UNIVERSIDADE VILA VELHA - ES PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSSISTEMAS

VARIAÇÃO FUNCIONAL INTRAESPECÍFICA DA ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA EM UMA ESPÉCIE DIOICA (*MYRSINE CORIACEA*): EFEITOS DA ALTITUDE E DA FENOLOGIA

MARCELA SECCHIN FAVARATO

VILA VELHA JUNHO/2019

UNIVERSIDADE VILA VELHA - ES PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSSISTEMAS

VARIAÇÃO FUNCIONAL INTRAESPECÍFICA DA ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA EM UMA ESPÉCIE DIOICA (*MYRSINE CORIACEA*): EFEITOS DA ALTITUDE E DA FENOLOGIA

Dissertação apresentada à Universidade Vila Velha, como prérequisito do Programa de Pósgraduação em Ecologia de Ecossistemas, para a obtenção do grau de Mestra em Ecologia de Ecossistemas.

MARCELA SECCHIN FAVARATO

VILA VELHA JUNHO/2019 Catalogação na publicação elaborada pela Biblioteca Central / UVV-ES

F272v
Favarato, Marcela Secchin. Variação funcional intraespecífica da área foliar específica em uma espécie dioica (Myrsine coriacea) : efeitos da altitude e da fenologia / Marcela Secchin Favarato. – 2019. 40 f. : il.
Orientador: Mário Luís Garbin. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ecossistemas) -Universidade Vila Velha, 2019. Inclui bibliografias.
1. Ecologia. 2. Fenomenologia. I. Garbin, Mário Luís. II. Universidade Vila Velha. III. Título.

MARCELA SECCHIN FAVARATO

VARIAÇÃO FUNCIONAL INTRAESPECÍFICA DA ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA EM UMA ESPÉCIE DIOICA (*MYRSINE CORIACEA*): EFEITOS DA ALTITUDE E DA FENOLOGIA

Dissertação apresentada à Universidade Vila Velha, como pré-requisito do Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ecossistemas, para a obtenção do grau de Mestra em Ecologia de Ecossistemas.

Aprovada em 14 de junho de 2019,

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte + (UFES) Prof. Dr. Walace Pandolpho Kiffer Jr - (UVV)

Prof. Dr. Mário Luís Garbin – (UFES)

Orientador

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Mário Luís Garbin, pela oportunidade e ensinamentos; à Profa. Dra. Tatiana Carrijo, coordenadora do projeto e professora da Universidade Federal do Espírito Santo; à Cecilia Valente e ao Prof. Paulo Cezar Cavatte pela coleta prévia dos dados; à FAPES pelo apoio financeiro investido nesse projeto ("Respostas e efeitos das plantas num cenário de mudanças globais: *Myrsine coriacea* como uma espécie modelo", edital Fapes/Vale/Faperj 01/2015, processo 75516187, termo de outorga 525/2016) e à bolsa recebida no âmbito deste projeto; à Universidade Vila Velha; aos meus amigos do Laboratório de Ecologia LEVEG, Karina, Patryck, Kamila, Gabriel, Lorrayne e Erika. Também agradeço à minha família pelo investimento e incentivo durante minha vida acadêmica.

"A garantia de nos tornarmos invencíveis está em nossas próprias mãos. Tornar o inimigo vulnerável só depende dele próprio"

(Sun Tzu)

SUMÁRIO

1.	INTRO	DDUÇÃO	11
2.	MATERIAIS E MÉTODOS1		
	2.1.	Área de estudo	14
	2.2.	Procedimentos de Amostragem	15
	2.3.	Análises Estatísticas	15
3.	RESU	ILTADOS	16
4.	DISCUSSÃO17		
5.	CONC	CLUSÃO	19
6.	REFERÊNCIAS20		

FIGURAS

Figura 1 – Indivíduo de *Myrsine coriacea* fotografado em campo.

Figura 2 – Área de estudo marcada em cinza escuro, o mapa da esquerda com a localização do Espírito Santo (ES) no mapa do Brasil, e o mapa da direita indicando os municípios onde se encontram as populações de *Myrsine coriacea*: Muqui (a); Alegre (b); Venda Nova do Imigrante (c); Vargem Alta (d); Mimoso do Sul (e); Iúna (f); Castelo (g); Domingos Martins (h); Dores do Rio Preto (i).

Figura 3 – Regressão linear da CWM-SLA de todos os indivíduos analisados com aumentos da altitude (r²= 0.6385, p=0.05976).

Figura 4 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos femininos (r²=0.71560, p = 0.002494).

Figura 5 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos masculinos (r²=0.4218, p= 0.03468).

Figura 6 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos femininos no período vegetativo ($r^2 = 0.412$, p = 0.037).

Figura 7 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos femininos no período de floração ($r^2 = 0.7012$, p= 0.002984).

Figura 8 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos femininos no período de frutificação ($r^2 = 0.554$, p = 0.01299).

Figura 9 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos masculinos no período vegetativo (r² = 0.5019, p= 0.01965).

Figura 10 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos masculinos no período de floração ($r^2 = 0.08793$, p = 0.2249).

Figura 11 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos masculinos no período de frutificação ($r^2 = -0.09649$, p = 0.6033).

Figura 12 – Regressão linear demostrando a relação entre crescimento relativo do Caule (TCR) e Área foliar específica (SLA) ($r^2 = 0.01001$, p = 0.0472).

Figura 13 – *Bloxplots* demostrando a variação da distribuição dos dados nas nove populações de *Myrsine coriacea* no gradiente altitudinal. As populações estão dispostas em ordem crescente de altitude na seguinte forma: Muqui (a); Alegre (b); Venda Nova do Imigrante (c); Vargem Alta (d); Mimoso do Sul (e); Iúna (f); Castelo (g); Domingos Martins (h); Dores do Rio Preto (i).

RESUMO

FAVARATO, Marcela Secchin, M.Sc, Universidade Vila Velha – ES, junho de 2019. Variação funcional intraespecífica da área foliar específica em uma espécie dioica (*Myrsine coriacea*): Efeitos da altitude e da fenologia. Orientador: Mário Luís Garbin.

A ecologia funcional busca entender como os traços funcionais de indivíduos em populações, ou espécies em comunidades, variam em gradientes ecológicos. Os traços funcionais são características que podem afetar medidas de desempenho dos organismos. Neste estudo, foram estudadas nove populações de Myrsine coriacea distribuídas ao longo de um gradiente altitudinal no estado do Espírito Santo, sudeste do Brasil. Indivíduos masculinos e femininos tiveram sua área foliar específica (SLA) quantificadas em três fases fenológicas: crescimento, floração e frutificação. Para as análises, foi utilizado o cálculo dos atributos médios Community Weighted Means Correlation (CWM) adaptado para populações com o crescimento relativo do caule (TCR) como medida de desempenho. Foram utilizados modelos de regressão entre CWM-SLA e altitude para os indivíduos nas três fases fenológicas. Houve reduções significativas de CWM-SLA ao longo do gradiente, com menores valores nas altitudes mais elevadas e com maior redução de CWM-SLA nos indivíduos femininos durante as fases fenológicas. Observou-se também um gradiente de amplitude de variação do traço conforme o aumento da altitude, tendo a região mais elevada uma amplitude maior quando comparada com regiões de altitudes intermediárias. Demonstrou-se que a estrutura funcional de populações de M. coriacea é negativamente relacionada com a altitude, com plantas femininas tendo seu desempenho mais reduzido que as plantas masculinas, sendo este padrão afetado pela fenologia.

Palavras-chave: Área Foliar Específica (SLA), Community Weighted Means (CWM), ecologia funcional

ABSTRACT

FAVARATO, Marcela Secchin, M.Sc, Vila Velha University – ES, june 2019. Intraspecific functional variation of specific leaf area in a dioecious species (*Myrsine coriacea*): effects of altitude and phenology.

Advisor: Mário Luís Garbin.

Functional ecology seeks to understand how the functional traits of individuals, in populations, species or in communities, vary in ecological gradients. Functional traits are characteristics that can affect performance measures in organisms. In this study, nine populations of *Myrsine coriacea*, distributed along an altitudinal gradient in the state of Espírito Santo, Brazil, were studied. We used the Community Weighted Means Correlation (CWM), adapted for populations. The trait studied was the specific leaf area (SLA), with relative growth rate (RGR) as a measure of performance. Significant reductions of CWM-SLA were observed along the gradient, with greater reduction of CWM-SLA in females in the phenological phases. There was also a gradient of amplitude of variation of the trait as the elevation increased, with the highest region having a greater amplitude when compared to regions of intermediate altitudes. We showed that the functional structure of *M. coriacea* populations is negatively related with elevation, with female plants being more affected than male plants, and that this pattern is affected by phenology.

Key-words: Community Weighted Means (CWM), functional ecology, Specific Leaf Area (SLA)

1 1. INTRODUÇÃO

2

A ecologia funcional trata do agrupamento de indivíduos 3 por características semelhantes, independente do que é estabelecido pelas relações 4 taxonômicas e filogenéticas (Garnier et al., 2016). Nessa perspectiva, as 5 características que afetam alguma medida de desempenho do organismo, as 6 7 quais podem influenciar no estabelecimento, sobrevivência ou fitness das espécies, são chamadas de traços funcionais (Reich et al., 2003; Violle et al., 8 9 2007; Garnier et al., 2016). Tais características devem ser capazes de ser mensuradas nos indivíduos, e essas podem ser de natureza morfológica, 10 fisiológica, fenológica ou comportamental (Violle et al., 2007; Tilman, 2001). 11

São exemplos de traços funcionais em plantas: altura total do indivíduo, 12 13 área foliar específica, razão da taxa fotossintética e massa seca da folha, razão da taxa fotossintética e área foliar, condutância estomática e os modos de 14 15 polinização e dispersão (Kattge et al., 2011). O valor ou modalidade obtido para um traço em alguma posição do tempo ou espaço é chamado de atributo (de 16 Paula, 2013; Garnier et al., 2016). A área foliar específica (SLA) é a razão entre 17 a área e a massa seca da folha (Ferreira et al., 2008). Muitos estudos 18 demonstram a importância da SLA para verificar a ocorrência de adaptações 19 resultantes da seleção natural em populações (Knight e Ackerly, 2003; Reich et 20 al., 2003; Ramírez-valiente et al., 2017), sobretudo relacionados às mudanças 21 ambientais como indicadora da intensidade de distúrbios em processos 22 sucessionais (Prado-Júnior et al., 2014). 23

A maioria dos estudos ecológicos se concentra em obter dados de 24 abundância e rigueza, sem considerar as particularidades de cada indivíduo 25 (Tilman, 2001; Schleuter et al., 2010; Bolnick et al., 2011). A ecologia funcional 26 tem focado em entender padrões entre espécies, ou seja, na variação funcional 27 28 interespecífica (Violle et al., 2012). A variação interespecífica pode ser resultado da ação de filtros ambientais (de Bello et al., 2013; Zuo et al., 2016; Garnier et 29 30 al., 2016). Ao passar por um filtro ambiental, os traços funcionais determinarão quais as espécies obterão mais sucesso no estabelecimento e permanência nas 31 32 condições abióticas que estão submetidas, afetando assim suas abundâncias relativas (de Bello et al., 2013; Zuo et al., 2016). A variação intraespecífica, no 33 34 entanto, pode ser superior à interespecífica em gradientes ambientais (Violle et

al., 2012). Medir a variação em diferentes populações de uma dada espécie
 informará quais atributos são importantes em conferir sobrevivência local em
 diferentes habitats ao longo de gradientes.

Historicamente, todavia, tem se assumido que a variação intraespecífica 38 é baixa em relação à interespecífica (Bolnick et al., 2011; Violle et al., 2012, Zuo 39 et al., 2016). No entanto, estudos recentes têm demostrado a importância da 40 variação funcional intraespecífica em explicar padrões de organização de 41 comunidades vegetais (Albert et al., 2011). A variação intraespecífica é resultado 42 43 de diferenciações entre indivíduos dentro de uma população devido ao polimorfismo de genes ou à plasticidade fenotípica (Garnier et al., 2016; 44 Ramírez-valiente et al., 2017). Assim, a variação intraespecífica é capaz de 45 alterar a dinâmica de uma população, pois características distintas podem 46 47 favorecer alguns indivíduos quanto à utilização de recursos, defesas contra predadores, resistência a parasitas e a fatores abióticos (Bolnick et al., 2011). 48 49 Torna-se, portanto, importante entender padrões de variação funcional em populações de espécies de forma a obter maior poder preditivo sobre as 50 respostas dos organismos às variações ambientais. 51

Um componente importante, porém, largamente negligenciado em 52 estudos funcionais em nível de comunidades, é que a variação intraespecífica 53 pode ter origem na dioecia. Plantas dioicas são aquelas que apresentam ao 54 menos alguns indivíduos em uma população com somente flores pistiladas ou 55 somente flores estaminadas (Gurevitch et al., 2012). A teoria ecológica 56 57 comumente foca em prever a dinâmica das abundâncias espécies sem levar em conta a variação fenotípica (Bolnick et al., 2011). No entanto, há muito tempo os 58 ecólogos sabem que sexo é um importante componente da variação fenotípica 59 com potencial de alterar os parâmetros demográficos e, dessa forma, as 60 abundâncias das espécies (Bolnick et al., 2011). Florestas tropicais podem ter 61 62 uma proporção relativamente alta de espécies dioicas (Matallana et al., 2005), especialmente nos estágios iniciais da sucessão (Réjou-Méchan e Cheptou, 63 64 2015). Entender a magnitude da variação funcional de espécies dioicas em sistemas tropicais permitirá avançar no entendimento de como a variação 65 intraespecífica influencia o funcionamento e a organização de comunidades. 66

67 Gradientes topográficos permitem um grande poder experimental ao 68 pesquisador. Amostrar ao longo do espaço em gradientes que representam

processos de interesse é uma forma de conduzir experimentos mensurativos 69 70 (sensu Hurlbert, 1984) envolvendo populações naturais sem as restrições típicas de experimentos controlados, como o baixo tamanho de amostra (Legendre e 71 De Cáceres, 2013). Ao estudar um gradiente de altitude, pode-se mais facilmente 72 mensurar os diferentes padrões ambientais que ocorrem na natureza (Harrison 73 74 et al., 1989; Diaz et al., 1998). Em regiões montanhosas, as variáveis físicas como temperatura, umidade do ar, luminosidade, precipitação, velocidade do 75 vento e características do solo mudam ao longo do gradiente e, por 76 77 consequência, os seres vivos são influenciados por essas variações (Lacerda, 2001). Em regiões tropicais, se observa a tendência na diminuição do tamanho 78 79 das plantas em altitudes mais elevadas (Ackerly et al., 2001; Lacerda, 2001). Dessa forma, pode-se considerar o crescimento relativo como uma medida de 80 81 desempenho de organismos em populações vegetais (Lambers et al., 2008). Assim, é possível entender a variação intraespecífica em gradientes como a 82 83 variação no atributo de um dado traço em função da variação em algum gradiente de interesse. 84

A variação nos atributos em função de gradientes ambientais pode ser 85 feita com base na média do atributo ou na variação dele. Dessa forma, 86 Community Weighted Means correlation (CWM) é um cálculo bastante utilizado 87 por conseguir mensurar as múltiplas facetas existentes na estrutura funcional de 88 uma comunidade (de Bello et. al., 2013). O cálculo pode ser facilmente adaptado 89 para o estudo de populações utilizando atributos de indivíduos em populações e 90 as taxas de crescimento desses indivíduos (Díaz e Cabido, 1997; Pillar et al., 91 92 2009).

A espécie que utilizamos como modelo para este estudo é Myrsine 93 coriacea (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult. Ela é considerada uma espécie pioneira, 94 facilitadora e amplamente distribuída nas formações florestais brasileiras, 95 96 principalmente na Floresta Atlântica (Freitas e Carrijo, 2008; Begnini e Castellani, 2013; Freitas e Kinoshita, 2015). Essa espécie é encontrada em diversas 97 98 formações distintas, principalmente em áreas abertas e bordas florestais (Freitas e Carrijo, 2008; Freitas e Kinoshita, 2015), com ocorrência nos estados do 99 100 Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Minas Gerais, Paraná, Rio Grande do 101 Sul e Santa Catarina (Freitas e Kinoshita, 2015). Conhecida popularmente por 102 Copororoca, M. coriacea é dioica, arbórea, de pequeno a médio porte,

pertencente à família Primulaceae, gênero Myrsine (Flores et al., 2015). Vale 103 ressaltar que o gênero Myrsine é o principal da família Primulacea nas florestas 104 105 brasileiras, mas é possível também encontrá-lo na literatura como gênero Rapanea devido a divergências taxonômicas entre pesquisadores (Souza e 106 107 Lorenzi, 2012). Seu período de floração ocorre entre maio e junho, enguanto que a frutificação se dá entre outubro e dezembro (Carvalho, 2003; Begnini e 108 Castellani, 2013). A dispersão dessa espécie é realizada principalmente por aves 109 e mamíferos, em especial pelas espécies de aves Tangara cyanocephala, 110 111 Dacnis cayana e Elaenia sp. (Begnini e Castellani, 2013).

O presente estudo visa entender padrões de variação funcional 112 113 intraespecíficas da espécie Myrsine coriacea (Figura 1) em diferentes fases 114 fenológicas ao longo de um gradiente altitudinal. Valores baixos de SLA indicam 115 presença de estresses relacionados à disponibilidade de recursos, enquanto valores altos estão relacionados com maiores disponibilidades de recursos e 116 117 sombreamento (Martins et al., 2015). Espera-se, portanto, que o gradiente altitudinal imponha restrições à estrutura funcional (CWM-SLA) nas populações 118 119 de Myrsine coriacea. Além disso, espera-se que esse efeito se dê de forma 120 diferencial a indivíduos masculinos e femininos, com indivíduos femininos sendo os mais afetados pelo gradiente. Estudar os traços funcionais de uma espécie 121 nativa e pioneira, como a Myrsine coriacea, é de extrema importância para 122 entender sua plasticidade de se estabelecer em diferentes habitats. 123

- 124
- 125 2. MATERIAL E MÉTODOS
- 126

127 2.1. Área de estudo

128

O estudo foi realizado em fragmentos de Mata Atlântica em nove 129 130 municípios do Estado do Espírito Santo, Brasil, os quais estão dispostos em gradiente de altitude, da seguinte forma: Dores do Rio Preto (20°28S 41°49'W), 131 1774 m; Domingos Martins (20°24'S 41°01'W), 1302 m; Castelo (20°31'S 132 41°05'W), 1158 m; lúna (20°22'S 41°28'W), 1093 m; Mimoso do Sul (20°55'S 133 41°32'W), 917 m; Vargem Alta (20°37'S 40°58'W), 863 m; Venda Nova do 134 Imigrante (20°23'S 41°11'W), 851 m; Alegre (20°37'S 41°23'W), 752 m; Mugui 135 (20°55'S 41°26'W), 639 m (figura 1). As coordenadas supracitadas foram obtidas 136

no centro de cada população, com a utilização do GPS (Garmin, GPSMAP 64S).

138 Os locais estudados estão representados na Figura 2.

139

140 2.2. Procedimentos de Amostragem

141

O trabalho foi realizado com os dados coletados por Valente (2016) nos 142 nove municípios do Estado do Espírito Santo, Brasil. Em cada um desses locais, 143 foi estudada uma população de M. coriacea com doze indivíduos marcados em 144 145 cada população, correspondentes a seis machos e seis fêmeas. As coletas dos 146 dados foram realizadas no intervalo de quatro meses de forma a abranger as 147 três fases do ciclo fenológico da espécie (vegetativo, floração e frutificação) entre dezembro de 2015 e novembro de 2016. A marcação dos indivíduos foi realizada 148 149 durante no período de floração, quando se pode identificar estames, em indivíduos machos, e pistilos, em fêmeas. 150

151 Os dados de crescimento relativo do caule e foliares foram obtidos durante as três fases fenológicas. O crescimento relativo do caule foi obtido com a 152 153 observação de bandas dendrométricas dispostas na altura do peito de acordo 154 com (Keeland e Sharitz, 1993), dispostas na altura do peito. Posteriormente, a Taxa de Crescimento Relativo do Caule (TCR) foi obtida pela razão entre o 155 crescimento absoluto pelo diâmetro do caule. A área foliar foi obtida pela coleta 156 das folhas de dois ramos de cada indivíduo, e, posteriormente, foram 157 fotografadas e analisadas pelo software Image J (Rasband, 2004). Os ramos 158 foram secos em estufa a 60°C, até obter massa constante. Para determinação 159 160 da massa seca, foi utilizada uma balança analítica. A área foliar específica (SLA) 161 foi calculada pela razão entre área foliar e massa seca das folhas.

162

163 2.3. Análises estatísticas

164

Foi realizado o cálculo Community Weighted Means correlation (CWM) para os traços de área foliar específica (SLA) para as nove populações de *Myrsine coriacea*. A CWM é o cálculo da média balanceada pela abundância das espécies de uma dada área pela matriz de atributos das espécies componentes dessa área, sendo a matriz resultante composta pelos atributos por unidade amostral (Kleyer et al., 2012; Hulshof et al., 2013; Li et al., 2017).

O cálculo da CWM pode ser expresso por: CWM_k = $\sum_{aikt_{ik}}$, em que i 171 172 corresponde às espécies, aik corresponde à abundância relativa da espécie i na parcela k, e t_{ik} é atributo médio da espécie i na parcela k (Hulshof et al., 2013). 173 174 Aqui, esse cálculo foi adaptado para as análises funcionais de populações da seguinte forma: ao invés de abundância, foi utilizada a Taxa de Crescimento 175 Relativo do Caule (TCR) como medida de desempenho; ao invés de 176 comunidades, espécies; e, ao invés de espécies, indivíduos. Posteriormente, 177 foram realizadas regressões lineares entre altitude e CWM-SLA para todas as 178 179 populações (masculinos e femininos juntos) e para masculinos e femininos em separado, considerando as três fases fenológicas: vegetativa, floração e 180 181 frutificação.

Foi realizada regressão linear entre TCR e SLA, para verificar a dependência entre a medida de desempenho e o traço analisado, entre o valor de CWM-SLA e elevação topográfica, para entender como a estrutura funcional muda com altitude. Isso foi feito para indivíduos masculinos e femininos nas três fases fenológicas. *Boxplots* foram utilizados para análise da distribuição dos dados. O valor do p - value adotado foi de p < 0,05. As analises foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team, 2012).

189

190 3. RESULTADOS

191

Observou-se uma diminuição significativa da CWM-SLA com o aumento 192 altitude CWM-SLA (r²=0.6385, p=0.05976; fig. 3). Ao considerar da 193 separadamente os indivíduos femininos e masculinos, também houve 194 diminuições significativas, com os seguintes resultados: femininos CWM-SLA 195 (r²=0.71560, p =0.002494; Fig. 4) e masculinos CWM-SLA (r²= 0.4218, 196 p=0.03468; Fig. 5). Essa relação negativa significativa se manteve para os 197 198 indivíduos femininos independentemente da fase fenológica da seguinte forma: vegetativa CWM-SLA ($r^2 = 0.412$, p = 0.037; fig. 6); floração CWM-SLA ($r^2 =$ 199 0.7012, p = 0.002984; Fig. 7); frutificação CWM-SLA ($r^2 = 0.554$, p = 0.01299; 200 Fig. 8). Para os indivíduos masculinos, no entanto, isso foi verdadeiro apenas na 201 fase vegetativa, com CWM-SLA ($r^2 = 0.5019$, p = 0.01965; Fig. 9), enquanto que 202 nas outras fases os valores não foram significativos: floração CWM-SLA (r² = 203 0.08793, p = 0.2249; fig. 10) e frutificação CWM-SLA (r²= -0.09649, p = 0.6033; 204

fig. 11). Ao comparar todos os indivíduos em todas as populações, pode-se perceber que houve relação positiva significativa entre TCR e SLA ($r^2 = 0.01001$, p= 0.0472; Fig. 12).

Os *Boxplots* (Figura 13) demostraram maior amplitude de variação da SLA na população de Dores do Rio Preto, a qual se encontra em maior altitude, e menor amplitude de variação do traço na população de Muqui, a mais baixa analisada. Pode-se perceber, portanto, o aumento dessa variação conforme o aumento da altitude nas populações de *Myrsine coriacea*.

213

214 **4. DISCUSSÃO**

215

216 Demonstrou-se que a estrutura funcional (CWM-SLA) da espécie dioica 217 Myrsine coriacea é fortemente dependente da fenologia e do sexo. A ecologia funcional tem como premissa fundamental a ideia de que traços afetarão o 218 219 desempenho dos organismos (McGill et al., 2006). Porém, isso vem sendo feito sem consideração sobre as diferenças dentro de espécie, ou seja, dentro e entre 220 221 populações (Bolnick et al., 2011). Sexo é uma importante fonte de variação 222 dentro de espécie e comunidades tropicais podem ter uma grande proporção de espécies deioicas (Matallana et al., 2005). Vários estudos têm discutido como a 223 variação intra-específica em populações pode afetar a estrutura funcional de 224 225 comunidades (Bolnick et al., 2011; Jung et al. 2010; Hulshof et al. 2013). A premissa de que todos os indivíduos da mesma espécie são efetivamente 226 intercambiáveis, comumente utilizada em estudos de ecologia funcional (Bolnick 227 228 et al., 2011), não pode ser assumida. Nossos dados dão suporte empírico, para 229 sistemas tropicais, de que diferenças de sexo importam para estrutura funcional de uma espécie de ampla distribuição. 230

No gráfico de regressão entre TCR e SLA (Fig. 12), é possível perceber 231 232 que há uma relação de dependência entre as duas variáveis, o TCR foi uma variável eficaz para medir o desempenho em populações. O TCR, portanto, foi 233 uma medida de desempenho eficaz para as análises de CWM-SLA. Essa relação 234 entre TCR e SLA também foi relatada por Missio et al. (2017), os quais também 235 236 relacionaram a SLA com a capacidade fotossintética, absorção de carbono e longevidade. A menor razão CWM-SLA encontrada em decorrência do gradiente 237 238 altitudinal (Fig. 3) pode ser explicada pelo aumento da exposição das plantas à

luz solar em ambientes mais elevados (Ackerly et al., 2001). Vários trabalhos
indicam essa relação de decréscimo da SLA com o aumento da incidência
luminosa devido ao aumento da taxa fotossintética (Veneklaas e Poorter, 1998;
Kenzo et al., 2015; Souza et al., 2017). Com o aumento da luminosidade, ocorre
maior assimilação de fotoassimilados, sobretudo carbono (Souza et al., 2017).
Assim, quanto maior é a concentração de fotoassimilados na estrutura foliar,
maior é a massa seca, e, consequentemente, menor a razão SLA.

Essa diminuição da CWM-SLA com o aumento da altitude sugere a 246 247 existência de pressões ambientais sobre as populações de Myrsine coriacea 248 estudadas. De acordo Veneklaas e Poorter (1998), Walters & Reich (1999), 249 Reich et al. (2003) e Martins et al. (2015), isso pode ser explicado pois espécies 250 mais propícias a ambientes de sombra costumam ter a razão SLA mais alta que 251 as plantas mais tolerantes a luz solar. Além disso, espécies pioneiras, assim como Mysine coriacea, tende a ser mais tolerantes à luz, devendo assim ter 252 253 valores de SLA mais baixos e crescimento rápido (Veneklaas e Poorter, 1998). No entanto, elas também possuem crescimento rápido quando há baixa 254 255 disponibilidade de luz, devido à maior assimilação de nutrientes quando 256 comparadas com plantas sucessionalmente tardias (Tilman, 1985; Veneklaas e Poorter, 1998). O padrão geral de SLA encontrado, portanto, corrobora com o 257 esperado de uma espécie pioneira em ambientes de maior incidência luminosa. 258

A redução da CWM-SLA observada entre os indivíduos de acordo com o 259 sexo (feminino, Fig. 4; masculino, Fig. 5), demonstrou que indivíduos femininos 260 possuem menor SLA quando comparadas com plantas masculinas ao longo do 261 262 gradiente, com evidentes reduções durante a floração e frutificação (fig. 6; fig. 7; fig. 8; fig. 9; fig. 10; fig. 11). No período vegetativo, tanto os indivíduos masculinos 263 quanto femininos investiram, principalmente, no crescimento estrutural, além da 264 produção de reservas energéticas para reprodução (Matter et. al., 2004). Já as 265 266 plantas femininas, necessitam de mais investimentos em biomassa para produzirem uma reserva energética suficiente para alocação de nutrientes 267 durante o período reprodutivo (Herms & Mattson; 1992; Matter, et. al., 2004; 268 269 Barrett & Hough, 2013). Desse modo, pode-se dizer que os indivíduos femininos 270 produzem mais biomassa para produção de sementes e frutos, o que explica os 271 menores valores de CWM-SLA das plantas femininas no período de floração e 272 de frutificação ao longo do gradiente, enquanto que nos indivíduos masculinos

273 não foram obtidos resultados significativos durante essas duas fases274 fenológicas.

Esse padrão está de acordo com os resultados obtidos de Valente (2016) 275 276 ao comparar as diferenças no dimorfismo sexual em traços funcionais nas 277 mesmas populações de Myrsine coriacea. Valente (2016) também encontrou diferencas significativas apenas nas fases de floração e frutificação, e constatou 278 a ocorrência de maior investimento dos indivíduos masculinos em crescimento 279 na fase vegetativa, enquanto que nos femininos foi verificado maior investimento 280 281 em compostos fenólicos, clorofila e maior eficiência fotossintética. Ao acumular 282 mais carbono, Herms e Mattson (1992) relatam a tendência das plantas 283 femininas na obtenção de maior capacidade de defesa contra predadores 284 quando comparadas com plantas masculinas, isso devido à maior produção de 285 metabólitos foliares de defesa, os quais dificultam a herbivoria. As plantas femininas, portanto, tendem a ser mais capazes de resistir às adversidades 286 287 ambientais do que as plantas masculinas.

288 A maior amplitude de variação do traço observada na população de Dores 289 do Rio Preto, região mais elevada, e menor amplitude de variação em Muqui, 290 região de menor elevação estudada (Fig. 13), confirmam maior heterogeneidade do traço em altitudes mais elevadas, quando comparadas com regiões de 291 altitudes intermediárias. Observa-se na Figura 13 que há um padrão de aumento 292 dessa heterogeneidade com o aumento da altitude. Além do aumento da 293 294 luminosidade em gradientes altitudinais, as regiões de topo costumam também concentrar menos nutrientes devido a processos de lixiviação (Werner e 295 296 Homeier, 2014; Nettesheim et al., 2018), o que torna esses locais mais aptos a estresses ao comparados com regiões de altitudes intermediárias. 297

298

299 **5. CONCLUSÃO**

300

Demonstrou-se que fenologia e o sexo afetam a estrutura funcional de populações de *M. coriacea* em um gradiente altudinal, com plantas femininas tendo seu desempenho mais afetado que as plantas masculinas. Sugere-se que comunidades com maior proporção de plantas dioicas considerem o sexo e a fenologia como fatores importantes em determinar a estrutura funcional. Regiões mais elevadas obtiveram menores SLA, e também maior amplitude de variação

do traço funcional, o que pode estar relacionado com o aumento de luminosidade
e redução da fertilidade em regiões de topo. Sugere-se que essa variação indica
que *M. coriacea* possui plasticidade de sobreviver em regiões diversas, e assim
pode ser uma ótima candidata a restaurar ambientes impactados em trabalhos
futuros. Além disso, os indivíduos femininos se mostraram com mais plasticidade
ao comparados aos masculinos, ao considerar todas as fases fenológicas.

313

314 6. REFERÊNCIAS

- Ackerly, D.D., Knight, C.A., Weiss, S.B., Barton, K., Starmer, K.P., 2002. Leaf
 size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody
 plants: Contrasting patterns in species level and community level
 analyses. Oecologia 130, 449–457. https://doi.org/10.1111/j.1479828X.2006.00594.x
- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G., Violle, C., 2011. When
 and how should intraspecific variability be considered in trait-based
 plant ecology? Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 13, 217–225.
 https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003
- Barrett, S.C.H., Hought, J., 2013. In Posidonia oceanica cadmium induces changes. J. Exp. Bot. 64, 67–82. https://doi.org/:10.1093/jxb/err313
- Begnini, 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. J. Trop. Ecol. 29, 391–399. https://doi.org/10.1017/S0266467413000400
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak,
 M., Volker, H.W.R., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D., 2011.
 Why intraspecific trait variation matters in community ecology Daniel.
 Trends Ecol Evol. 26, 183–192.
 https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009

335

336 Carvalho, P. E. R. 2003. Espécies Arbóreas Brasileiras. First ed. Brasília, BR.

De Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, C.H.A., Boulangeat, I., Mazel, F., W., T.,
2013. Hierarchical effects of environmental fi Iters on the functional
structure of plant communities: a case study in the French Alps. Adv.
Mater. Res. 629, 768–772. https://doi.org/10.1111/j.16000587.2012.07438.x

- De Paula, G.A.R., 2013. Perspectiva histórica e estudo de conceitos em
 ecologia funcional. Oecologia Aust. 17, 331–346.
 https://doi.org/10.4257/oeco.2013.1703.02
- Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and
 environmental filters at a regional scale. J. Veg. Sci. 9, 113–122.
 https://doi.org/10.2307/3237229
- Ferreira, E.A., Concenco, G., Silva, A.A., Reis, M.R., Vargas, L., Viana, R.G.,
 Guimaraes, A.A., Galon, L., 2008. Competitive potential of ryegras
 (Lolium multiflorum) biotypes. Planta Daninha 26, 261–269.
- Freitas, M.; Carrijo, T.T., 2008. A família Myrsinaceae nos contrafortes do
 maciço da Tijuca e entorno do jardim botânico do Rio de Janeiro,
 Brasil. Rodriguésia 54, 813–828.
- Freitas, M. de F., Kinoshita, L.S., 2015. Myrsine (Myrsinoideae- Primulaceae)
 no sudeste e sul do Brasil. Rodriguesia 66, 167–189.
 https://doi.org/10.1590/2175-7860201566109

Flores, T. B., Colletta, G. D., Souza, V. C., Ivanauskas, N. M., Rodrigues, R.
R. 2015. Guia ilustrado para identificação das plantas da Mata
Atlântica: legado das águas – Reserva Votorantim. First ed., São
Paulo, BR.

Garnier, E., Navas, M. L.; Grigulis, K. 2016. Plant Functional Diversity. First
 ed. Oxford, UK.

- Harrison, E.A., Blodwyn, B.M., Dueser, R.D., 1989. Community Dynamics and 363 Topographic Controls on Forest Pattern in Community dynamics and 364 topographic controls on forest pattern in Shenandoah National Park, 365 116, 366 Virginia. Bull. Torrev Bot. Club 1–14. https://doi.org/10.2307/2997104 367
- Herms, D.A., Mattson, W.J., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend.
 Q. Rev. Biol. 67, 283–335.
- Hulshof, C.M., Violle, C., Spasojevic, M.J., Mcgill, B., Damschen, E., Harrison,
 S., Enquist, B.J., 2013. Intra-specific and inter-specific variation in
 specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of
 species diversity across elevation and latitude. J. Veg. Sci. 24, 921–
 931. https://doi.org/10.1111/jvs.12041
- Hulbert, H., 1984. Pseudoreplication and the Design of Ecological Field
 Experiments. Ecol. Soc. Am. 52, 187–211.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., Muller, S., 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. J. Ecol. 98, 1134– 1140. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G.,
 Garnier, E., ..., Wirth, C., 2011. TRY a global database of plant traits.
 Glob. Chang. Biol. 17, 2905–2935. https://doi.org/10.1111/j.13652486.2011.02451.x
- Keeland, B.D., Sharitz, R.R., 1993. Accuracy of tree growth measurements
 using dendrometer bands. Can. J. For. Res. 23, 2454–2457.
 https://doi.org/10.1139/x93-304
- Kenzo, T., Inoue, Y., Yoshimura, M., Yamashita, M., Tanaka-Oda, A., Ichie,
 T., 2015. Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse
 Bornean tropical rain forest trees. Oecologia 177, 191–202.
 https://doi.org/10.1007/s00442-014-3126-0

391	Kleyer, M., Dray, S., Bello, F., Leps, J., Pakeman, R.J., Strauss, B., Thuiller,
392	W., Lavorel, S., 2012. Assessing species and community functional
393	responses to environmental gradients: Which multivariate methods? J.
394	Veg. Sci. 23, 805–821. https://doi.org/10.1111/j.1654-
395	1103.2012.01402.x
396	Lacerda, M. S. 2001. Composição Florística e Estrutura da Comunidade
397	Arbórea Num Gradiente Altitudinal da Mata Atlântica. Thesis, Unicamp,
398	Campinas, São Paulo, BR.
399	Lambers, H.; Chapin, F. S; Pons, T. L. 2008. Plant Physiological Ecology.
400	Second ed. New York, USA.
401	Legendre, P., De Cáceres, M., 2013. Beta diversity as the variance of
402	community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. Ecol. Lett.
403	16, 951–963. https://doi.org/10.1111/ele.12141
404	Li, W., Epstein, H.E., Wen, Z., Zhao, J., Jin, J., Jing, G., Cheng, J., Du, G.,
405	2017. Community-weighted mean traits but not functional diversity
406	determine the changes in soil properties during wetland drying on the
407	Tibetan Plateau. Solid Earth 8, 137–147. https://doi.org/10.5194/se-8-
408	137-2017
409	Martins, A.C.F., Schiavini, I., Araújo, G.M. de, Lopes, S. de F., 2015.
410	Capacidade Adaptativa De Espécies Do Cerrado Utilizadas Em Áreas
411	De Recuperação Ambiental1. Rev. Árvore 39, 543–550.
412	https://doi.org/10.1590/0100-67622015000300015
413	Matallana, G., Wendt, T., Araujo, D.S.D., Scarano, F.R., 2005. High
414	abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. Am. J.
415	Bot. 92, 1513–1519. https://doi.org/10.3732/ajb.92.9.1513
416	Matter, U.F., Silva, C.J., Cazetta, J.O., 2004. Alocação de fotoassimilados em
417	milho submetido a diferentes proporções de folhas e grãos. Ceres 51,
418	741–753.

- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding
 community ecology from functional traits. Trends Ecol. Evol. 21, 178–
 185. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002
- Missio, F. de F., Da Silva, A.C., Higuchi, P., Longhi, S.J., Brand, M.A., Rios,
 P.D., Rosa, A.D., Buzzi Junior, F., Bento, M.A., Gonçalves, D.A.,
 Loebens, R., Pscheidt, F., 2017. Atributos funcionais de espécies
 arbóreas em um fragmento de floresta Ombrófila mista em Lages-SC.
 Cienc. Florest. 27, 215–224. https://doi.org/10.5902/1980509826460
- Nettesheim, F.C., Garbin, M.L., Rajão, P.H.M., Araujo, D.S.D., Grelle, C.E.V.,
 2018. Environment is more relevant than spatial structure as a driver
 of regional variation in tropical tree community richness and
 composition. Plant Ecol. Divers. 00, 1–15.
 https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1473520
- Pillar, V.D., Duarte, L.D.S., Sosinski, E.E., Joner, F., 2009. Discriminating
 trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological
 community gradients. J. Veg. Sci. 20, 334–348.
 https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05666.x
- 436 Prado-Junior, J., Schiavini, I., Vale, V., Lopes, S., Arantes, C., Oliveira, A.P.,
 437 2015. Functional leaf traits of understory species: strategies to different
 438 disturbance severities. Brazilian J. Biol. 75, 339–346.
 439 https://doi.org/10.1590/1519-6984.12413
- Poorter, H., Veneklaas, E.J., 1998. Growth and carbon partitioning of tropical
 tree seedlings in contrasting light environments. in: Inherent Variation
 in Plant Growth: Physiological Mechanisms and Ecological
 Consequences. pp. 41–60.
- Ramírez-Valiente, J.A., Center, A., Sparks, J.P., Sparks, K.L., Etterson, J.R.,
 Longwell, T., Pilz, G., Cavender-Bares, J., 2017. Population-Level
 Differentiation in Growth Rates and Leaf Traits in Seedlings of the
 Neotropical Live Oak Quercus oleoides Grown under Natural and

- 448 Manipulated Precipitation Regimes. Front. Plant Sci. 8, 1–14.
 449 https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00585
- 450 Rasband W. 2004. ImageJ: Image Process and Analysis in Java. Natl. Inst.
 451 of Health, Bethesda (MD).
- Reich, P.B., Wright, I.J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters,
 M.B., 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits,
 Spectra, and Strategies Source: International Journal of Plant
 Sciences, Vol. 164, No. S3, Evolution of Functional Traits in Plants
 (May 2003), pp. S143-S164 Published by: The University of. Int. J.
 Plant Sci. 164, S143–S164. https://doi.org/10.1016/j.cyto.2006.01.009
- 458 Réjou-Méchain, M., Cheptou, P.O., 2015. High incidence of dioecy in young
 459 successional tropical forests. J. Ecol. 103, 725–732.
 460 https://doi.org/10.1111/1365-2745.12393
- Shleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., 2010. A user's guide to
 functional diversity indices D. Ecol. Monogr. 80, 469–484.
 https://doi.org/10.1890/08-2225.1
- Souza, V.C., Lorenzi, H. 2012. Botânica Sistemática: Guia ilustrado para
 identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no
 Brasil, baseado em APG III. Third ed. São Paulo, Br.
- Souza, C.S. do C., dos Santos, V.A.H., Ferreira, M.J., Gonçalves, J.F. de C.,
 2017. Biomassa, Crescimento E Resposta Ecofisiológicas De Plantas
 Jovens De. Ciência Florest. 27, 557–569.
- Tilman, D., 1985. The University of Chicago The Resource-Ratio Hypothesis
 of Plant Succession. Am. Nat. 125, 827–852.
 https://doi.org/10.1086/521238
- Tilman, D., 2001. Functional Diversity. Encycl. Biodivers. 3, 109–120.

- Valente, C. S. 2016. Diversidade funcional de uma espécie arbórea dioica
 (Myrsine coriacea) em fragmentos de Floresta Atlântica: Efeito do
 dimorfismo sexual e da fenologia Diversidade funcional de uma
 espécie arbórea dioica (Myrsine coriacea) em fragmentos de Floresta
 Atlântica. 2017. Thesis, Universidade Federal do Espírito Santo,
 Alegre, Espírito Santo, BR.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier,
 E., 2007. Let the concept of trait be functional! Cyrille. Oikos 116, 882–
 892. https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung,
 V., Messier, J., 2012. The return of the variance: Intraspecific variability
 in community ecology. Trends Ecol. Evol. 27, 244–252.
 https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014
- Walters Michael, B., Reich Peter, B., 1999. Low-light carbon balance and
 shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous
 and broad-leaved evergreen species differ? New Phytol. 143, 143–
 154.
- Werner, F.A., Homeier, J., 2014. Is tropical montane forest heterogeneity
 promoted by a resource-driven feedback cycle? Evidence from nutrient
 relations, herbivory and litter decomposition along a topographical
 gradient. Funct. Ecol. 29, 430–440. https://doi.org/10.1111/13652435.12351
- Zuo, X., Yue, X., Lv, P., Yu, Q., Chen, M., Zhang, J., Luo, Y., Wang, S., Zhang,
 J., 2017. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation
 on community trait responses to restoration of a sandy grassland
 ecosystem. Ecol. Evol. 7, 1125–1134.
 https://doi.org/10.1002/ece3.2711



Figura 1 – Indivíduo de *Mysine coriacea* fotografado em campo no Parque Nacional do Caparaó.



Figura 2 – Área de estudo marcada em cinza escuro, o mapa da esquerda com a localização do Espírito Santo (ES) no mapa do Brasil, e o mapa da direita indicando os municípios onde se encontram as populações de *Myrsine coriacea*: Muqui (a); Alegre (b); Venda Nova do Imigrante (c); Vargem Alta (d); Mimoso do Sul (e); Iúna (f); Castelo (g); Domingos Martins (h); Dores do Rio Preto (i).



Figura 3 – Regressão linear da CWM-SLA de todos os indivíduos analisados com aumentos da altitude (r²= 0.6385, p=0.05976).



Figura 4 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos femininos ($r^2=0.71560$, p = 0.002494).



Figura 5 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos masculinos (r²= 0.4218, p= 0.03468).



Figura 6 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos femininos no período vegetativo ($r^2 = 0.412$, p = 0.037).



Figura 7 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos femininos no período de floração ($r^2 = 0.7012$, p= 0.002984).



Figura 8 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos femininos no período de frutificação ($r^2 = 0.554$, p = 0.01299).



Figura 9 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos masculinos no período vegetativo ($r^2 = 0.5019$, p = 0.01965).



Figura 10 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos masculinos no período de floração ($r^2 = 0.08793$, p = 0.2249).



Figura 11 – Regressão linear da CWM-SLA dos indivíduos masculinos no período de frutificação ($r^2 = -0.09649$, p = 0.6033).



Figura 12 – Regressão linear demostrando a relação entre crescimento relativo do Caule (TCR) e Área foliar específica (SLA) ($r^2 = 0.01001$, p = 0.0472).



Figura 13 – *Bloxplots* demostrando a variação da distribuição dos dados nas nove populações de *Myrsine coriacea* no gradiente altitudinal. As populações estão dispostas em ordem crescente de altitude na seguinte forma: Muqui (a); Alegre (b); Venda Nova do Imigrante (c); Vargem Alta (d); Mimoso do Sul (e); Iúna (f); Castelo (g); Domingos Martins (h); Dores do Rio Preto (i).