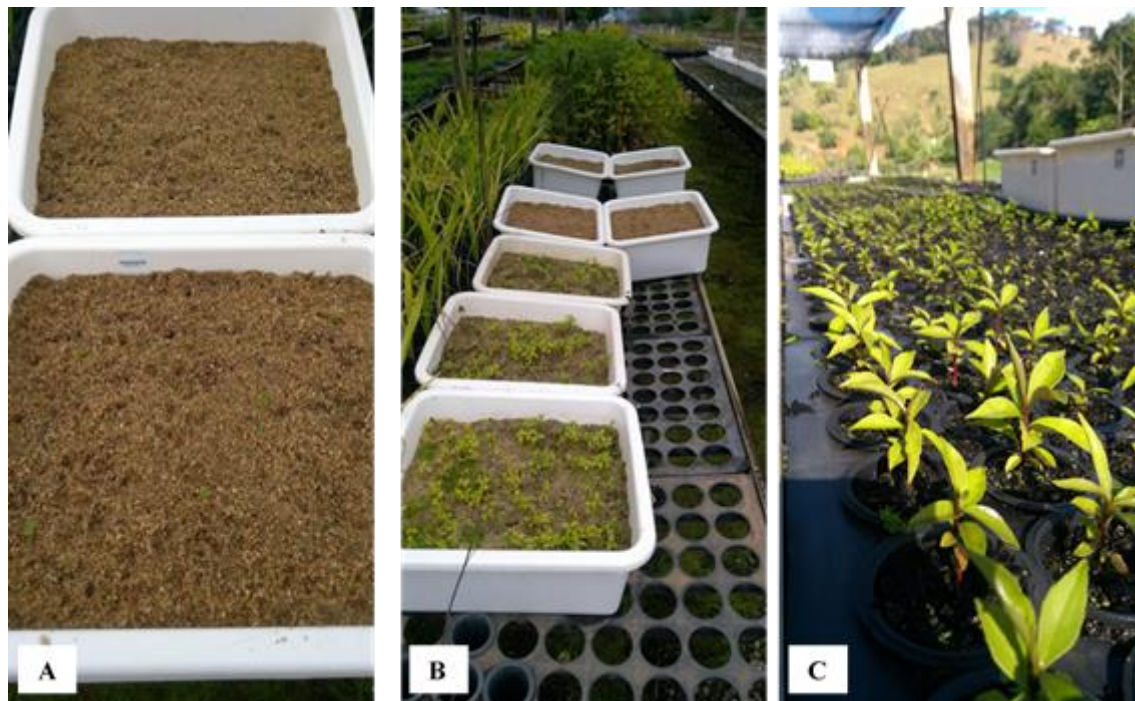


Figura 1. Etapas de produção de mudas de *Myrsine coriacea*. **A:** estratificação das sementes em bandejas de polipropileno contendo areia como substrato; **B:** emergência das plântulas; **C:** repicagem das plântulas para tubetes de polipropileno.

2.2 Local do experimento

O experimento foi montado em casas de vegetação localizadas no município de Jerônimo Monteiro - ES (20°47'21" S e 41°23'42" W; altitude de aproximadamente 140 m). Segundo a classificação de Köppen, o clima na região é "Cwa", com estação seca de inverno e verão quente. A temperatura média anual da região é de 23,1 °C e precipitação média anual de 1.341 mm (LIMA *et al.*, 2008).

Visando simular as condições térmicas que ocorrem naturalmente em baixa e alta altitude na Floresta Atlântica, foram estabelecidos dois regimes térmicos contrastantes sob condições controladas em casa de vegetação: alta demanda atmosférica (AD) e baixa demanda atmosférica (BD). As casas de vegetação (Van der Hoeven®) são climatizadas e controladas por estações meteorológicas. O controlador de temperatura (Full Gauge®, MT-543Ri plus) encontrava-se instalado num painel de controle externo à casa de vegetação e se

comunicava com software Sistrad®, utilizado para a programação das variações de temperatura ao longo do dia. A temperatura seguia uma programação prévia, com variações que ocorriam a cada 30 minutos, durante o período diurno, e a cada 1 hora, no período noturno. A variação da temperatura do ar (T_{ar} °C) e umidade relativa do ar (UR %) foi controlada durante o período diurno por um sistema de painéis evaporativos e resfriamento evaporativo por exaustores (sistema de pressão negativa). Durante o período noturno, o controle da T_{ar} e UR ocorria com o acionamento de ares-condicionados. Sensores de temperatura e umidade relativa do ar (Marca Vaisala®, CS500) e de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) (LI-COR®, QUANTUM) foram instalados no centro das casas de vegetação. Os dados de temperatura, umidade relativa e PAR foram coletados a partir de um datalogger (Campbell Scientific Inc®, CR-10x). As leituras de dados ocorriam a cada 10 segundos e o armazenamento a cada 10 minutos.

Em AD, a temperatura média foi de 27,5 °C, enquanto a temperatura máxima foi de 32,8, °C, e a mínima foi 23,0 °C. Em BD a temperatura média foi de 24,5 °C, enquanto a temperatura máxima foi de 31,4 °C, a mínima foi 17,0 °C. A média da T_{ar} durante o dia foi aproximadamente 2,0 °C superior em AD, em comparação à BD. À noite, essa diferença foi de aproximadamente 4,0 °C. A temperatura do solo nos vasos (T_{solo} °C) foi determinada utilizando um Termopar tipo T (Omega®, TT-T-24-1000) e a média foi aproximadamente 3,0 °C superior em AD, independentemente do período do dia. Ao longo do dia, houve maior amplitude de temperatura em BD. Maiores diferenças entre os regimes térmicos nos valores de temperatura foram verificadas durante o período noturno (Figura 2A).

Os valores de pressão de saturação de vapor de água (e_s) e pressão parcial de vapor (e_a), foram utilizados para determinar o déficit de pressão de vapor (DPV), calculado de acordo com Pereira *et al.* (2002). A média do DPV foi maior em AD (0,7 KPa) em relação a BD (0,3 KPa). O aumento da temperatura e do DPV iniciava-se às 07:00 h, chegando a valores máximo às 14:00 h. Ao longo do dia, houve maior amplitude do DPV em AD. Maiores diferenças entre os regimes térmicos nos valores do DPV foram verificadas durante o período diurno (Figura 2B).

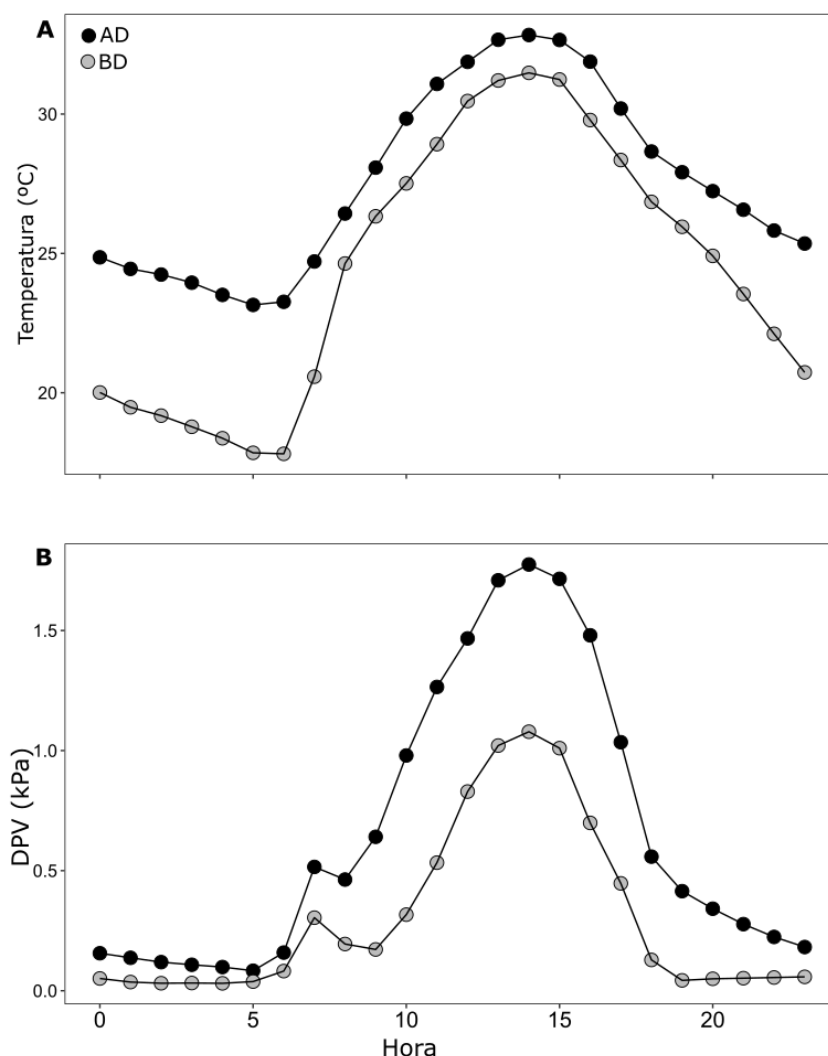


Figura 2. Variações médias de temperatura (° C) (A) e DPV (KPa) (B) ao longo do dia em casas de vegetação climatizadas, durante o experimento, simulando ambientes com alta demanda atmosférica (AD) e baixa demanda atmosférica (BD).

2.3 Desenho experimental

Dezesseis mudas de cada população foram transplantadas dos tubetes para vasos pintados de branco, com dimensões de 25x30x22 cm (altura x diâmetro superior x diâmetro inferior) e com capacidade de 12 litros preenchidos com 9 kg de substrato [solo, areia e substrato comercial na proporção 2:1:1 (v/v/v)]. O substrato foi analisado conforme proposto por EMBRAPA (1997) e apresentou: pH=5,4; P=197 mg dm⁻³; K=322 mg dm⁻³; Na= 98 mg dm⁻³; Ca=780 mg dm⁻³ e Mg= 97 mg dm⁻³. Após o transplante, oito vasos de cada população

foram dispostos de forma inteiramente casualizada em cada uma das casas de vegetação (Figura 3).



Figura 3. Mudas de *Myrsine coriacea* após serem transplantadas dos tubetes para os vasos. Fonte: Autor, 2019.

Os vasos foram regados duas vezes ao dia, buscando manter a umidade próxima da capacidade de campo. Em cada vaso, grama seca foi adicionada na superfície do substrato para minimizar a perda de água por evaporação. Cada planta recebeu 0,5 g de N, 1,75 g de P, 1,0 g de K e micronutrientes, duas vezes durante todo o período de crescimento. A primeira adubação foi feita 30 dias após o plantio, e a segunda foi realizada 50 dias após a primeira. Ácaros, cochonilhas, pulgões e moscas brancas foram controlados manualmente e com o uso de inseticidas.

Após 120 dias de cultivo, às 18:00 h, realizou-se o procedimento de troca recíproca, em que quatro plantas de cada população que estavam sob AD foram transferidas para condições de BD e vice-versa, estabelecendo quatro tratamentos térmicos (AD, BDAD, BD e ADBD).

2.4 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

Iniciou-se a determinação das trocas gasosas e da fluorescência da clorofila 8 h após a transferência. Medições foram realizadas durante 24 h, com início às 04:00 h e intervalos

entre medições de 3 h (04:00; 07:00; 10:00; 13:00; 16:00; 19:00; 22:00 e 01:00 h). A taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e concentração interna de CO₂ (C_i), foram realizadas sob radiação fotossinteticamente ativa (RFA), equivalente a média da RFA que estava disponível em cada horário [300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (7:00 h), 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (10:00 h) ou 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (13:00 e 16:00h)]. Durante o período noturno (4:00; 19:00; 22:00 e 01:00 h) foi determinada a respiração no escuro (R_d), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e concentração interna de CO₂ (C_i). As medidas de trocas gasosas foram realizadas sob pressão parcial de CO₂ de 40 Pa, utilizando-se um analisador de gases infravermelho (IRGA, Li 6400XT, Lincoln, EUA).

Os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foram determinados na antemanhã (4:00 h) e durante o período diurno (07:00; 10:00; 13:00; 16:00 h). Na antemanhã, com as folhas aclimatadas ao escuro (todos os aceptores primários de elétrons estavam oxidados), a fluorescência mínima (F_0) foi obtida com a excitação da área amostrada por uma luz vermelho-distante (0,03 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), e a fluorescência máxima (F_m) pela aplicação de um pulso de 0,8s de luz actínia saturante (>6000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A fluorescência variável (F_v) foi determinada pela diferença entre F_0 e F_m e, a partir desses valores, calculou-se o rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v/F_m) conforme a equação: $F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$.

Durante o período diurno, o rendimento quântico efetivo do FSII ($Y(\text{II})$), foi determinado como proposto por KRAMER *et al.* (2004): $Y(\text{II}) = (F_m' - F_s) / F_m'$. O $Y(\text{II})$ foi utilizado para estimar a taxa aparente de transporte de elétrons no fotossistema II (ETR), conforme a equação proposta por GENTY *et al.* (1989): $\text{ETR} = Y(\text{II}) \times \text{RFA} \times \alpha \times \beta$. Onde: RFA é a radiação fotossinteticamente ativa incidente sobre a folha; α representam a absorvância foliar; β representa a proporção de fotossistemas I e II (utilizou-se o valor padrão 0,5). Determinou-se a transmitância foliar para estimar os valores da absorvância foliar, de acordo o método proposto no manual do IRGA. O método baseia-se no uso de uma correlação estabelecida entre a transmitância da folha, considerando a câmara de folha 6400-40 e as absorções da luz azul e vermelha, determinadas usando uma esfera de integração e um espectralradiômetro.

Baseado no requerimento de elétrons necessário para um evento de carboxilação e/ou oxigenação da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP), e considerando que uma molécula de CO₂ é liberada para cada ciclo de duas oxigenações devido à descarboxilação da glicina durante a síntese de serina, foi calculada a taxa de fotorrespiração (R_p) conforme VALENTINI *et al.*

(1995): $R_p = 1/12[ETR - 4(A + R_L)]$. A taxa não fotorrespiratória de liberação de CO₂ mitocondrial ou respiração na luz (R_L), foi determinada e calculada conforme proposto por MARTINS *et al.* (2013). A assimilação bruta de CO₂ (A_g) foi determinada após a soma dos valores de A , R_L e R_p . Foram também determinadas a eficiência instantânea (A/E) e intrínseca (A/g_s) no uso da água; relação entre a taxa de elétrons e assimilação bruta de CO₂ (ETR/A_g) e a relação entre a taxa de fotorrespiração e assimilação bruta de CO₂ (R_p/A_g), conforme DaMatta *et al.*, 2016.

Para determinar a média acumulada ao longo do dia das características fotossintéticas (A , R_d , E , g_s , C_i , ETR , R_p e A_g), foi determinada a área abaixo da curva por integração trapezoidal, considerando os valores de cada característica em relação ao tempo. Por meio de uma análise de regressão linear simples foi encontrado o horário considerado como de início da atividade fotossintética (valores de $A=0$), que ocorreu entre 04:00 h e 07:00 h, e o horário final da atividade fotossintética (valores de $A=0$), que ocorreu entre 16:00 h e 19:00 h. Para determinação de R_d , foi considerado o tempo entre o final e o início da atividade fotossintética.

2.5 Análise estatística

O experimento foi conduzido em delineamento em de blocos casualizados (DBC), empregando-se esquema fatorial em parcelas subdivididas. Foi considerado o fatorial 7x2x2, sendo sete populações de *M. coriacea* em dois regimes térmicos e duas condições de troca nas subparcelas. Os dados foram submetidos à análise de variância para dois fatores (ANOVA two way) com o intuito de verificar a variação das populações em cada ambiente e os efeitos na interação dos fatores (população, regimes térmicos e transferência), e, quando significativa, as médias foram comparadas pelo teste de Scott Knott (SK) ao nível de 5% de probabilidade, utilizando os *softwares* Gene e Rbio.

O experimento foi conduzido em delineamento de blocos casualizados (DBC), empregando-se esquema em parcelas subdivididas. Foi considerado o fatorial 7x2x2, sendo sete populações de *M. coriacea* em dois regimes térmicos e duas condições de troca nas subparcelas. Os dados foram submetidos à análise de variância para dois fatores (ANOVA *two way*) com o intuito de verificar a variação das populações em cada ambiente e os efeitos na interação dos fatores (população, regimes térmicos e transferência), e, quando significativa, as médias foram comparadas pelo teste de *Scott Knott* (SK) ao nível de 5% de probabilidade, utilizando os *softwares* Gene e Rbio.

3. RESULTADOS

Considerando as variações diurnas das características fotossintéticas, não foram verificadas nenhuma interação significativa entre os fatores estudados. De maneira geral, as populações responderam da mesma forma aos tratamentos térmicos. Diferenças significativas entre populações em A , g_s e E foram verificadas às 13:00 h (Figura 4, 5 e 6).

Entre os regimes térmicos, diferenças significativas em g_s foram verificadas às 07:00 e 22:00 h (Figura 5). Contudo, diferenças significativas em E entre os regimes térmicos, foram verificadas às 01:00 e 10:00 h (Figura 6). A R_d foi diferente entre os regimes térmicos às 01:00 e 04:00 h (Figura 4). Diferença significativa no F_v/F_m foi verificada apenas entre as populações (Figura 7).

Considerando os dados integrados ao longo do dia (área abaixo da curva), também não foram verificadas nenhuma interação significativas entre os fatores estudados (Tabela 2). Diferenças significativas entre populações são verificadas em A , E , A_g , R_p/A_g e ETR/A_g . Entre os regimes térmicos, diferenças significativas são verificadas em g_s , C_i e ETR . O teste ANOVA demonstrou diferença significativa, embora o teste de SK não aponta diferença entre as populações (Figura 8). Após as transferências, diferença significativa foi verificada somente em R_d (Tabela 2). A população localizada na maior altitude (MAC, 1774 m), apresentou menor A e A_g em relação as demais populações (Figura 8 A e D). As populações VNI, MIN e MAC apresentaram menor E em relação as demais populações (Figura 8 B). As

populações VNI e MAC apresentaram maiores valores de R_p/A_g e ETR/A_g em relação as demais populações (Figura 8 E e F). Sob condições de AD (AD e BDAD) as populações apresentaram maior g_s , C_i e ETR em relação as condições de BD (BD e ADBD) (Figura 9 A, B e C). Contudo, maior valor de A/g_s foi obtido sob condições de BD (BD e ADBD) em relação a AD (AD e BDAD) (Figura 9 D). Plantas cultivadas inicialmente sob condições de BD, após serem transferidas para AD (BDAD), apresentaram maior R_d em relação as plantas transferidas de AD para BD (ADBD) (Figura 9 E).

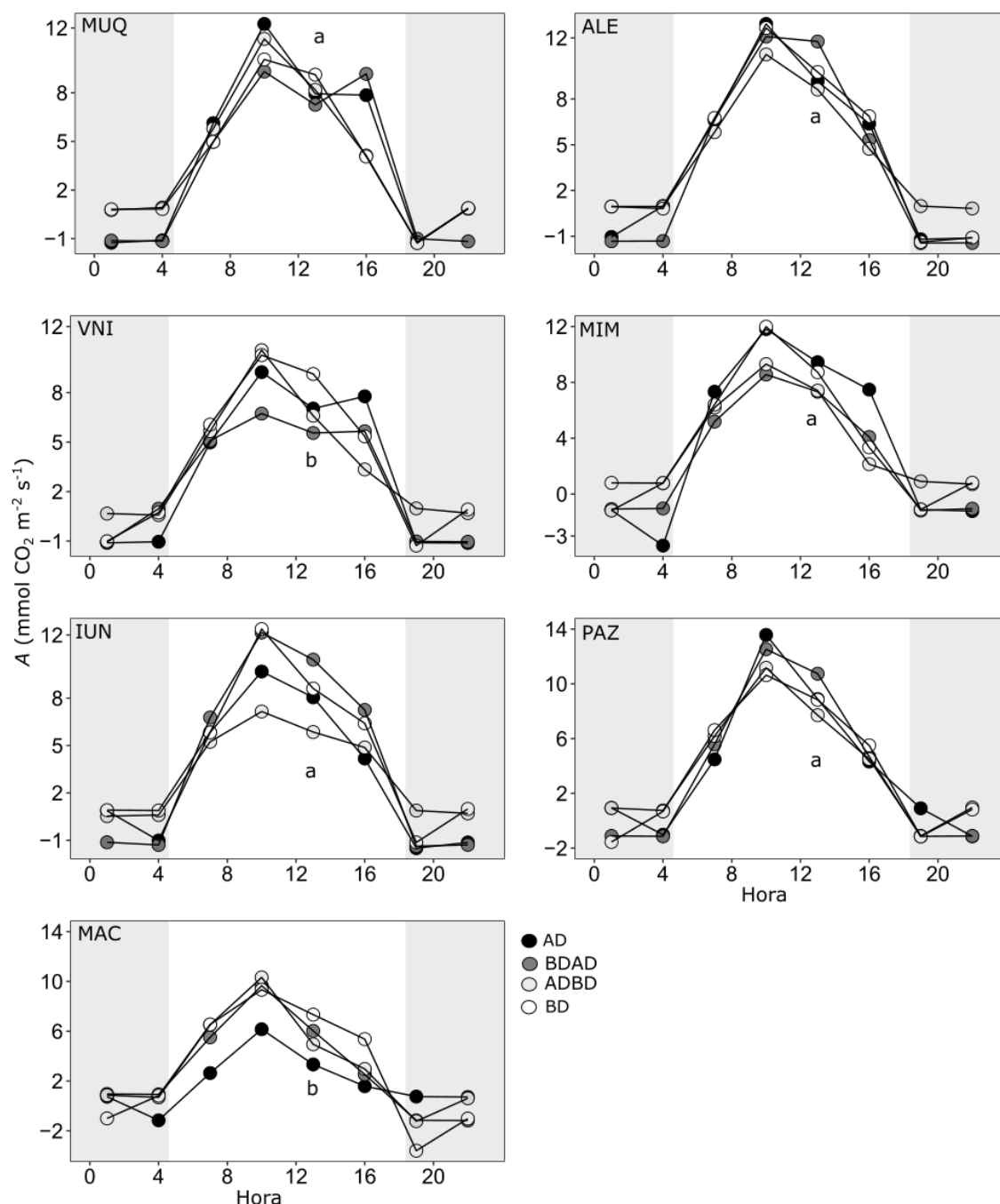


Figura 4. Assimilação líquida de CO₂ (A, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; faixa branca) e respiração no escuro (R_d, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; faixa cinza), verificadas a cada três horas ao longo do dia em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude e submetidas a quatro tratamentos térmicos (AD - alta demanda atmosférica; BD - baixa demanda atmosférica; ADBD - indivíduos de AD transferidos BD; BDAD - indivíduos de BD transferidos AD). MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul (1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Os pontos representam a média aritmética, e as letras

representam as diferenças significativas entre as populações verificadas no horário de 13h (teste SK, $p < 0,05$).

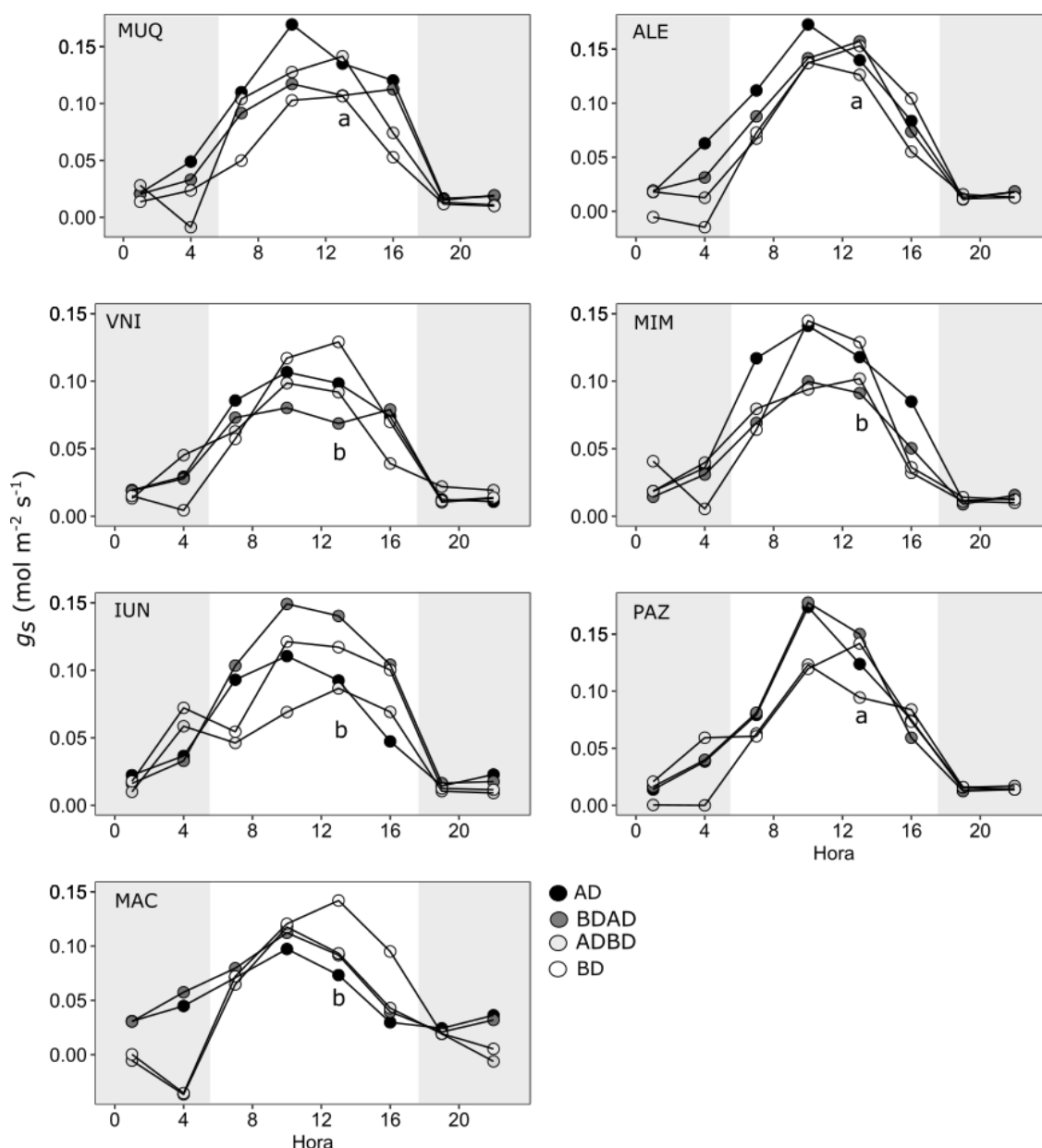


Figura 5. Condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) verificadas a cada três horas ao longo do dia em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude e submetidas a quatro tratamentos térmicos (AD - alta demanda atmosférica; BD - baixa demanda atmosférica); ADBD - indivíduos de AD transferidos BD; BDAD - indivíduos de BD transferidos AD). MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul (1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Os pontos representam a média

aritmética, e as letras representam as diferenças significativas entre as populações verificadas no horário de 13h (teste SK, $p < 0,05$).

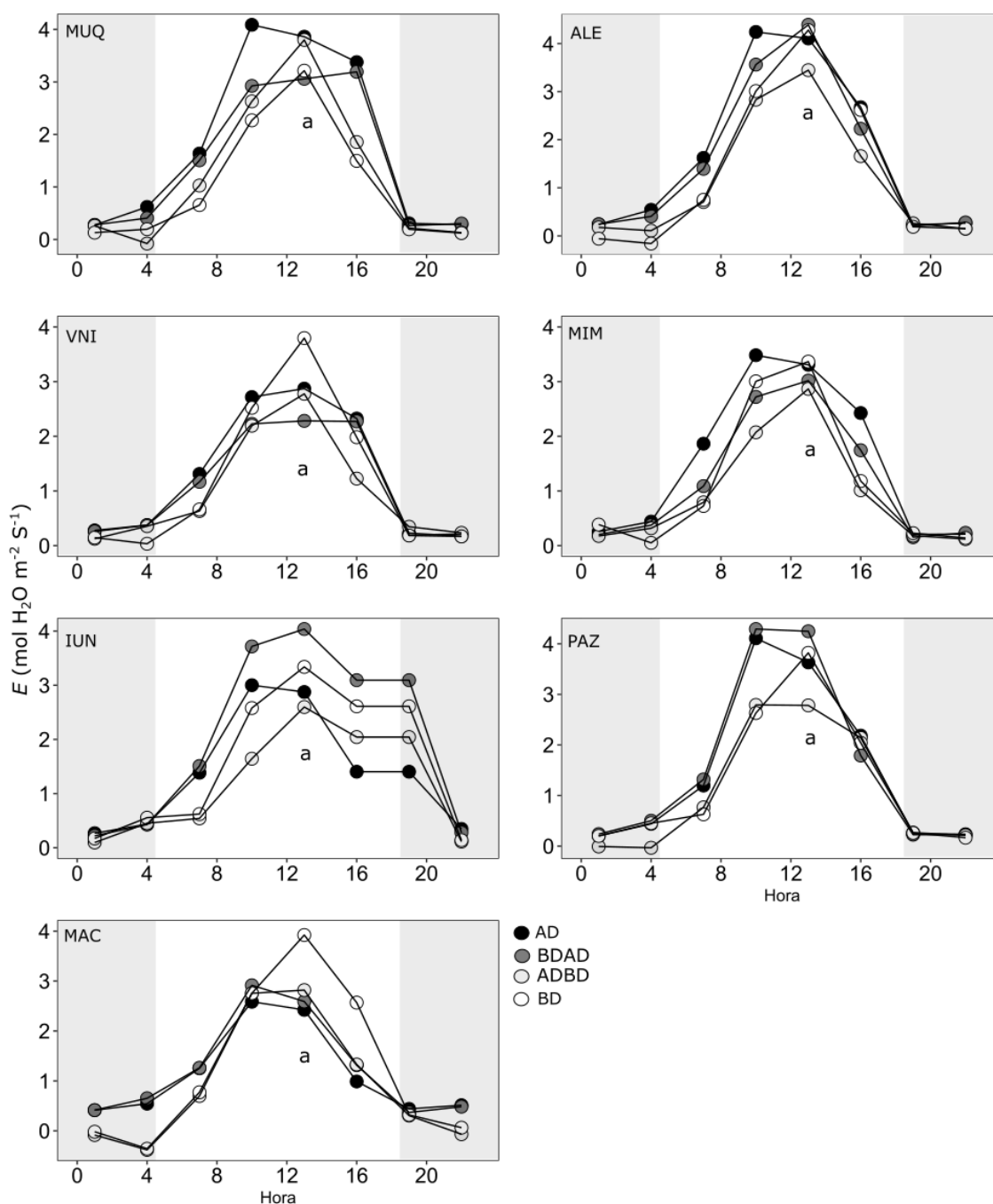


Figura 6. Transpiração foliar (E , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) verificada ao longo do dia em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude e submetidas a quatro tratamentos térmicos (AD - alta demanda atmosférica; BD - baixa demanda atmosférica); ADBD - indivíduos de AD transferidos BD; BDAD - indivíduos de BD transferidos AD). MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul

(1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Os pontos representam a média aritmética, e as letras representam diferenças significativas entre as populações (teste SK, $p < 0,05$).

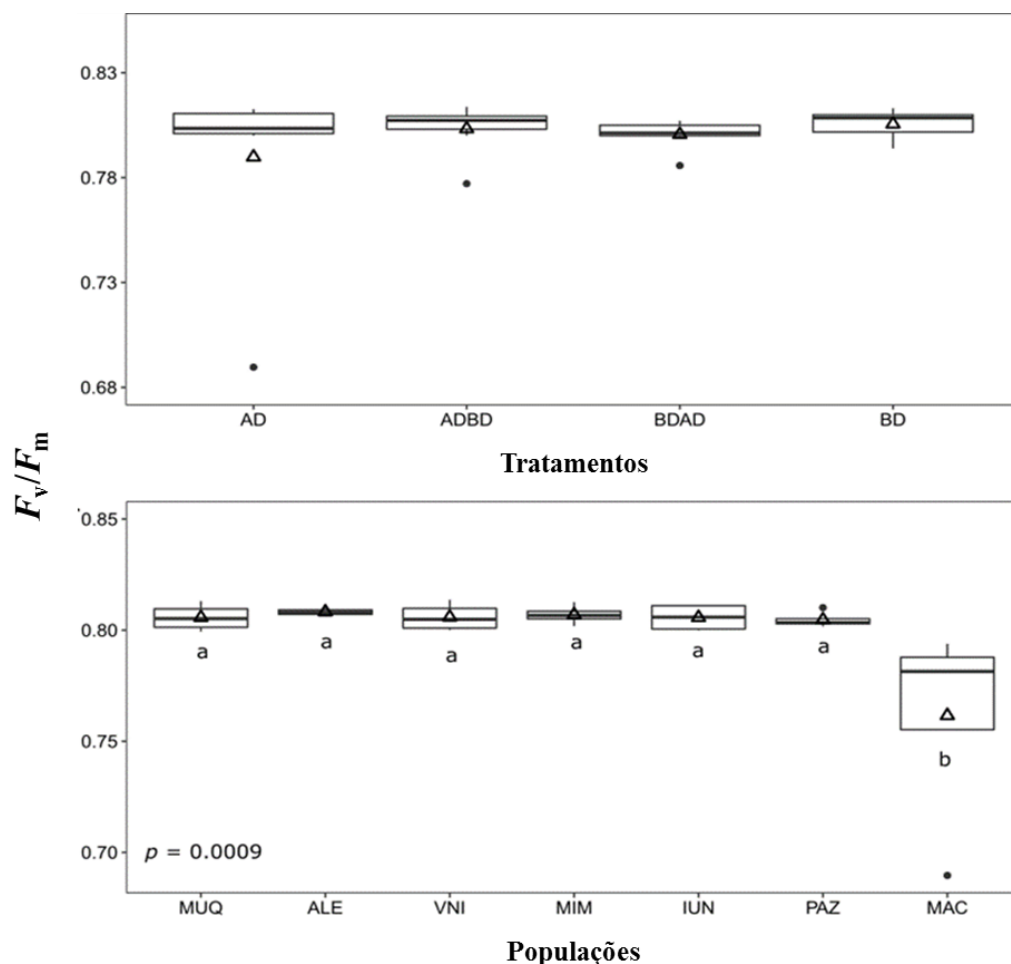


Figura 7. Rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v/F_m), determinado na antemanhã (04:00 h) em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude e submetidas a quatro tratamentos térmicos (AD - alta demanda atmosférica; BD - baixa demanda atmosférica; ADBD - indivíduos de AD transferidos BD; BDAD - indivíduos de BD transferidos AD). MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul (1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Médias seguidas por letras diferentes são significativamente diferentes (teste SK, $P \leq 0,05$). Δ Representa a média.

Tabela 2: Valores da probabilidade de significância (*P*-valor) obtidos na análise de variância [Populações (POP), regimes térmicos (RT), transferência (T)] para as características fotossintéticas (área abaixo da curva) mensuradas durante o período de 24 horas. Assimilação líquida de CO₂ (*A*), condutância estomática (*g_s*), transpiração (*E*), concentração intercelular de CO₂ (*C_i*); taxa de transporte de elétrons (*ETR*), fotorrespiração (*R_p*), relação entre a taxa de fotorrespiração e assimilação bruta de CO₂ (*R_p/A_g*), relação entre a taxa de elétrons e assimilação bruta de CO₂ (*ETR/A_g*), respiração noturna (*R_d*), eficiência instantânea do uso da água (*E/A*) e eficiência intrínseca do uso da água (*A/g_s*).

Fonte de variação	<i>A</i>	<i>R_d</i>	<i>E</i>	<i>g_s</i>	<i>C_i</i>	<i>ETR</i>
POP	0,0015	1	0,0235	0,1443	1	0,0084
RT	1	0	0	0,0077	0,025	0,0403
POP x RT	0,1447	1	1	1	1	1
T	0,2891	0,0006	1	1	0,05	0,2884
POP x T	1	1	0,323	0,2934	1	0,1049
RT x T	0,1191	1	0,1336	0,2209	0,2585	0,3203
POP x RT x T	1	1	1	1	1	0,1524
Fonte de variação	<i>R_p</i>	<i>A_g</i>	<i>R_p/A_g</i>	<i>ETR/A_g</i>	<i>A/E</i>	<i>A/g_s</i>
POP	0,172	0,0038	0,0053	0,0052	0,1208	0,102
RT	0,064	0,0911	1	1	0	0,0004
POP x RT	0,358	1	0,1188	0,1182	0,3081	0,2162
T	1	1	1	1	1	1
POP x T	0,357	0,1883	1	1	1	1
RT x T	1	0,1907	1	1	1	1
POP x RT x T	1	0,207	1	1	1	1

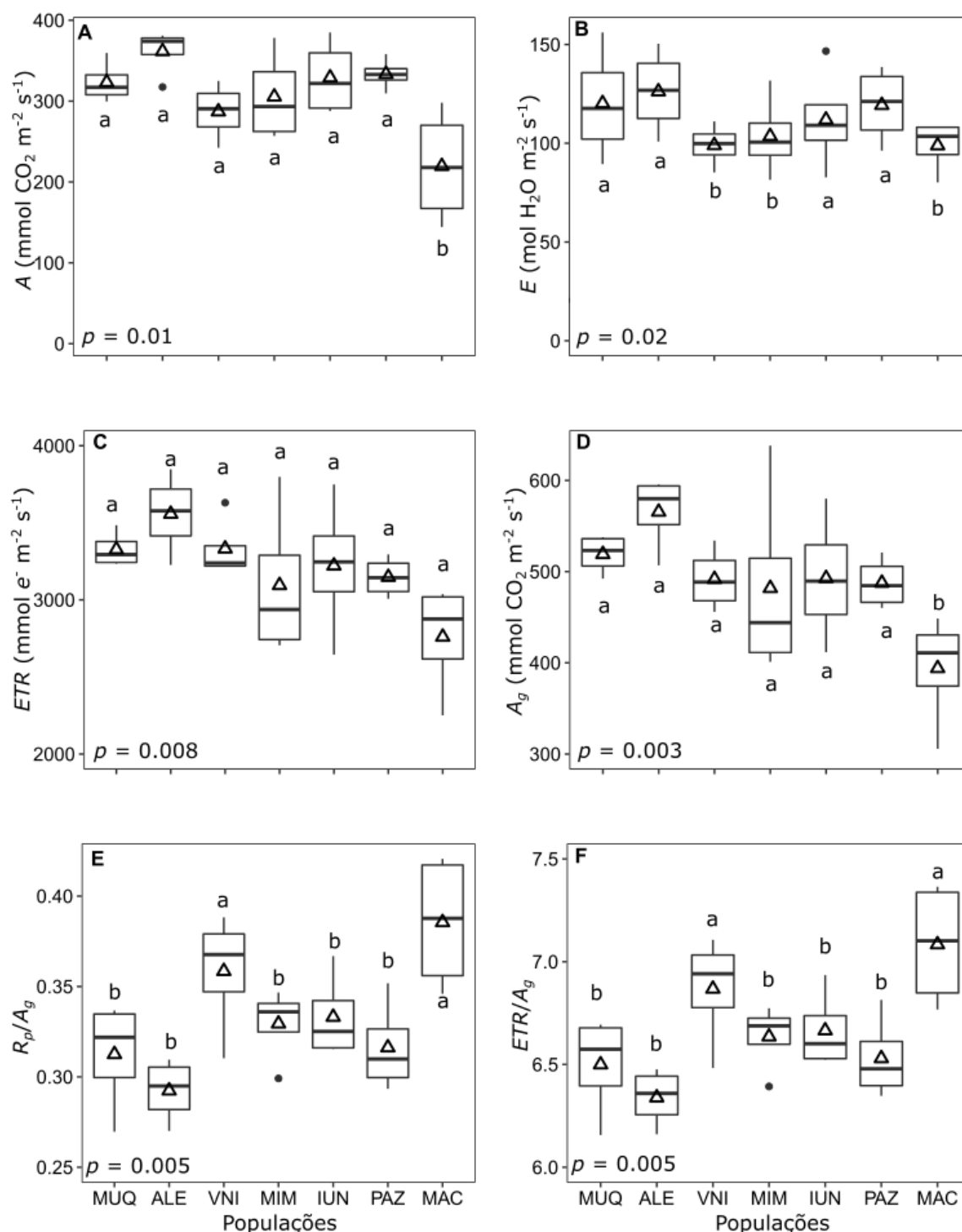


Figura 8: (A) Assimilação líquida de CO₂ (A); (B) Transpiração (E); (C) Taxa de transporte de elétrons (ETR); (D) Assimilação bruta de CO₂ (A_g); (E) Relação entre a taxa de fotorrespiração e assimilação bruta de CO₂ (R_p/A_g); (F) Relação entre a taxa de transporte de elétrons e assimilação bruta de CO₂ (ETR/A_g), acumulada após 24 horas em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude. MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul (1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Δ representa a média de cada

população. Médias seguidas por mesma letra não são estatisticamente diferentes (teste SK, $p < 0,05$).

Figura 8: (A) Assimilação líquida de CO₂ (A); (B) Transpiração (E); (C) Taxa de transporte de elétrons (ETR); (D) Assimilação bruta de CO₂ (A_g); (E) Relação entre a taxa de fotorrespiração e assimilação bruta de CO₂ (R_p/A_g); (F) Relação entre a taxa de transporte de elétrons e assimilação bruta de CO₂ (ETR/A_g), acumulada após 24 horas em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude. MUQ - Muqui (639 m); ALE - Alegre (752 m); VNI - Venda Nova do Imigrante (851 m); MIM - Mimoso do Sul (917 m); IUN - Iúna (1093 m); PAZ - Pedra Azul (1302 m); MAC - Macieira (1774 m). Δ representa a média de cada população. Médias seguidas por mesma letra não são estatisticamente diferentes (teste SK, $p < 0,05$).

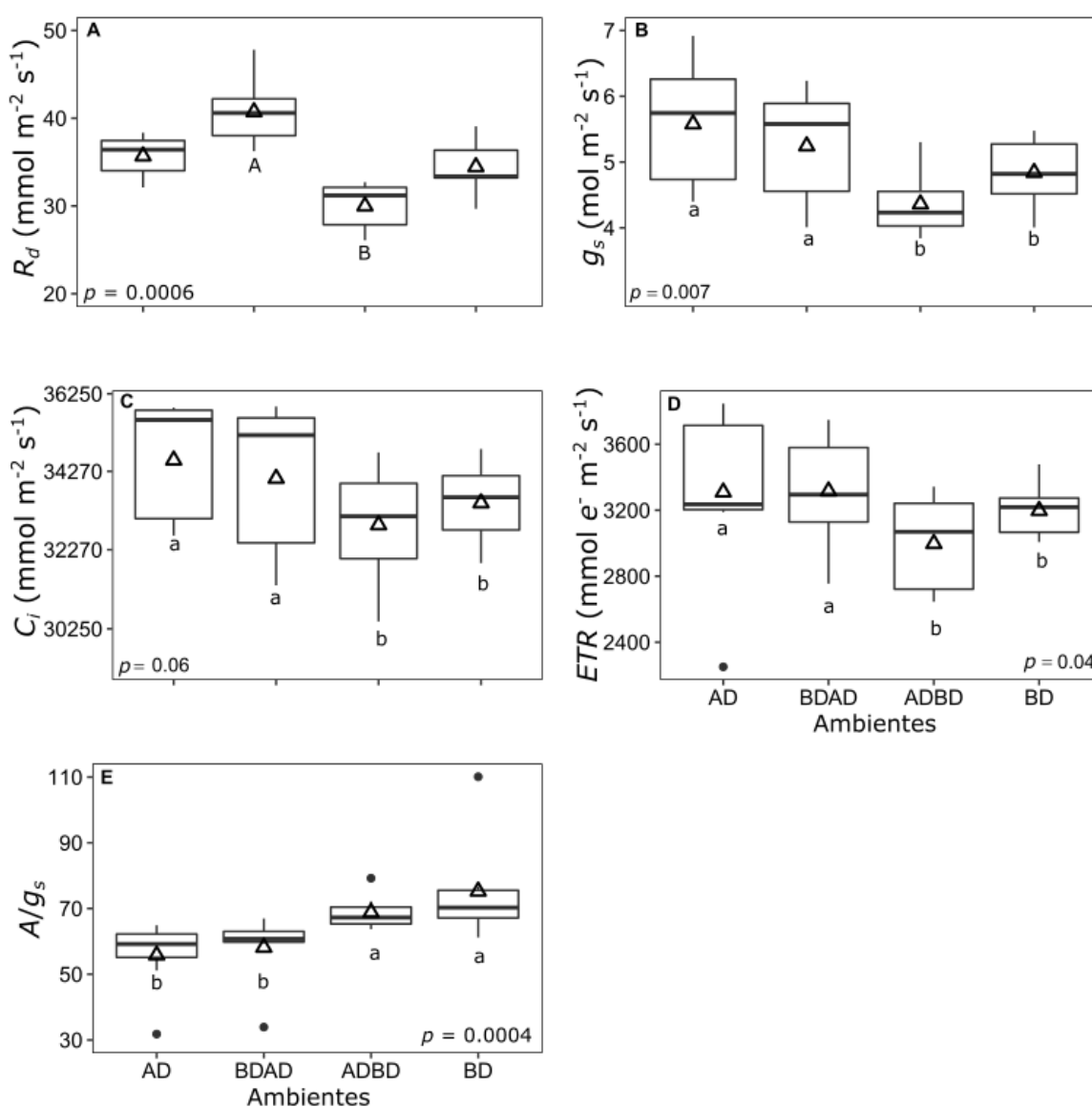


Figura 9: (A) Respiração no escuro (R_d); (B) Condutância estomática (g_s); (C) Concentração interna de CO_2 (C_i); (D) Taxa de transporte de elétrons (ETR); (E) Eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s), acumulada após 24 horas em plantas de sete populações de *Myrsine coriacea* localizadas ao longo de um gradiente de altitude e submetidas a quatro tratamentos térmicos (AD - alta demanda atmosférica; BD - baixa demanda atmosférica; ADBD - indivíduos de AD transferidos BD; BDAD - indivíduos de BD transferidos AD). Δ representa a média de cada ambiente. Médias seguidas por mesma letra não são estatisticamente diferentes (teste SK, $p < 0,05$).

4. DISCUSSÃO

As populações de *M. coriacea* apresentaram a mesma capacidade de aclimação à diferentes condições de temperatura e DPV. As respostas mais significativas foram observadas entre AD e BD na avaliação de 24 horas. Logo, as populações diferenciaram estatisticamente em A , E , R_p/A_g e ETR/A_g , para MAC, VNI e MIM que tiveram menores valores em comparação com as demais. Esses valores possivelmente estavam relacionados a uma menor tolerância às condições ambientais do experimento, impedindo uma eficiente aclimação fisiológica das populações, principalmente em MAC, a qual demonstrou menor desempenho fisiológico ao longo do dia. Em contrapartida, as populações de altitudes mais baixas como ALE e MUQ indicaram maiores taxas fotossintéticas em AD, corroborando com a hipótese de que populações de altitudes mais elevadas apresentam menor tolerância à mudança na temperatura, e populações de altitudes mais baixas indicam um alto potencial de aclimação por estarem em ambientes mais próximos de sua temperatura ideal de crescimento. De modo geral, a ampla adaptação dessa espécie em diferentes condições edafoclimáticas (CARRIJO *et al.*, 2017) e os resultados obtidos neste estudo apontam que *M. coriacea* possui uma grande variabilidade para tolerar condições ambientais heterogêneas; e a adaptação fisiológica da maioria das populações indicou maior plasticidade fenotípica em comparação com a população de maior altitude.

O aparato fotossintético é altamente sensível ao ambiente, porém altamente adaptativo, o que é necessário devido ao seu importante papel no metabolismo da planta e sua alta integração com outras vias metabólicas (RENNENBERG *et al.*, 2006). A temperatura permite um aumento no metabolismo, na atividade antioxidante e fotossintética (Y. WANG *et al.*, 2021). Entretanto, quando se excede a temperatura ideal a atividade fotossintética é reduzida, levando um prejuízo à adaptação (YAMORI *et al.*, 2005). Os indivíduos M.

coriacea demonstraram divergências entre os ambientes e entre as populações caracterizadas pela temperatura. Mesmo não significativos, os resultados das populações de MUQ, ALE e PAZ exibiram melhores respostas fisiológicas em AD ao longo do dia. Por serem populações de altitudes mais baixas e de regiões de clima mais quente, MUQ e ALE possivelmente desenvolveram mecanismos de tolerância condições mais similares à AD, em contrapartida, PAZ (1302 m de altitude) demonstrou sinais de alta plasticidade por manter altos valores de *A* em ambiente diferente ao seu de origem.

Os altos valores de *A* nas espécies é um indicativo de alto potencial de adaptação e tolerância às condições ambientais, podendo apresentar um comprometimento na atividade fotossintética quando submetidas às condições de origem divergentes (BURBANO-ERAZO *et al.*, 2020). Há relatos que diferentes espécies e populações ao longo de um gradiente tiveram suas características funcionais modificadas em resposta a novas condições ambientais (HALBRITTER *et al.*, 2018), sendo que as populações de altitudes mais elevadas podem apresentar menor desempenho fotossintético (BRESSON *et al.*, 2011; LEWIS *et al.*, 2011; LI *et al.*, 2016). Isso pode ser explicado pelos efeitos da adaptação local ou baixa plasticidade fenotípica (SCHEEPENS *et al.*, 2010; SULTAN E. SONIA, 2000). Nosso resultado não foi diferente, apesar de ter apontado uma rápida aclimação para a maioria das populações. A população de altitude mais elevada (MAC) apresentou sinais de baixo desempenho e estresse na capacidade fotossintética, sendo observado principalmente em AD.

O aumento da demanda de evapotranspiração do ar à temperaturas mais altas implicam no fechamento estomático, diminuindo a fotossíntese devido à redução do fluxo de CO₂ para as folhas (DAMATTA *et al.*, 2010). Quando a temperatura aumenta, simultaneamente a *E* aumenta de forma a refrigerar o tecido foliar, levando ao fechamento estomático de modo que aconteça a perda excessiva da água (AMITRANO *et al.*, 2021; GHIMIRE *et al.*, 2018; HILL *et al.*, 2014). Contudo, esse processo gera uma queda na taxa fotossintética, quando a manutenção da *g_s* não é ideal para manter a eficiência hídrica ao longo da planta (RODRIGUES *et al.*, 2016). As condições climáticas em AD impulsionaram as trocas gasosas (*A*, *E*, *C_i*) e *ETR*, principalmente às 13 horas, horário em que se deu início à redução da fotossíntese. A queda na *A* e *E* no período da tarde, coincidiu com a redução da *g_s*, não havendo diferença estatística entre populações e ambientes. Esse resultado é um processo padrão típico de oscilações das trocas gasosas, exposto ao aumento da temperatura foliar e à

alta demanda evaporativa, consistindo em valores relativamente altos de g_s e A no início da manhã, decrescendo na medida em que o dia avança (AINSWORTH & ROGERS, 2007; ARAUJO *et al.*, 2008).

Plantas cultivadas em locais onde a temperatura ambiente é maior que a temperatura de crescimento apresentarão vantagens na tolerância e aclimação fotossintética, desde que a g_s seja mantida (DAMATTA & COCHICO RAMALHO, 2006; GHIMIRE *et al.*, 2018). Para manter a g_s , mesmo com alto valor do DPV e temperatura, estudos anatômicos têm apontado que as características estomáticas e de venação exercem uma coordenação positiva entre a perda de água dos estômatos e a sua distribuição através das nervuras, sendo eficiente no fornecimento de água para superfície foliar (CARINS MURPHY *et al.*, 2014). Em *M. coriacea*, a condutância estomática está relacionada ao tamanho dos estômatos e à profundidade dos poros, os quais são essenciais para manter a eficiência do uso da água em diferentes temperaturas (PEREIRA *et al.*, 2022). Em temperaturas mais altas, maiores estômatos aumentam a transpiração contribuindo para o resfriamento dos tecidos foliares (HILL *et al.*, 2014), logo, em condições de baixas temperaturas, estômatos menores aumentam a difusão do CO_2 devido à profundidade dos poros, levando a uma economia nos gastos hídricos (VIALET-CHABRAND & LAWSON, 2019). Neste estudo em jardim comum, alta e baixa g_s em AD e BD, respectivamente, pode ser considerada uma resposta plástica imposta pelo ambiente, conforme relatado por PEREIRA *et al.* (2022); possivelmente o aumento da g_s em AD foi resultado do tamanho estomático o qual serviu para manter a refrigeração dos tecidos. Em contrapartida, as plantas cultivadas em BD indicaram maiores status hídricos resultado da manutenção da g_s , o que levou a uma maior eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s).

Alguns estudos têm demonstrado que o crescimento de plantas em altas temperaturas não altera a respiração, resultando em uma aclimação térmica do processo respiratório (CENTRITTO *et al.*, 2011; INOUE *et al.*, 2022). Por outro lado, outros trabalhos apontam que a R_d aumenta exponencialmente com a temperatura em curto prazo (FARES *et al.*, 2011). Durante 24 horas, a maior R_d ocorreu no momento de troca, quando as populações de *M. coriacea* foram levadas do ambiente de BD para AD. De outro modo, os resultados de R_d em 4 horas e 1 hora foram inferiores em AD, indicando que as taxas respiratórias nas populações estudadas são sensíveis à variação de temperatura em um curto prazo (WRIGHT *et al.*, 2006). Essas respostas mostraram o impacto do aumento da temperatura em uma

espécie proveniente de um gradiente altitudinal marcado por diferentes condições térmicas, indicando uma dependência de temperatura de suas taxas de crescimento e respiração. Assim, as taxas fotossintéticas de *M. coriacea* seja alcançada com maior custo de manutenção em função da temperatura e DPV em AD (H. WANG *et al.*, 2017).

Neste trabalho não foram demonstradas falhas significativas na taxa de R_p , o que, supostamente, causaria efeitos negativos ao balanço de carbono na planta (AINSWORTH & ROGERS, 2007; DAMATTA *et al.*, 2010). Segundo Marçal *et al.*, (2021) a ausência de R_p em café cultivado sobre diferentes concentrações de CO_2 , correspondeu aos baixos valores em R_p/A_g devido ao aumento na C_i , indicando o que levou à alta eficiência na carboxilação da RuBisCO. Em *M. coriacea*, durante 24 horas, altos valores significativos de R_p/A_g e ETR/A_g puderam ser observados em MAC e VNI, em que as populações estão ligadas ao processo de dissipação energética. Maiores valores de ETR/A_g significam que há maior quantidade de elétrons para fixar CO_2 , o que pode levar a ocorrência de estresse oxidativo, enquanto maiores valores de R_p/A_g mostram um indicativo de dissipação energética pela fotorrespiração. Mesmo não apresentando diferenças significativas em R_p entre as populações e ambiente, pode-se dizer que o desempenho fotossintético e suas oscilações em MAC e VNI sejam explicados pelas deficiências nas atividades fotoquímicas da fotossíntese.

Os efeitos danosos no PSII gerados pelo baixo F_v/F_m (PŠIDOVÁ *et al.*, 2018; YANG *et al.*, 2013) são um meio para determinar o estresse das plantas, o qual indica quando a energia da radiação solar não está sendo utilizada de forma eficiente pelas folhas (MAXWELL & JOHNSON, 2000). Dessa forma, as alterações na emissão de fluorescência podem indicar a presença ou ausência de danos durante a fotossíntese, o que pode determinar a eficiência de aclimação e adaptação associada a uma maior atividade fotossintética (YU *et al.*, 2019). Em média, os valores de F_v/F_m em MAC foram os menores entre as populações (Figura 12), porém não foram inferiores aos considerados adequados para a eficiência do PSII (0,75 a 0,85). De acordo com alguns relatos, mesmo não havendo danos à eficiência máxima do PSII, a atividade fotossintética pode ser reduzida pela deficiência de nitrogênio o qual diminui as atividades de ETR , o conteúdo de clorofila foliar e atividade da RuBisCO (HUANG *et al.*, 2021; LIN *et al.*, 2016).

Segundo Ramaldes (2019), o baixo desempenho fotossintético foi atribuído à baixa concentração de clorofila na população de MAC. As concentrações de clorofilas em plantas de altas altitudes costumam ser iguais ou menores, porém não são maiores do que em plantas

de baixa altitude (KÖRNER, 2003). De tal modo, a deficiência de clorofila observada por Ramaldes apontou que a redução nas características fotossintéticas em MAC foi consequência da expressão genética de sua altitude de origem, tendo em vista que as condições térmicas confirmaram ser estressantes pela taxa de mortalidade nessa população e apenas no ambiente de AD. Portanto, considera-se que o baixo desempenho fotossintético, atribuído aos parâmetros estudados, esteve relacionado às menores concentrações de clorofilas na população de MAC, uma população mais vulnerável ao processo de tolerância e aclimação de populações provenientes de altitudes elevadas às condições climáticas divergentes.

As plantas de *M. coriacea*, ao serem inseridas em condições de temperatura contrárias à sua origem, mostraram que os cenários climáticos criados no experimento não desencadearam uma resposta negativa na fotossíntese para a maioria das populações, com exceção de MAC, a qual exibiu um baixo desempenho em A , E , ETR , A_g , R_p/A_g e ETR/A_g que culminou na limitação do desenvolvimento de mecanismos que configuram o sucesso da aclimação fotossintética na população. Com isso, o baixo desempenho observado em MAC revelou uma possível falta de plasticidade fenotípica da população, indicando que populações de altitudes mais elevadas poderão sofrer consequências com o aquecimento global.

5. CONCLUSÃO

As populações avaliadas não demonstraram diferenças na capacidade de aclimação da maquinaria fotossintética quando submetidas à transferência de regime térmico. No entanto, observou-se que a população MAC (1774 m) apresentou uma baixa tolerância aos ambientes em condições climáticas diferentes da sua origem, dado pelos resultados de A , A_g , R_p/A_g e ETR/A_g corroborando com a hipótese que populações de altitudes mais elevadas exibem menores capacidades de aclimação fotossintética sob condição de alta temperatura e DPV. Em contrapartida, as demais populações apresentaram uma tendência à plasticidade fenotípica, visto que as respostas em AD e BD não atingiram diretamente a assimilação de carbono.

6. CONCLUSÃO GERAL

Os resultados deste estudo fornecem um referencial teórico e uma base científica para a adaptação e resposta de *Mirsine coriacea* em um cenário de aquecimento global. As características funcionais observadas nos frutos e sementes de populações de *M. coriacea* apresentaram uma forte associação com a altitude, principalmente aquelas que estão acima de 1700 m, onde relataram que populações de MAC e CAQ indicam respostas mais adaptadas ao local de climas mais frios. Essas respostas foram atestadas quando as populações foram avaliadas em condições de jardim comum, demonstrando que a vulnerabilidade dessas populações às mudanças climáticas.

Os mecanismos fisiológicos de *M. coriacea* conhecido por meio deste trabalho permitem que profissionais na área de restauração e reflorestamento de áreas degradadas, utilizam como recurso para conhecer previamente o comportamento da espécie e escolher uma população adequada para determinadas condições ambientais.

7. REFERÊNCIAS

- ABDELGAWAD, Hamada *et al.* Elevated CO₂ mitigates drought and temperature induced oxidative stress differently in grasses and legumes. *Plant Science*, v. 231, n. 2014, p. 1–10, 2015.
- ABDUSALAM, A., & LI, Q. (2018). Morphological plasticity and adaptation level of distylous *Primula nivalis* in a heterogeneous alpine environment. *Plant Diversity*, 40(6), 284–291. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2018.11.003>.
- AINSWORTH, E. A., & ROGERS, A. (2007). The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, 30(3), 258–270. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01641.x>
- AMITRANO, C., ARENA, C., CIRILLO, V., DE PASCALE, S., & DE MICCO, V. (2021). Leaf morpho-anatomical traits in *Vigna radiata* L. affect plant photosynthetic acclimation to changing vapor pressure deficit. *Environmental and Experimental Botany*, 186(February), 104453. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104453>.
- ARAUJO, W. L., DIAS, P. C., MORAES, G. A. B. K., CELIN, E. F., CUNHA, R. L., BARROS, R. S., & DAMATTA, F. M. (2008). Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(10), 884–890. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2008.05.005>.
- BARNOSKY, A. D., MATZKE, N., TOMIYA, S., WOGAN, G. O. U., SWARTZ, B., QUENTAL, T. B., MARSHALL, C., MCGUIRE, J. L., LINDSEY, E. L., MAGUIRE, K. C., MERSEY, B., & FERRER, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>.
- BEREND, Kevin; HAYNES, Kristen; MACKENZIE, Caitlin Mc Donough. Common garden experiments as a dynamic tool for ecological studies of alpine plants and communities in northeastern north america. *Rhodora*, v. 121, n. 987, p. 174–212, 2019.
- BEGINI, R. M., & CASTELLANI, T. T. (2013). Seed rain under the canopies of female and male *Myrsine coriacea*, a pioneer tree from the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29(5), 391–399. <https://doi.org/10.1017/S0266467413000400>.
- BEREND, K., HAYNES, K., & MACKENZIE, C. M. D. (2019). COMMON GARDEN EXPERIMENTS AS A DYNAMIC TOOL for ECOLOGICAL STUDIES of ALPINE PLANTS and COMMUNITIES in NORTHEASTERN NORTH AMERICA. *Rhodora*, 121(987), 174–212. <https://doi.org/10.3119/18-16>.
- BRESSON, C. C., KOWALSKI, A. S., KREMER, A., & DELZON, S. (2009). Evidence of altitudinal increase in photosynthetic capacity: Gas exchange measurements at ambient and constant CO₂ partial pressures. *Annals of Forest Science*, 66(5), 505–505. <https://doi.org/10.1051/forest/2009027>.
- BRESSON, C. C., VITASSE, Y., KREMER, A., & DELZON, S. (2011). To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree Physiology*, 31(11), 1164–1174. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq084>.
- BLANQUART, François *et al.* A practical guide to measuring local adaptation. *Ecology Letters*, v. 16, n. 9, p. 1195–1205, 2013.
- BURBANO-ERAZO, E., CORDERO, C., PASTRANA, I., ESPITIA, L., GOMEZ, E., MORALES, A., PÉREZ, J., LÓPEZ, L., & ROSERO, A. (2020). Interrelation of ecophysiological and morpho-agronomic parameters in low altitude evaluation of selected ecotypes of sweet potato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam.). *Horticulturae*, 6(4), 1–

22. <https://doi.org/10.3390/horticulturae6040099>.
- CARINS MURPHY, M. R., JORDAN, G. J., & BRODRIBB, T. J. (2014). Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata. *Plant, Cell and Environment*, 37(1), 124–131. <https://doi.org/10.1111/pce.12136>.
- CARRIJO, T. T., TULER, A. C., LUBER, J., DACOSTA, R. G., DOSSANTOS, M. C., DA PASCHOA, R. P., & DE FÁTIMA FREITAS, M. (2017). Flora do Espírito Santo: Primulaceae. *Rodriguesia*, 68(5), 1829–1856. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201768518>.
- CENTRITTO, M., BRILLI, F., FODALE, R., & LORETO, F. (2011). Different sensitivity of isoprene emission, respiration and photosynthesis to high growth temperature coupled with drought stress in black poplar (*Populus nigra*) saplings. *Tree Physiology*, 31(3), 275–286. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq112>.
- COCHRANE, A., YATES, C. J., HOYLE, G. L., & NICOTRA, A. B. (2015). Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 12–24. <https://doi.org/10.1111/geb.12234>.
- CORLETT, Richard T.. Impacts of warming on tropical lowland rainforests. *Trends In Ecology & Evolution*, v. 26, n. 11, p. 606–613, nov. 2011. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.015>.
- DAMATTA, F. M., & COCHICHO RAMALHO, J. D. (2006). Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: A review. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18(1), 55–81. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202006000100006>
- DAMATTA, F. M., GRANDIS, A., ARENQUE, B. C., & BUCKERIDGE, M. S. (2010). Impacts of climate changes on crop physiology and food quality. *Food Research International*, 43(7), 1814–1823. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2009.11.001>
- DAMATTA, F.M.; GODOY, A.G.; MENEZES-SILVA, P.E.; MARTINS, S.C.V.; SANGIARD, L.M.V.P.; MORAIS, L.E.; TORRE-NETO, A.; GHINI, R. Sustained enhancement of photosynthesis in coffee trees grown under free-air CO₂enrichment conditions: disentangling the contributions of stomatal, mesophyll, and biochemical limitations. *Journal Of Experimental Botany*, v. 67, n. 1, p. 341–352, 26 out. 2015. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erv463>.
- DE FÁTIMA FREITAS, M., & KINOSHITA, L. S. (2015). Myrsine (Myrsinoideae-Primulaceae) no sudeste e sul do Brasil. *Rodriguésia*, 66(1), 167–189. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566109>
- ELMENDORF, S. C., HENRY, G. H. R., HOLLISTER, R. D., FOSAA, A. M., GOULD, W. A., HERMANUTZ, L., HOFGAARD, A., JÓNSDÓTTIR, I. I., JORGENSEN, J. C., LÉVESQUE, E., MAGNUSSON, B., MOLAU, U., MYERS-SMITH, I. H., OBERBAUER, S. F., RIXEN, C., TWEEDIE, C. E., & WALKER, M. (2015). Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield consistent patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(2), 448–452. <https://doi.org/10.1073/pnas.1410088112>
- FARES, S., MAHMOOD, T., LIU, S., LORETO, F., & CENTRITTO, M. (2011). Influence of growth temperature and measuring temperature on isoprene emission, diffusive limitations of photosynthesis and respiration in hybrid poplars. *Atmospheric Environment*, 45(1), 155–161. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2010.09.036>
- FARQUHAR, G. D., CAEMMERER, S. VON, & BERRY, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthesis CO₂ fixation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 78–90.

- <http://www.springerlink.com/content/w8264082778042jt/>
- FLEXAS, J.; A DIAZ-ESPEJO, J.; BERRY, J.; CIFRE, J.; GALMES, J.; KALDENHOFF, R.; MEDRANO, H.; RIBAS-CARBO, M. Analysis of leakage in IRGA's leaf chambers of open gas exchange systems: quantification and its effects in photosynthesis parameterization. *Journal Of Experimental Botany*, [S.L.], v. 58, n. 6, p. 1533-1543, 5 mar. 2007. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erm027>.
- GHIMIRE, C. P., BRUIJNZEEL, L. A., LUBCZYNSKI, M. W., ZWARTENDIJK, B. W., ODONGO, V. O., RAVELONA, M., & VAN MEERVELD, H. J. I. (2018). Transpiration and stomatal conductance in a young secondary tropical montane forest: Contrasts between native trees and invasive understorey shrubs. *Tree Physiology*, 38(7), 1053–1070. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy004>
- GIENAPP, P., TEPLITSKY, C., ALHO, J. S., MILLS, J. A., & MERILÄ, J. (2008). Climate change and evolution: Disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, 17(1), 167–178. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03413.x>
- GONZALO-TURPIN, H., & HAZARD, L. (2009). Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *Journal of Ecology*, 97(4), 742–751. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01509.x>
- HABERMANN, G., & BRESSAN, A. C. G. (2011). Root, shoot and leaf traits of the congeneric *Styrax* species may explain their distribution patterns in the cerrado sensu lato areas in Brazil. *Functional Plant Biology*, 38(3), 209–218. <https://doi.org/10.1071/FP10182>
- HALBRITTER, A. H., FIOR, S., KELLER, I., BILLETER, R., EDWARDS, P. J., HOLDEREGGER, R., KARRENBORG, S., PLUESS, A. R., WIDMER, A., & ALEXANDER, J. M. (2018). Trait differentiation and adaptation of plants along elevation gradients. *Journal of Evolutionary Biology*, 31(6), 784–800. <https://doi.org/10.1111/jeb.13262>
- HILL, K. E., GUERIN, G. R., HILL, R. S., & WATLING, J. R. (2014). Temperature influences stomatal density and maximum potential water loss through stomata of *Dodonaea viscosa* subsp. *angustissima* along a latitude gradient in southern Australia. *Australian Journal of Botany*, 62(8), 657–665. <https://doi.org/10.1071/BT14204>
- HICKLER, T.; SMITH, B.; PRENTICE, I. Colin; MJÖFORS, K.; MILLER, P.; ARNETH, A.; SYKES, M. T.. CO₂ fertilization in temperate FACE experiments not representative of boreal and tropical forests. *Global Change Biology*, v. 14, n. 7, p. 1531-1542, 26 mar. 2008. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01598.x>.
- HUANG, W. T., XIE, Y. Z., CHEN, X. F., ZHANG, J., CHEN, H. H., YE, X., GUO, J., YANG, L. T., & CHEN, L. S. (2021). Growth, mineral nutrients, photosynthesis and related physiological parameters of citrus in response to nitrogen deficiency. *Agronomy*, 11(9). <https://doi.org/10.3390/agronomy11091859>
- INOUE, T., AKAJI, Y., & NOGUCHI, K. (2022). Distinct responses of growth and respiration to growth temperatures in two mangrove species. *Annals of Botany*, 129(1), 15–28. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab117>
- KAWECKI, T. J., & EBERT, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12), 1225–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
- KÖRNER, C. *Alpine plant life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2 ed., Springer, Heidelberg, 2003. doi: 10.1007/978-3-642-18970-8. ISBN 978-3-540-00347-2.

- KÖRNER, C. (1989). *Oecologia*. *Oecologia*, 81, 379–391. <https://doi.org/10.1007/BF00377088>
- KÖRNER, C. (2007). The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- LANCASTER, L. T., & HUMPHREYS, A. M. (2020). Global variation in the thermal tolerances of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(24), 13580–13587. <https://doi.org/10.1073/pnas.1918162117>
- LAVERGNE, S., MOLINA, J., & DEBUSSCHE, M. (2006). Fingerprints of environmental change on the rare mediterranean flora: A 115-year study. *Global Change Biology*, 12(8), 1466–1478. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01183.x>
- LENOIR, J., GÉGOUT, J. C., MARQUET, P. A., DE RUFFRAY, P., & BRISSE, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320(5884), 1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- LEWIS, J. D., PHILLIPS, N. G., LOGAN, B. A., HRICKO, C. R., & TISSUE, D. T. (2011). Leaf photosynthesis, respiration and stomatal conductance in six Eucalyptus species native to mesic and xeric environments growing in a common garden. *Tree Physiology*, 31(9), 997–1006. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr087>
- LI, Y., LIU, J., ZHOU, G., HUANG, W., & DUAN, H. (2016). Warming effects on photosynthesis of subtropical tree species: A translocation experiment along an altitudinal gradient. *Scientific Reports*, 6(August 2015), 1–14. <https://doi.org/10.1038/srep24895>
- LIN, Z. H., ZHONG, Q. S., CHEN, C. S., RUAN, Q. C., CHEN, Z. H., & YOU, X. M. (2016). Carbon dioxide assimilation and photosynthetic electron transport of tea leaves under nitrogen deficiency. *Botanical Studies*, 57. <https://doi.org/10.1186/s40529-016-0152-8>.
- MIDOLO, Gabriele *et al.* Global patterns of intraspecific leaf trait responses to elevation. *Global Change Biology*, v. 25, n. 7, p. 2485–2498, 2019.
- MALHI, Y., SILMAN, M., SALINAS, N., BUSH, M., MEIR, P., SAATCHI, S. (2010). Introduction: Elevation gradients in the tropics: Laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*, 16(12), 3171–3175. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02323.x>
- MARÇAL, D. M. S., AVILA, R. T., QUIROGA-ROJAS, L. F., DE SOUZA, R. P. B., GOMES JUNIOR, C. C., PONTE, L. R., BARBOSA, M. L., OLIVEIRA, L. A., MARTINS, S. C. V., RAMALHO, J. D. C., & DAMATTA, F. M. (2021). Elevated [CO₂] benefits coffee growth and photosynthetic performance regardless of light availability. *Plant Physiology and Biochemistry*, 158(November 2020), 524–535. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.11.042>
- MATHIASSEN, P., & PREMOLI, A. C. (2016). Living on the edge: adaptive and plastic responses of the tree *Nothofagus pumilio* to a long-term transplant experiment predict rear-edge upward expansion. *Oecologia*, 181(2), 607–619. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3568-7>
- MAXWELL, K., & JOHNSON, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence - A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659–668. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.345.659>
- MERILÄ, J., & HENDRY, A. P. (2014). Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: The problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, 7(1), 1–14. <https://doi.org/10.1111/eva.12137>
- MITTLER, R. (2006). Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends*

- in *Plant Science*, 11(1), 15–19. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.11.002>
- NI, B., ZHAO, W., ZUO, X., YOU, J., LI, Y., LI, J., DU, Y., & CHEN, X. (2022). Deyeuxia angustifolia Kom. encroachment changes soil physicochemical properties and microbial community in the alpine tundra under climate change. *Science of the Total Environment*, 813, 152615. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152615>
- NICOTRA, A. B., ATKIN, O. K., BONSER, S. P., DAVIDSON, A. M., FINNEGAN, E. J., MATHESIUS, U., POOT, P., PURUGGANAN, M. D., RICHARDS, C. L., VALLADARES, F., & VAN KLEUNEN, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- PARIDARI, I. C., JALALI, S. G., SONBOLI, A., ZARAFSHAR, M., & BRUSCHI, P. (2013). Leaf macro- and micro-morphological altitudinal variability of Carpinus betulus in the Hyrcanian forest (Iran). *Journal of Forestry Research*, 24(2), 301–307. <https://doi.org/10.1007/s11676-013-0353-x>
- PATSIU, T. S., WALDEN, N., & WILLI, Y. (2021). What drives species' distributions along elevational gradients? Macroecological and evolutionary insights from Brassicaceae of the central Alps. *Global Ecology and Biogeography*, 30(5), 1030–1042. <https://doi.org/10.1111/geb.13280>
- PENG, Yunke; BLOOMFIELD, Keith J.; PRENTICE, Iain Colin. A theory of plant function helps to explain leaf-trait and productivity responses to elevation. *New Phytologist*, v. 226, p. 1274–1284, 2020.
- PEREIRA, J. P., GARBIN, M. L., CARRIJO, T. T., DA SILVA, J. A., BOURGUIGNON, T. P., & CAVATTE, P. C. (2022). Lack of coordination between stomatal and vein traits provides functional benefits to the dioecious tropical tree *Myrsine coriacea*. *Physiologia Plantarum*, 174(3). <https://doi.org/10.1111/ppl.13719>
- PFENNIGWERTH, A. A., BAILEY, J. K., & SCHWEITZER, J. A. (2017). Trait variation along elevation gradients in a dominant woody shrub is population-specific and driven by plasticity. *AoB PLANTS*, 9(4). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx027>
- PIAO, S., LUYSSAERT, S., CIAIS, P., JANSSENS, I. A., CHEN, A., CHAO, C. A. O., FANG, J., FRIEDLINGSTEIN, P., YIQI, L. U. O., & WANG, S. (2010). Forest annual carbon cost: A global-scale analysis of autotrophic respiration. *Ecology*, 91(3), 652–661. <https://doi.org/10.1890/08-2176.1>
- PIGLIUCCI, Massimo. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. JHU Press, p. 2001, 2001.
- PIPER, F. I., FAJARDO, A., & CAVIERES, L. A. (2013). Simulated warming does not impair seedling survival and growth of Nothofagus pumilio in the southern Andes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(2), 97–105. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.02.003>
- PREMOLI, A. C., RAFFAELE, E., & MATHIASSEN, P. (2007). Morphological and phenological differences in Nothofagus pumilio from contrasting elevations: Evidence from a common garden. *Austral Ecology*, 32(5), 515–523. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01720.x>
- PŠIDOVÁ, E., ŽIVČÁK, M., STOJNIC, S., ORLOVIĆ, S., GÖMÖRY, D., KUČEROVÁ, J., DITMAROVÁ, L., STŘELCOVÁ, K., BRESTIČ, M., & KALAJI, H. M. (2018). Altitude of origin influences the responses of PSII photochemistry to heat waves in European beech (Fagus sylvatica L.). *Environmental and Experimental Botany*, 152, 97–106. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.001>
- RAJSNEROVÁ, P., KLEM, K., HOLUB, P., NOVOTNÁ, K., VEČEŘOVÁ, K.,

- KOZÁČIKOVÁ, M., RIVAS-UBACH, A., SARDANS, J., MAREK, M. V., PEÑUELAS, J., & URBAN, O. (2015). Morphological, biochemical and physiological traits of upper and lower canopy leaves of European beech tend to converge with increasing altitude. *Tree Physiology*, 35(1), 47–60. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu104>
- RANGWALA, I., & MILLER, J. R. (2012). Climate change in mountains: A review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change*, 114(3–4), 527–547. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0419-3>
- READ, Q. D., MOORHEAD, L. C., SWENSON, N. G., BAILEY, J. K., & SANDERS, N. J. (2014). Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology*, 28(1), 37–45. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12162>
- RENNENBERG, H., LORETO, F., POLLE, A., BRILLI, F., FARES, S., BENIWAL, R. S., & GESSLER, A. (2006). Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biology*, 8(5), 556–571. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924084>
- RODRIGUES, W. P., MARTINS, M. Q., FORTUNATO, A. S., RODRIGUES, A. P., SEMEDO, J. N., SIMÕES-COSTA, M. C., PAIS, I. P., LEITÃO, A. E., COLWELL, F., GOULAO, L., MÁGUAS, C., MAIA, R., PARTELLI, F. L., CAMPOSTRINI, E., SCOTTI-CAMPOS, P., RIBEIRO-BARROS, A. I., LIDON, F. C., DAMATTA, F. M., & RAMALHO, J. C. (2016). Long-term elevated air [CO₂] strengthens photosynthetic functioning and mitigates the impact of supra-optimal temperatures in tropical *Coffea arabica* and *C. canephora* species. *Global Change Biology*, 22(1), 415–431. <https://doi.org/10.1111/gcb.13088>
- SÁNCHEZ-TAPIA, A., GARBIN, M. L., DE SIQUEIRA, M. F., GUIDONI-MARTINS, K. G., SCARANO, F. R., CARRIJO, T. T. (2018). Environmental and geographical space partitioning between core and peripheral *Myrsine* species (Primulaceae) of the Brazilian Atlantic Forest. *Botanical Journal of The Linnean Society*, July, 1–19. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy034>
- SCHEEPENS, J. F., FREI, E. S., & STÖCKLIN, J. (2010). Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. *Oecologia*, 164(1), 141–150. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1650-0>
- SONG, Y., CHEN, Q., CI, D., XINNING, S., & ZHANG, D. (2014). Effects of high temperature on photosynthesis and related gene expression in poplar. *BMC Plant Biology*, 44(3), 451–454. <https://doi.org/10.3329/bjb.v44i3.38553>
- SULTAN E. SONIA. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5(12), 537–542. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11120476>
- VALLADARES, F., GOMEZ, D. S., & ZAVALA, M. A. (2020). *Resumo*. 94, 1–41.
- VIALET-CHABRAND, S., & LAWSON, T. (2019). Dynamic leaf energy balance: Deriving stomatal conductance from thermal imaging in a dynamic environment. *Journal of Experimental Botany*, 70(10), 2839–2855. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz068>
- VITASSE, Y., BRESSON, C. C., KREMER, A., MICHALET, R., & DELZON, S. (2010). Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology*, 24(6), 1211–1218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x>
- VAN KOOTEN, Olaf; SNEL, Jan F. H.. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, [S.L.], v. 25, n. 3, p. 147-150, set. 1990. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00033156>

- WANG, H., PRENTICE, I. C., KEENAN, T. F., DAVIS, T. W., WRIGHT, I. J., CORNWELL, W. K., EVANS, B. J., & PENG, C. (2017). Towards a universal model for carbon dioxide uptake by plants /704/47 /704/158/851 letter. *Nature Plants*, 3(9), 734–741. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0006-8>
- WANG, Y., XU, S., ZHANG, W., LI, Y., WANG, N., HE, X., & CHEN, W. (2021). Responses of growth, photosynthesis and related physiological characteristics in leaves of *Acer ginnala* Maxim. to increasing air temperature and/or elevated O₃. *Plant Biology*, 23(S1), 221–231. <https://doi.org/10.1111/plb.13240>
- WESTOBY, M., BARUCH, Z., BONGERS, F., CAVENDER-BARES, J., CHAPIN, T., DIEMER, M., OTHERS, WRIGHT, I. J., REICH, P. B., ACKERLY, D. D., & CORNELISSEN, J. H. . (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- WRIGHT, I. J., REICH, P. B., ATKIN, O. K., LUSK, C. H., TJOELKER, M. G., & WESTOBY, M. (2006). Irradiance, temperature and rainfall influence leaf dark respiration in woody plants: Evidence from comparisons across 20 sites. *New Phytologist*, 169(2), 309–319. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01590.x>
- YAMORI, W., HIKOSAKA, K., & WAY, D. A. (2014). Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: Temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research*, 119(1–2), 101–117. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9874-6>
- YAMORI, W., NOGUCHI, K., HIKOSAKA, K., & TERASHIMA, I. (2010). Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances. *Plant Physiology*, 152(1), 388–399. <https://doi.org/10.1104/pp.109.145862>
- YAMORI, W., NOGUCHI, K., HIKOSAKA, K., & TERASHIMA, I. (2019). Plasticidade fenotípica na aclimatização de temperatura fotossintética entre espécies vegetais com diferentes tolerâncias a frio 1 , [W] [OA]. 152(1), 388–399.
- YAMORI, W., NOGUCHI, K., & TERASHIMA, I. (2005). Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: Analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. *Plant, Cell and Environment*, 28(4), 536–547. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01299.x>
- YANG, Y., WANG, G., YANG, L., & GUO, J. (2013). Effects of Drought and Warming on Biomass, Nutrient Allocation, and Oxidative Stress in *Abies fabri* in Eastern Tibetan Plateau. *Journal of Plant Growth Regulation*, 32(2), 298–306. <https://doi.org/10.1007/s00344-012-9298-0>
- YU, L., SONG, M., XIA, Z., KORPELAINEN, H., NIINEMETS, Ü., & LI, C. (2019). Elevated temperature differently affects growth, photosynthetic capacity, nutrient absorption and leaf ultrastructure of *Abies faxoniana* and *Picea purpurea* under intra-And interspecific competition. *Tree Physiology*, 39(8), 1342–1357. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz044t>

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 2: Relação entre a altitude das populações e as características funcionais de semente e pericarpo de *Myrsine coriacea*.

Altitude			
Características funcionais da semente e do pericarpo	t - valor	R ²	p - valor
ED	-2,88	0,44	0,02
PD	-3,53	0,56	0,007
MSF	-2,34	0,33	0,05
MSS	-2,39	0,34	0,04
FDP	0,005	-0,12	0,10
FDS	-0,005	-0,12	0,10
PLi	4,25	0,65	0,003
SLi	0,21	-0,12	0,84
PPr	1,21	0,05	0,26
SPr	1,19	0,04	0,26
PPh	4,19	0,64	0,003
SPh	3,81	0,60	0,005
PSu	-0,56	-0,08	0,59
SSu	1,51	0,12	0,16
PSt	-1,19	0,04	0,27
SSt	1,35	0,084	0,21

T-valor (*t*), coeficiente de variação (R²) e p-valor (*p*). Diâmetro equatorial, ED (mm); diâmetro polar, PD (mm); massa seca dos frutos, MSF (mg); massa seca das sementes, MSS (mg); fração da massa seca do pericarpo, FDP (mg); fração da massa seca da semente, FDS (mg mg⁻¹), lipídios totais na semente, SLi (mg g⁻¹ MS); proteínas totais na semente, SPr (mg g⁻¹ MS); fenóis solúveis totais na semente, SPh (mg g⁻¹ MS); açúcares solúveis totais na semente, SSu (mg g⁻¹ MS); amido na semente, SSt (mg g⁻¹ MS); lipídios totais no pericarpo, PLi (mg g⁻¹ MS); proteínas totais no pericarpo, PPr (mg g⁻¹ MS); fenóis solúveis totais no pericarpo, PPh (mg g⁻¹ MS); açúcares solúveis totais no pericarpo, PSu (mg g⁻¹ MS); amido no pericarpo, PSt (mg g⁻¹ MS).