

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO –
UENF CENTRO DE BIOCÊNCIAS E BIOTECNOLOGIA – CBB
LABORATÓRIO DE CIÊNCIAS AMBIENTAIS – LCA**

EMANUELLE GONÇALVES CABRAL

**FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL E O SEU IMPACTO NA ECOLOGIA
FUNCIONAL DE JUVENIS DE *Euterpe edulis* Mart.**

**CAMPOS DOS GOYTACAZES, RJ
JULHO – 2025**

EMANUELLE GONÇALVES CABRAL

**FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL E O SEU IMPACTO NA ECOLOGIA
FUNCIONAL DE JUVENIS DE *Euterpe edulis* Mart.**

**Dissertação apresentada ao Centro de
Biociências e Biotecnologia da Universidade
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro
como parte das exigências para a obtenção do
título de Mestre em Ecologia e Recursos
Naturais.**

Orientadora: Dr^a Angela Pierre Vitória

Coorientador: Dr^o Marcelo Schramm Mielke

CAMPOS DOS GOYTACAZES, RJ

JULHO – 2025

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pela autora

C117 Cabral, Emanuelle Gonçalves.

Fragmentação florestal e o seu impacto na ecologia funcional de juvenis de *Euterpe edulis* Mart. / Emanuelle Gonçalves Cabral. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2025.

60 f.

Bibliografia: 46 - 54.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2025.

Orientadora: Angela Pierre Vitoria.

Coorientador: Marcelo Schramm Mielke.

1. Ecologia funcional. 2. Conservação. 3. Palmeiras. 4. Fragmentação de habitats.
I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

**FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL E O SEU IMPACTO NA ECOLOGIA
FUNCIONAL DE JUVENIS DE *Euterpe edulis* Mart**

EMANUELLE GONÇALVES CABRAL

**Dissertação apresentada ao Centro de
Biociências e Biotecnologia da Universidade
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro
como parte das exigências para a obtenção do
título de Mestre em Ecologia e Recursos
Naturais.**

Banca examinadora:

Dr^a Amanda Freitas Cerqueira – UESC

Dr^a Dulce Mantuano – UFRJ

Dr^o José Luiz Alves Silva,- UERJ

Dr^a Angela Pierre Vitoria – UENF (Orientadora)

Dr^o Marcelo Schramm Mielke – UESC (Coorientador)

Dedico esse trabalho aos meus pais, que sempre me incentivaram e ensinaram que a educação é o caminho. E à todas as meninas que um dia sonham em ser cientistas, vocês conseguem!

AGRADECIMENTOS

“A solidão, quando escolhida, é um luxo; mas a vida quando compartilhada, aumenta de sentido.” E o que seria de mim sem aqueles que compartilham a vida comigo e tornam a minha jornada a melhor possível?

Agradeço, primeiramente, à Deus e as forças maiores que me acompanham e me sustentam nos bons e maus momentos.

Agradeço, especialmente, aos meus maiores apoiadores e incentivadores, cujo o meu amor é incondicional. Eu poderia escrever um livro que não seria suficiente para expressar minha gratidão. À minha mãe, Neila, por ser minha inspiração, o meu porto seguro e me dar a certeza de que eu tenho um colo no qual eu sempre posso voltar e descansar. Ao meu pai, Cláudio, que mesmo com suas poucas palavras ao mesmo tempo que muitas, faz com que eu sinta saudade de estar por perto, mas que me impulsiona a seguir longe. Ao meu irmão, Matheus, o meu chato favorito, por todas as conversas, por todo amor e apoio. Às minhas tias, Neide e Leidice, que mesmo de longe, me apoiam e olham por mim. Aos meus filhotes de 4 patas, Hulk e Zeus, por me alegrarem e sempre se animarem com minha volta pra casa. Eu amo vocês!

Sou uma pessoa de poucos amigos e a vida adulta em conjunto com pós graduação as vezes é solitária, mas eu ofereço minha gratidão a todos que me ouviram, riram, choraram, contribuíram e me ampararam durante minhas crises e nessa jornada, vocês sabem quem são. Em especial, Natalia e Mariana, as irmãs que a vida me deu e Victória, a duplinha que a Biologia me presenteou. São longos anos de amizade, obrigada por serem um pedaço do meu lar mesmo que à distância, vocês tornam tudo mais fácil. Agradeço, também, à Jeniffer pela companhia diária, por dividir os choros, risadas e estresses no nosso Apartamento 201 e à Luiza, por acompanhar os meus surtos desde a seleção do mestrado com suas palavras de calma e seus milhões de conselhos sobre a pós-graduação, obrigada pelo carinho e amizade.

À Joana Abreu, com todo seu conhecimento e profissionalismo na psicologia, obrigada por exercer com maestria seu trabalho e auxiliar no cuidado da minha saúde mental nesta fase tão importante da minha vida.

À todas as versões do grupo de pesquisa em Ecofisiologia vegetal, foi ótimo poder aprender, rir e chorar com cada um de vocês. Obrigada por tornarem essa rotina um pouco menos cansativa e por contribuírem com meu crescimento profissional.

Ao Drº José Luiz pelo auxílio e entendimento das análises estatísticas.

Ao meu colega de profissão, Bruno Vilela, por ter cedido belíssimas fotos da nossa querida palmeira Juçara.

Ao meu coorientador Drº Marcelo Mielke e à Drª Amanda Cerqueira da Universidade Estadual de Santa Cruz, agradeço pela coleta, concessão dos dados e parceria. Obrigada por sempre estarem dispostos a tirarem minhas dúvidas e pelas diversas correções e conselhos sobre a minha dissertação.

À minha orientadora, Drª Angela Pierre Vitória, muito obrigada por estar presente em todos os momentos, por suprir todas as minhas demandas, pelos muitos conselhos e diversos puxões de orelha. Eu sinto que eu pude crescer e criar uma certa maturidade profissional nos últimos dois anos e sou extremamente grata a você por isso!

Aos membros da banca, por terem aceitado o convite e contribuírem para o enriquecimento desse trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, ao Laboratório de Ciências Ambientais e à Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. É uma honra poder adquirir mais um diploma através da educação pública de nível superior. Às universidades públicas, que existem e resistem!

À todos que, direta ou indiretamente, fizeram parte desta pesquisa e contribuíram para minha formação, muito obrigada!

“E a geada é inevitável. O outono vai acabar e o frio vai tomar conta. No entanto, assim como as primeiras manhãs de outono esperam pela geada, a geada espera pelo sol. E o sol é inevitável. Quando ele chega, não importa se choramos ou sofremos, não importa se fez frio ou perdemos alguém ou se sentimos a esperança escorrendo pelos dedos e achamos que não teria saída. Vai valer a pena.” – As primeiras manhãs de outono (Marcus Furlletti)

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	6
LISTA DE TABELAS	8
LISTA DE SIGLAS E ABREVIACÕES	9
RESUMO	10
ABSTRACT	12
1. INTRODUÇÃO	13
1.1	13
1.2	15
1.3	17
1.4	18
2. OBJETIVO	20
2.1 Objetivos específicos:	20
3. METODOLOGIA	21
3.1. Caracterização de <i>Euterpe edulis</i>	21
3.2. Áreas de estudo e período amostral	22
3.2.1. Condição natural	22
3.2.2. Condição experimental	23
3.3. Determinação dos atributos foliares e número amostral	24
3.4. Análise de dados	25
4. RESULTADOS	28
4.1. Condição experimental	28
4.2. Condição natural	27
5.	31
6.	36
7.	37
8.	46

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Figura conceitual sobre variação e covariação em razão do estresse ambiental. Fonte:Arquivo Pessoal..... 16
- Figura 2.** *Euterpe edulis* em diferentes estágios ontogenéticos. A) Semente e plântula. Fonte: Bruno Vilela; B) Juvenil I (estágio utilizado nesta pesquisa). Fonte: Amanda Cerqueira; C) Adulta. Fonte: Bruno Vilela..... 22
- Figura 3.** Bancadas cobertas com telas sombreadoras pretas do tipo sombrites (casas de sombra) de diversas camadas para simular 18 níveis de luz. Fonte: Amanda Cerqueira..... 24
- Figura 4.** Espaço de ordenação gerado pela análise de componentes principais (PCA) para tratamentos de transmitância de luz em condições experimentais em um gradiente da cor verde 63% (laranja claro), 43%, 29%, 15% e 2% (laranja escuro). Os espaços funcionais das duas matrizes de cobertura florestal diferem por: Alta cobertura florestal (linha reta) e Baixa cobertura florestal (linha tracejada). Siglas: AF: área foliar; DF: dureza foliar; EF: espessura foliar; MFE: massa foliar específica; IC: índice de clorofila; F_v/F_m : eficiência fotossintética; A_{max}/N : Assimilação máxima de carbono por nitrogênio; C/N: razão carbono-nitrogênio; $\delta^{13}C$: razão isotópica de carbono; $\delta^{15}N$: razão isotópica de nitrogênio..... 30
- Figura 5.** Rede de interação entre os atributos foliares com base nos valores significativos ($p < 0,05$) da matriz de correlação para cada transmitância de luz em cada uma das duas matrizes crescendo em fragmentos com cobertura florestal na paisagem contrastantes. Círculos azuis referem-se aos atributos morfológicos, círculos laranjas a C e N elementares e isotópicos e círculos verdes aos atributos fotossintéticos. Linhas azuis indicam correlações positivas e linhas vermelhas correlações negativas. Siglas dos atributos foliares: MFE: massa foliar específica; EF: espessura foliar; AF: área foliar; DF: dureza foliar; IC: índice de clorofila; C/N: razão carbono-nitrogênio; $\delta^{13}C$: razão isotópica de carbono; $\delta^{15}N$: razão isotópica de nitrogênio; F_v/F_m : eficiência fotossintética; A_{max}/N : Assimilação máxima de carbono por nitrogênio..... 31
- Figura 6.** Gráficos boxplots do índice de variação e covariação em razão da transmitância de luz e das matrizes A) Gráfico com boxplots referentes aos valores dos índices de variação em relação às transmitâncias de luz (%); B) Gráfico com boxplots referentes aos valores dos índices de covariação em relação às transmitâncias de luz (%); C) Gráfico com boxplots referentes aos valores dos índices de variação em relação às matrizes de cobertura florestal; D) Gráfico com boxplots referentes aos valores dos índices de covariação em relação às matrizes de cobertura florestal..... 32
- Figura 7.** Modelo linear de regressão entre os índices de Covariação (IC) e Variação (IV)...34

- Figura 8.** A análise de covariância (ANCOVA) para a razão isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) em relação as transmitâncias de luz (T%) e assimilação máxima de carbono (A_{max}) (**A e C**) e para razão isotópica de carbono em relação a assimilação máxima de carbono (**B**).....35
- Figura 9.** Espaço de ordenação gerado pela análise de componentes principais (PCA) para tratamentos de transmitância de luz em condições naturais em um gradiente da cor verde. Siglas: AF: área foliar; DF: dureza foliar; EF: espessura foliar; MFE: massa foliar específica; IC: índice de clorofila.....37
- Figura 10.** Espaço de ordenação gerado pela análise de componentes principais (PCA) para tratamentos de transmitância de luz em condições naturais (gradiente da cor verde) e experimentais (gradiente de cor laranja). Siglas: AF: área foliar; DF: dureza foliar; EF: espessura foliar; MFE: massa foliar específica; IC: índice de clorofila; F_v/F_m : eficiência fotossintética; A_{max}/N : Assimilação máxima de carbono por nitrogênio; C/N: razão carbono-nitrogênio; $\delta^{13}\text{C}$: razão isotópica de carbono; $\delta^{15}\text{N}$: razão isotópica de nitrogênio.....38

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Atributos foliares medidos em indivíduos de <i>E. edulis</i> e suas respectivas funções biológicas.....	27
Tabela 2. Atributos foliares mensurados para os indivíduos de condição experimental. Parte superior referente a plântulas que foram originadas a partir de matrizes de alta cobertura florestal e parte inferior para plântulas que foram originadas a partir de matrizes de baixa cobertura florestal. Letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as matrizes e letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as porcentagens de transmitâncias. Os dados para a análise estatística foram normalizados a partir da transformação boxcox e a significância foi obtida por ANOVA two way seguido do teste pós-hoc Teste de Tukey ($p < 0,05$). Valores correspondem a médias e desvios padrão obtidos para 10 amostras independentes. $\delta^{13}\text{C}$ = razão isotópica de carbono, $\delta^{15}\text{N}$ = razão isotópica de nitrogênio, C/N = razão carbono-nitrogênio, Amax/N = eficiência do uso de nitrogênio, AF = área foliar, EF = espessura foliar, MFE = massa foliar específica, DF = dureza foliar, IC = índice de clorofila e Fv/Fm = eficiência quântica máxima do fotossistema II.....	29
Tabela 3. (Anexo) Atributos foliares mensurados para os indivíduos de condição natural. Letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as porcentagens de transmitâncias. Os dados para a análise estatística foram normalizados a partir da transformação <i>boxcox</i> e a significância foi obtida por ANOVA two way seguido do teste <i>pós-hoc</i> Teste de Tukey ($p < 0,05$). Valores correspondem a médias e desvios padrão obtidos para 15 amostras independentes. AF = área foliar, EF = espessura foliar, DF = dureza foliar, MFE = massa foliar específica e IC = índice de clorofila. Fonte: Cerqueira et al., 2021.....	55

LISTA DE SIGLAS E ABREVIACÕES

AF - Área foliar

DF - Dureza foliar

3EF - Espessura foliar

MFE - Massa foliar específica

IC - Índice de clorofila

Fv/Fm - Eficiência quântica máxima do fotossistema II

Amax/N - Eficiência do uso de nitrogênio

C/N - Razão carbono-nitrogênio

C - Carbono

N - Nitrogênio

$\delta^{13}\text{C}$ - Razão isotópica de carbono

$\delta^{15}\text{N}$ - Razão isotópica de nitrogênio

DVP - Déficit de pressão de vapor

PCA - Análise multivariada de componentes principais

PC - Componente principal

ANOVA - Análise de variância

ANCOVA - Análise de covariância

Lm - Regressão linear

GLA - Gap light analyzer

PAR - Radiação fotossinteticamente ativa

MMA - Ministério do meio ambiente

UESC - Universidade Estadual de Santa Cruz

UFMS - Universidade Federal de Santa Maria

LABCEN - Laboratório de Pesquisas em Biotransformação de Carbono e Nitrogênio

RESUMO

Atributos funcionais são características morfo-fisio-fenológicas que podem impactar a aptidão do indivíduo através dos seus efeitos na sobrevivência, crescimento e reprodução. Em geral, em ambientes mais estressantes, os atributos tendem a variar conjuntamente (covariar), porém, ambientes menos estressantes permitem uma maior variação destes atributos. A fragmentação de habitats pode afetar diversas espécies, dentre elas, *Euterpe edulis*, palmeira nativa da Mata Atlântica em risco de extinção, que possui valor ecológico e econômico. Apesar de ser encontrada em ambientes que variam quanto à luminosidade, esta espécie apresenta maior ocorrência em ambientes de sub-bosque, uma vez que o excesso de luz causado pela abertura de grandes clareiras pode afetar a sua performance fisiológica e morfológica em crescimento e sobrevivência. O objetivo desta pesquisa foi determinar se a capacidade de *Euterpe edulis* se aclimatar a ambientes contrastantes em relação à disponibilidade de luz depende: 1) da condição ambiental prévia das plantas matrizes e/ou, 2) da variação e covariação de atributos foliares relacionados à fotossíntese e características estruturais da folha. Foram mensurados dez atributos foliares morfológicos e fisiológicos em folhas saudáveis de indivíduos de *E. edulis* no estágio ontogenético Juvenil I. Partimos do pressuposto de que a condição prévia das matrizes influenciaria a aclimação, de modo que indivíduos originados de matrizes de baixa cobertura florestal exibiriam respostas funcionais mais ajustadas ao gradiente de alta luminosidade; e que a alta disponibilidade de luz limitaria a capacidade fotossintética dos juvenis e seus atributos foliares apresentariam maior covariação e menor variação (*trade-off*). Nossos resultados mostram que existe influência da condição ambiental prévia das plantas matrizes para a covariação dos atributos, mas não para a variação dos mesmos frente ao gradiente de luz, e que os atributos variaram mais do que covariaram ao longo do gradiente de disponibilidade de luz. Entretanto, os indivíduos originados de matrizes de alta cobertura florestal apresentaram melhores ajustes à variação de luz. Aumento do índice de variação e declínio no índice de covariação foi observado, sugerindo *trade-off* entre variação e covariação dos atributos dos juvenis originados de indivíduos adultos em áreas de baixa cobertura florestal da paisagem. Concluímos que os juvenis de *E. edulis* são capazes de se aclimatar a diferentes condições de luz. Portanto, a intensidade de luz estudada não constituiu um fator limitante para sua presença em ambientes fragmentados, o que abre espaço para estudos que avaliem se outros processos ecológicos (como por exemplo dispersão, polinização ou outros) podem estar associados à ausência da espécie nesses ambientes. Esses resultados ampliam a compreensão sobre os

mecanismos de aclimação da espécie e fornecem subsídios para estratégias de conservação que considerem múltiplos fatores, além da luminosidade, na manutenção de populações de *E. edulis*. Do ponto de vista prático, sugere-se que sementes de *E. edulis* obtidas de matrizes crescendo em alta cobertura florestal sejam mais indicadas para plantio em regiões submetidas à maior variação de luz.

Palavras-chave: Ecologia funcional, conservação, palmeiras, fragmentação de habitats

ABSTRACT

Functional traits are morpho-physio-phenological characteristics that can influence individual fitness through their effects on survival, growth, and reproduction. In general, traits tend to co-vary under stressful environments, whereas less stressful conditions allow greater variation. Habitat fragmentation can affect several species, including *Euterpe edulis*, an endangered palm native to the Atlantic Forest with both ecological and economic importance. Although this species occurs in environments with contrasting light availability, it is more frequently found in understory conditions, since excessive light caused by large canopy openings may impair its physiological and morphological performance in terms of growth and survival. The aim of this study was to determine whether the ability of *E. edulis* to acclimate to contrasting light environments depends on: (1) the previous environmental condition of maternal plants and/or (2) the variation and covariation of leaf traits related to photosynthesis and leaf structural characteristics. Ten morphological and physiological traits were measured in healthy leaves of *E. edulis* individuals at the Juvenile I ontogenetic stage. We hypothesized that maternal environmental condition would influence acclimation, such that individuals originating from mothers in low-canopy cover areas would display functional responses better adjusted to high-light environments; and that high light availability would constrain photosynthetic capacity in juveniles, leading to greater covariation and reduced variation of leaf traits (a trade-off). Our results indicate that maternal environmental condition influenced trait covariation, but not trait variation across the light gradient, and that traits varied more than they co-varied along the gradient of light availability. However, individuals derived from high-canopy cover mothers exhibited better adjustments to light variation. An increase in the variation index and a decline in the covariation index were observed, suggesting a trade-off between trait variation and covariation in juveniles originating from adults in low-canopy cover areas. We conclude that *E. edulis* juveniles are capable of acclimating to different light conditions. Therefore, light intensity did not act as a limiting factor for their occurrence in fragmented environments, opening the possibility that other ecological processes (e.g., dispersal, pollination) may be associated with the absence of the species in these landscapes. These findings improve our understanding of acclimation mechanisms in *E. edulis* and provide insights for conservation strategies that consider multiple factors, beyond light availability, in maintaining viable populations. From a practical perspective, we suggest that seeds collected from high-canopy cover mothers are more suitable for planting in areas subjected to higher light variation.

Keywords: Functional ecology, conservation, high irradiance, palms, habitat fragmentation.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Atributos funcionais: variação e covariação em função das mudanças ambientais

Características morfológicas, fisiológicas e fenológicas as quais podem ser mensuradas em um indivíduo, desde suas células até o organismo inteiro, podem ser denominadas atributos (Violle et al., 2007). Quando considerados atributos funcionais, essas características estão associadas à influências no crescimento, reprodução e/ou sobrevivência (*fitness*) de um indivíduo (Sultan, 1995; Navas e Garnier, 2002; Violle et al., 2007). Os atributos funcionais podem variar conforme a disponibilidade e o uso de recursos do ambiente, como luz, temperatura, água e nutrientes. A variação dos atributos funcionais pode estar relacionada com a plasticidade fenotípica, na qual um genótipo pode ser expresso de diferentes maneiras com a finalidade de ajustar suas características ao ambiente para que o organismo se ajuste em razão da heterogeneidade ambiental (Sultan, 2000). Bradshaw (1965) introduziu o termo "plasticidade" para ser utilizado em estudos com genótipos. Aqui, optamos por utilizar o termo "variação", uma vez que não estaremos trabalhando com genótipos idênticos.

A habilidade de moldar a expressão fenotípica das características pode ter relação com a variação ambiental ou a diferenciação genética (Hughes et al., 2008; Violle et al., 2012). Assim, a variação ambiental influencia a expressão fenotípica dos atributos funcionais. As condições climáticas, a disponibilidade de recursos e as interações ecológicas podem interferir na maneira que os atributos funcionais do indivíduo ou da espécie se expressam (Garnier et al., 2001; Albert et al., 2010). A diferenciação genética surge como uma forma de expressão fenotípica dos atributos funcionais e contribui para variabilidade e diversidade de características observadas nas comunidades (Hughes et al., 2008; Violle et al., 2011). A variação foliar permite que as plantas modifiquem características em resposta à disponibilidade de recursos. Variação fenotípica ser frequentemente limitada por fatores bióticos ou abióticos, a disponibilidade de luz em diferentes partes do dossel da floresta pode levar à expressão de diferentes fenótipos foliares (Sack et al., 2003). Além da diferenciação genética e da variação ambiental experimentada pelo indivíduo, as condições ambientais vivenciadas pelos progenitores também podem influenciar no hábito de vida dos descendentes, principalmente, quando em ambientes estressantes (Herman e Sultan, 2011; Pfennig, 2021; Matesanz et al., 2022). Esse fator, denominado variação transgeracional, pode ocorrer quando as plantas matrizes expostas a condições estressantes desenvolvem adaptações para melhorar a aptidão da prole nas mesmas condições (Matesanz, 2022). Esses descendentes, por sua vez, podem desenvolver características para lidar de maneira mais eficiente com as variações do ambiente (Martins-

Corder et al., 2006). Assim, a expressão fenotípica dos atributos funcionais é refletida em uma combinação da herança genética, interação ambiental e transmissão de estímulos através da ontogenia, o que resulta na variação fenotípica das formas de expressão de um genótipo em diferentes ambientes (Matesanz, 2022). As populações da espécie podem variar a sua resposta ao ambiente por meio das condições climáticas e recursos e isso pode gerar uma divergência populacional na expressão dos efeitos transgeracionais, tornando esse efeito comum, porém imprevisível (Matesanz, 2022; Latzel et al., 2023)

A alta densidade de ramos e folhas do dossel florestal permite a chegada de apenas uma pequena quantidade de luz no sub-bosque da floresta, o que pode comprometer o crescimento de diversas plântulas, as quais desenvolveram estratégias de sobrevivência neste ambiente (Claussen 1996; Nakazono et al., 2001). Contudo, no sub-bosque de fragmentos florestais localizados em paisagens com baixa cobertura florestal, as diferentes condições de disponibilidade de luz causadas pela maior abertura do dossel, podem levar à alterações foliares morfológicas, fisiológicas e anatômicas (Swaine e Whitmore, 1998; Westoby, 1998; Poorter e Bongers, 2006). Quando o filtro ambiental for de alta irradiância, a área foliar tende a diminuir à medida que adotam uma resposta alternativa para evitar a fotoinibição (Brown, 2019). Por conseguinte, a condutância estomática será reduzida para minimizar a transpiração e, portanto, a perda de água (Tholen et al., 2012). Quando a condutância estomática é alta, a planta tende a assimilar preferencialmente o carbono de menor massa, ou seja, C^{12} . Portanto, com a diminuição da condutância estomática, a planta passa a favorecer a assimilação e fixação do C^{13} , que é um isótopo de maior massa (Martinelli et al., 2009; Vitoria et al. 2016). Como respostas à alta irradiância, a planta investe em estrutura e composição da epiderme, com cutículas mais espessas e estruturas fotoprotetoras, além da presença de pigmentos que dissipam a energia luminosa e evitam danos causados ao fotossistema por superaquecimento das folhas (Vogelmann 1993; Brakker et al. 1993; Long et al., 1994; Martinelli et al., 2009).

Apesar dos fatores abióticos serem essenciais para a variação dos atributos funcionais, os fatores bióticos, como as interações ecológicas, podem influenciar estes atributos (Reese et al., 2016). As plantas investem em defesa contra herbivoria ao sintetizar taninos e produzir folhas mais espessas como formas de evitar interações negativas (Ricklefs, 2018). Assim, indivíduos ou espécies com estratégias adaptativas (respostas irreversíveis e que envolvam transmissão genética da característica), ou aclimatativas (respostas temporárias e reversíveis) distintas apresentam respostas variadas aos desafios ambientais, influenciando a composição e a estrutura das comunidades vegetais (Göldel et al., 2015). Compreender esses processos é essencial para esclarecer como as plantas respondem à variação na disponibilidade de luz e

como a integração foliar contribui para a diversidade funcional e adaptação em diferentes ambientes (Parent et al., 2008).

Além da variação, os atributos funcionais também podem estar integrados (covariando), principalmente em espécies tolerantes à sombra e em ambientes mais adversos, muitas vezes fragmentados e de alta irradiância (Yang et al. 2018). Indivíduos com atributos mais integrados muitas vezes podem responder melhor às variações ambientais e levar ao aumento da sobrevivência dos organismos em habitats mais adversos em relação àqueles mais favoráveis (Jónsdóttir e Watson, 1997; Meinzer, 2003; Gianoli, 2004). A covariação entre atributos funcionais pode ser positiva ou negativa. Quando dois ou mais atributos interligados aumentam ou diminuem simultaneamente, existe uma correlação positiva. Contudo, quando um aumenta e o outro diminui de maneira conjunta, essa correlação é negativa. Ambas, podem influenciar significativamente o desempenho das plantas (Falconer & Mackay 1996; Nicotra et al. 1997; Westoby e Wright, 2006; Gödel et al., 2015).

Ambientes fragmentados apresentam aumento da irradiância devido a diversos fatores, como os efeitos de borda (Laurance et al., 2007; Smith et al., 2023). Sabe-se que gradientes de irradiância e condições ambientais extremas alteram significativamente a covariação entre atributos funcionais (Poorter et al., 2009; Mason & Donovan, 2015; Laughlin et al., 2023). Dessa forma, é plausível que ambientes fragmentados com alta irradiância possam desencadear mudanças relevantes na integração funcional das plantas. Em resposta à fragmentação do habitat, a competição por luz tende a se intensificar, o que pode afetar a covariação entre atributos morfológicos e fisiológicos (Lande & Barrowclough, 1987; Blows, 2007). Além disso, alguns estudos sugerem que, em ambientes fragmentados, as plantas frequentemente exibem covariações específicas, por exemplo, o aumento da área foliar associado a alterações na eficiência fotossintética como estratégia para otimizar a captura de luz (Pinzón-Torres & Schiavinato, 2008; Mendes et al., 2013)

1.2 *Trade-off* entre variação e covariação de atributos

Os organismos desenvolvem diversas estratégias adaptativas e aclimatativas para se ajustar às condições ambientais, respondendo a variações que muitas vezes acarretam em custos (*trade-offs*), sejam eles estruturais ou fisiológicos. Esses *trade-offs* representam demandas conflitantes, onde a otimização de uma característica adaptativa pode implicar na redução de outra (Givnish, 1987). A variação e covariação dos atributos funcionais influenciam nestas estratégias, como a compensação de impactos na aptidão (Givnish, 1987; Westoby e Wright, 2006). A alocação de recursos para a produção de folhas mais espessas em ambientes mais

secos e de maior temperatura é um exemplo que pode resultar em custos para outras funções fisiológicas, como a taxa de crescimento (Givnish, 1987). Essa relação foi observada em comunidades de palmeiras ao longo de um gradiente altitudinal, onde atributos como área foliar, densidade estomática, espessura foliar, concentração de clorofilas e taxa máxima de transporte de elétrons variaram conforme a altitude, indicando ajustes morfofisiológicos às condições ambientais (Colmenares-Trejos et al., 2024). A variação e covariação dos atributos foliares em resposta a disponibilidade de luz no ambiente de crescimento refletem a capacidade das plantas de ajustar suas características funcionais para otimizar o desempenho em diferentes ambientes, ao mesmo tempo em que enfrentam *trade-offs* (Osnas et al., 2018). Em ambientes mais estressantes, como os de alta irradiância, os atributos foliares tendem a covariar e estar mais interligados, assim como a variação independente deles tende a diminuir. Entretanto, em ambientes favoráveis para a planta, a variação desses atributos tende a ser maior em relação a covariação (Figura 1). Esse padrão também pode ser observado em outras condições ambientais. Por exemplo, Emílio et al. (2021), analisando a influência da hidrologia na variação de atributos em palmeiras, concluíram que, apesar da ampla variabilidade observada, essa variação não resultou em um ajuste eficiente às condições hidrológicas locais (Emílio et al. 2021). Isso sugere que, em certos contextos, a variação dos atributos pode ocorrer sem uma resposta funcional clara ao ambiente, reforçando a complexidade das interações entre variação e covariação.

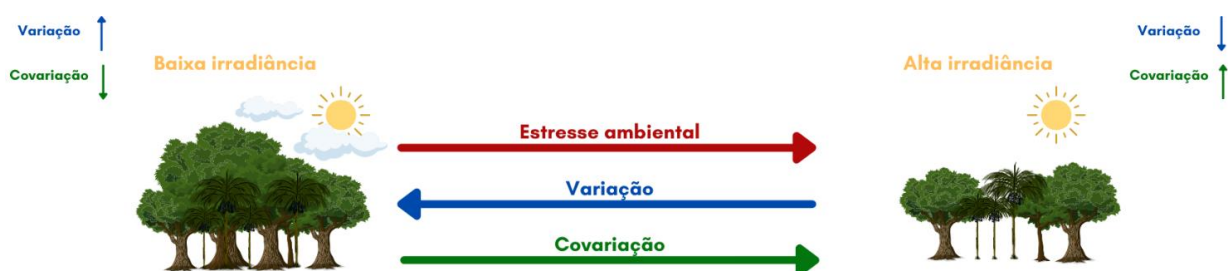


Figura 1. Figura conceitual sobre variação e covariação em razão do estresse ambiental. Fonte: Arquivo pessoal.

Pesquisas prévias sugerem que a maior covariação do fenótipo de um organismo poderia resultar em uma menor variação, pois atributos fenotípicos mais interligados poderiam limitar a variabilidade dentro da população (Schlichting, 1989; Gianoli, 2001 e 2004; Matesanz et al., 2010). No entanto, hoje observa-se também que a covariação fenotípica e a variação estão positivamente correlacionadas, desempenhando papéis complementares na adaptação das plantas ao ambiente (Godoy et al., 2012; Pireda et al., 2019; Matesanz et al., 2021; 2022; de Freitas et al., 2024). Este tema ainda se mostra contraditório na literatura, com relatos que

mostram *trade-off* entre variação e covariação, ausência de correlação entre variação e covariação, e variação e covariação aumentando conjuntamente.

Ainda que alguns dos estudos mencionados evidenciem a variação e covariação de atributos funcionais em palmeiras (Colmenares-Trejos et al., 2024; Emílio et al. 2021), a relação entre essas duas dimensões no contexto de *trade-off* ainda não foi explorada em profundidade.

1.3 Mata Atlântica: fragmentação e restauração

A Mata Atlântica é reconhecida como um dos três *hotspots* mundiais de biodiversidade mais vulneráveis às mudanças climáticas (Bellard et al., 2014). *Hotspots* são áreas geográficas que perderam 70% ou mais de sua vegetação primária e possuem um significativo número de espécies ameaçadas de extinção e alta porcentagem de espécies endêmicas (Myers et al., 2000). Devido à sua vasta extensão, que se estende do Nordeste ao Sul do Brasil, esse bioma enfrenta inúmeras ameaças decorrentes de atividades antrópicas ao longo dos séculos, desde a colonização do país pelos europeus (Colombo e Joly, 2010). Esse processo de ocupação ocorreu de maneira desordenada e pouco planejada, resultando na fragmentação de habitats e na subsequente conversão de áreas em zonas urbanas e agropecuárias (Colombo e Joly, 2010). Como consequência desse histórico de exploração, atualmente, a Mata Atlântica apresenta apenas 24% da sua cobertura vegetal original, sendo 12% de florestas no estágio sucessional de clímax e abriga um número significativo de espécies ameaçadas de extinção (Scarano e Ceotto, 2015; SOS Mata Atlântica, 2024).

A fragmentação da Mata Atlântica resulta na divisão de áreas contínuas de floresta em fragmentos menores e isolados, o que ocasiona uma série de consequências negativas para a biodiversidade (Tabarelli et al., 2010; Loyola, 2014; Scarano e Ceotto, 2015). A perda de habitat devido à fragmentação pode levar a um aumento da incidência de bordas florestais, que são áreas sujeitas a condições ambientais distintas das áreas internas da floresta. Esse evento acarreta na redução do tamanho populacional e, por consequência, na diminuição da diversidade genética, elevando o risco de extinção de diversas espécies endêmicas, além de impactar nos processos ecológicos fundamentais (Laurance et al., 2000; Loyola et al., 2014; Soares-Filho et al., 2014).

O relatório de restauração da organização governamental SOS Mata Atlântica, destaca a importância da Década da Restauração de Ecossistemas (2021-2030), conforme estabelecido pela Assembleia Geral das Nações Unidas (SOS Mata Atlântica, 2022). O relatório tem o

objetivo de promover a proteção e restauração de biomas ameaçados, com foco na Mata Atlântica, e contribui para os objetivos do acordo de Paris. No ano de 2022, foram introduzidas 44 milhões de árvores nativas em mais de 24 mil hectares, abrangendo 9 estados e 550 municípios (SOS Mata Atlântica, 2022). A restauração florestal concentra-se na reintegração de áreas florestais às suas funções originais, especialmente através do plantio de espécies nativas em remanescentes florestais (Francis, 2018). Devido a vasta extensão do bioma, existem espécies adequadas para as atividades de restauração, levando em consideração as variações de recursos e solos em diferentes localidades.

O reconhecimento de espécies-chave para a restauração, como espécies pioneiras, por exemplo, *Cecropia glaziovii* (Embaúba vermelha); secundárias iniciais, como *Erythrina speciosa* (Corticeira do banhado); tardias, como *Cedrela fissilis* (Cedro), e espécies como *Euterpe edulis* (Palmito-Juçara), destacam a diversidade de estratégias adotadas para promover o sucesso das iniciativas de recuperação e preservação dos ecossistemas associados à Mata Atlântica (Galvão e Medeiros, 2002). A conservação e restauração da Mata Atlântica com espécies nativas é crucial para mitigar os efeitos negativos da exploração e fragmentação, além de assegurar a sobrevivência a longo prazo da biodiversidade do bioma (Löbo et al., 2011; Loyola et al., 2014; Scarano e Ceotto, 2015).

1.4 *Euterpe edulis*: biologia e conservação

A família Arecaceae é composta por 252 gêneros e aproximadamente de 2.600 espécies (Dransfield et al. 2008). No Brasil ocorrem naturalmente 37 gêneros e cerca de 300 espécies (Flora do Brasil, 2020). Dentre essas, a *Euterpe edulis* Mart., que é popularmente conhecida como palmito juçara, uma espécie de palmeira nativa da Mata Atlântica. Os juvenis de *E. edulis* detém melhor adaptação à ambientes sombreados, nos quais há baixa radiação fotossinteticamente ativa (Alabarce, 2016; Cerqueira, 2021). Quando expostas ao pleno sol, o crescimento inicial da *E. edulis* e sua capacidade competitiva são comprometidos, contudo, a regeneração da espécie é beneficiada quando em níveis intermediários (20 a 30%) de luz solar total, por isso, é comumente encontrada em regiões de sub-bosque de mata com poucas clareiras (Nakanzono et al., 2001). A espécie é considerada importante na Mata Atlântica devido à sua grande importância ecológica e econômica. O palmito juçara é uma espécie chave para a manutenção da biodiversidade da Mata Atlântica, seus frutos são uma importante fonte de alimento para diversas espécies de animais, como aves, mamíferos e insetos (Galetti et al., 2009). A espécie desempenha um papel fundamental na regeneração da floresta, pois suas

sementes são dispersas por animais e germinam em locais sombreados e úmidos (Joly et al., 1999; Leal et al., 2021). Por se tratar de uma espécie com sementes recalcitrantes, ela tende a germinar a partir de 28% de umidade desde a dispersão (Reis et al., 1999; Martins-Corder, 2006).

Do ponto de vista econômico, a *E. edulis* é uma espécie de grande valor comercial, devido à exploração do seu meristema para produção de palmito, o que mata a planta, e ao uso dos frutos na produção de sucos, geleias e outros produtos alimentícios (Lorenzi et al., 2010; Schulz, 2016). No entanto, a exploração desordenada da espécie compromete a sua capacidade de regeneração, levando à uma redução drástica na natureza, sendo considerada atualmente como uma espécie ameaçada de extinção (MMA, 2014). Para garantir a conservação da *E. edulis*, é necessário conhecer seus atributos de ajuste a variações ambientais e limitantes de ocorrência para se adotar medidas de manejo sustentável da espécie. A conservação da *Euterpe edulis* requer estratégias integradas, como o manejo sustentável, o cultivo alternativo de espécies, como o palmito pupunha (*Bactris gasipaes*) e a utilização dos frutos do palmito juçara para produção de polpas, o que incentiva a sua exploração de maneira econômica e menos agressiva (Dorneles et al., 2013). Desta forma, sua exploração pode ocorrer de forma responsável e sem comprometer a sua sobrevivência na natureza, além de promover a recuperação de áreas degradadas e a conservação dos remanescentes florestais onde a espécie ocorre (MMA, 2014).

Frente ao exposto, é reconhecido que existem trabalhos envolvendo variação e covariação de atributos foliares para palmeiras, contudo, não há na literatura trabalhos específicos relacionados a *trade-off* entre variação e covariação (Bovi et al., 1990; Uzoo et al., 2002; Oda et al., 2023; Colmenares-Trejos et al., 2024). Cerqueira et al. (2025), sugere que a luz não é um fator que limita a ocorrência de *E. edulis* em ambientes fragmentados. Diante disso, partimos do pressuposto de que a origem das matrizes e a variação e covariação de atributos poderiam capacitar a espécie a lidar com a elevada transmitância de luz em ambientes altamente fragmentados e menos preservados.

Assim, formulamos as hipóteses de que: (1) a alta disponibilidade de luz limitaria a capacidade fotossintética dos juvenis e seus atributos foliares apresentariam maior covariação e menor variação (*trade-off*); e (2) a condição prévia das matrizes influenciaria a aclimação, de modo que indivíduos originados de matrizes de baixa cobertura florestal exibiriam respostas funcionais mais ajustadas ao gradiente de alta transmitância de luz.

A avaliação das características foliares e a análise das respostas ecofisiológicas à variação na disponibilidade de luz auxiliaram a testar essas hipóteses.

2. OBJETIVO

Determinar se a condição ambiental prévia das plantas matrizes, a variação e a covariação de atributos foliares são as responsáveis pela capacidade de *Euterpe edulis* se aclimatar a diferentes condições de disponibilidade de luz.

2.1 Objetivos específicos:

A partir dos atributos foliares: razão isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), razão isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$), razão carbono-nitrogênio (C/N), eficiência do uso de nitrogênio (A_{max}/N), área foliar (AF), espessura foliar (EF), massa foliar específica (MFE), dureza foliar (DF), índice de clorofila (IC) e eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) determinar:

- I. Se a cobertura florestal na paisagem influencia na variação e covariação dos atributos foliares citados acima.
- II. Se o local de ocorrência das plantas matrizes é importante para variação ou covariação desses atributos em relação ao gradiente de luz.
- III. Se existe presença ou ausência de *trade-off* entre variação e covariação dos atributos foliares.

3. METODOLOGIA

Este projeto foi desenvolvido com dados já coletados de indivíduos juvenis crescidos em gradientes de luz sob condições naturais e experimentais no sul da Bahia (15° 28'S e 39° 30'W) a partir de colaboração com a Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) (Cerqueira et al., 2021; 2022).

3.1. Caracterização de *Euterpe edulis*

A espécie *E. edulis* (Figura 2), é nativa da Mata Atlântica e apresenta distribuição geográfica no Sul, Sudeste e Nordeste do país, tendo como domínios fitogeográficos os biomas Cerrado e Mata Atlântica. Ocorre, principalmente, nos tipos vegetacionais de Floresta Ciliar e Floresta Ombrófila (Vianna, 2020). Costuma desenvolver-se em solos ricos em matéria orgânica e com alto índice de acidez, variando o pH entre 4,1 e 5,6 (Aguar, 1986). A palmeira possui estágios ontogenéticos bem delimitados: Plântula, Juvenil I, Juvenil II, Imaturo I, Imaturo II e Adultos (Reis et al. 1996; Silva et al. 2009). A fase juvenil I, caracterizada como sendo a fase em que o indivíduo apresenta de duas a quatro folhas e exibem menos de 0,15m de altura, é extremamente importante para a sua aclimação às variações ambientais, pois o indivíduo não possui mais reservas endospermicas (Cerqueira et al, 2021). Devido a intensa exploração da palmeira para a extração do seu principal produto, o palmito, em algumas regiões a espécie encontra-se em risco de extinção, o que impacta a sua sobrevivência e a de outras espécies que se alimentam dela (Vianna, 2020).



Figura 2. *Euterpe edulis* em diferentes estágios ontogenéticos. A) Semente e plântula. Fonte: Bruno Vilela; B) Juvenil I (estágio utilizado nesta pesquisa). Fonte: Amanda Cerqueira; C) Adulta. Fonte: Bruno Vilela.

3.2. Áreas de estudo e período amostral

3.2.1. Condição natural

As áreas que correspondem à condição natural são 15 fragmentos de Mata Atlântica localizados nos municípios de Una, Belmonte e Mascote, no Sul da Bahia (15° 28'S e 39° 30'W) e que apresentam entre 16% e 96% de cobertura florestal da paisagem. A vegetação da região é caracterizada como Floresta Tropical, e o tipo de clima é AF na classificação Köppen, quente e úmido e com temperatura média anual e precipitação de 25°C e 1200 mm, respectivamente (Mori et al. 1983; Thomas, 2003). O tipo de solo e topografia de todos os fragmentos florestais apresentaram características semelhantes (Thomas et al. 1998). Em cada fragmento florestal, foi realizado o método de busca ativa, e amostrados todos os indivíduos jovens de *E. edulis* encontrados, mantendo uma distância mínima de 30 m entre cada indivíduo amostrado. Foram amostrados em cada um dos 15 fragmentos de 10 a 20 indivíduos, totalizando 222 indivíduos (média \pm desvio padrão = $14,8 \pm 5,9$ indivíduos por fragmento florestal). A caracterização física dos fragmentos, como temperatura, umidade relativa do ar e déficit de pressão de vapor (DPV),

foi mensurada a partir de Sensores Hobo H8 Pro Series datalogger. As medidas da abertura de dossel e transmitância de luz (%) foram feitas a partir de uma câmera digital Nikon Coolpix 4300 equipada com lente olho de peixe e instalada acima de cada indivíduo jovem da *E. edulis* (Andrade et al., 2015). O software livre Gap Light Analyzer (GLA) (Frazer et al., 1999) foi utilizado para calcular a porcentagem de abertura do dossel, tendo uma variação de 3,9% a 5,4% nos fragmentos selecionados e a transmitância de luz (T%), que variou de 5,2% a 8,9% em relação ao pleno sol entre os fragmentos florestais amostrados. A coleta de dados em condição natural e os trabalhos de campo foram realizados entre fevereiro e agosto de 2018.

3.2.2. Condição experimental

O experimento foi conduzido entre julho de 2018 a fevereiro de 2019 e teve duração de 229 dias. A área da condição experimental foram os viveiros da UESC, em Ilhéus, Bahia (14°47' 47" S, 39°10'21" W). Para os experimentos em viveiro foram coletados frutos maduros de plantas matrizes, respectivamente, de fragmentos de 55% e 81% de cobertura florestal na paisagem. Em 2015, essa região sofreu um forte evento de seca que durou até o ano seguinte e devido a escassa produção de frutos nos outros anos, apenas esses dois fragmentos apresentaram pelo menos três matrizes com sinais de frutificação. Em cada fragmento foram selecionados indivíduos reprodutivos com cachos de frutos maduros. Esses frutos foram lavados em água corrente, despolpados, secos naturalmente e colocados para germinar em areia lavada no viveiro da UESC. Quando germinadas, as mudas foram realocadas para sacos plásticos contendo substrato e terra preta e mantidos por um período de aclimação de 30 dias a aproximadamente 65% em relação ao pleno sol.

Após esse período, as mudas foram dispostas em tubos de cano PVC de 100 mm de diâmetro e 250 mm de altura e depois foram submetidas a 5 níveis de disponibilidade de luz (que variaram de 0,7 a 22,1 mol fótons m⁻² dia⁻¹). Para estabelecer os níveis de luz, foram instaladas 5 casas de sombra com 1,2 x 1,2 x 1,0 m, que foram colocadas em bancadas e cobertas com telas sombreadoras pretas de diversas camadas (Figura 3). A partir destes sombrites foi possível obter um gradiente de transmitância de luz de: 63%, 43%, 29%, 15% e 2%. Em cada ambiente de luz foram colocadas entre 4 e 6 progênies de cada planta matriz, totalizando aproximadamente 128 mudas de *E. edulis* ao longo do experimento. A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foi mensurada em cada casa de sombra utilizando um sensor de radiação luminosa S-LIA-M002, acoplado a um datalogger Hobo Micro Station Data Logger H21-000 (Onset Computer, Massachusetts, EUA). Os valores obtidos de PAR em cada casa de

sombra corresponderam a faixa que variou de 0,72, 5,30, 10,28, 15,15 a 22,10 mol fótons $\text{m}^{-2} \text{dia}^{-1}$. Esta faixa é amplamente maior do que as obtidas nos 15 fragmentos florestais. As condições microclimáticas foram monitoradas utilizando o sensor Hobo Pro V2 Data Logger (Onset Computer, Massachusetts, EUA).



Figura 3. Bancadas cobertas com telas sombreadoras pretas do tipo sombrites (casas de sombra) de diversas camadas para simular 18 níveis de luz. Fonte: Amanda Cerqueira.

3.3. Determinação dos atributos foliares e número amostral

Foram mensurados tanto em condição natural quanto em condição experimental doze atributos foliares (Tabela 1). As análises foram realizadas a partir de folhas completamente expandidas e maduras e sem sinais de herbivoria de plantas de *E. edulis* em seu estágio Juvenil I. Para as análises morfológicas e fotossintéticas o número amostral foi de 5 a 10 indivíduos ($n=5-10$) na condição natural e 10 a 20 indivíduos ($n = 10-20$) na condição experimental. Para a determinação da razão isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), razão isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$), carbono elementar (C%) e nitrogênio elementar (N%) foram amostrados 5 indivíduos ($n=5$) utilizando-se os folíolos do terço médio foliar.

A determinação isotópica e elementar de C e N foi realizada no Laboratório de Pesquisas em Biotransformação de C e N (LABCEN) da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM) a partir de um analisador elementar de fluxo contínuo (Carlo Erba, Milão, Itália) acoplado a um espectrofotômetro de massa de razão isotópica estável (IRMS Delta Plus, Finnigan Mat, San Jose, CA, EUA). Para análise e apresentação dos resultados foram seguidas as especificações descritas por Vitória et al. (2016).

As análises de assimilação máxima de carbono (A_{max}) foram conduzidas com a utilização de um sistema de medição portátil de fotossíntese LI-6400 (LICOR, USA) (Cerqueira

et al., 2021). O índice de clorofila (IC) foi medido com um medidor de clorofila portátil ClorofiLog (Falker, Brasil) em três folíolos por folha, antes de serem retirados da planta.

Em relação aos atributos morfológicos, a espessura foliar (EF) foi medida utilizando um micrômetro digital externo 0–25 mm, 0,001 mm (Zaas Precision, Brasil), e a dureza foliar (DF) foi medida por meio de um penetrômetro IP-90DI, ponta \varnothing 3 mm (Impac, Brasil). A área foliar (AF) foi medida a partir do escaneamento da folha, e calculada utilizando o software Image J (Abràmoff et al. 2004). As folhas foram secas em uma estufa de ventilação forçada a 50 °C para determinação da massa seca das folhas. Foi calculada a razão entre massa seca foliar e área foliar, obtendo os valores de massa foliar específica (MFE).

3.4. Análise de dados

Para verificação da normalidade dos dados, foi utilizado o teste de Shapiro-Wilk no software Past 4.03 (Hammer et al. 2001). Os dados que não apresentaram distribuição normal foram ajustados a partir da função *boxcox* para atender as premissas da ANOVA (homoscedasticidade, normalidade e linearidade dos resíduos).

Para a condição experimental, as análises de variação dos atributos foliares foram conduzidas a partir do teste de média ANOVA two-way seguido de um teste *pós-hoc* de comparações múltiplas, Teste de Tukey. A associação entre as variáveis (covariação) foi investigada por meio de análise de correlação de Pearson e por matriz de correlação par a par dos atributos tanto para os indivíduos oriundos das matrizes de alta e baixa cobertura florestal.

Redes de integração foram construídas a partir da função *qgraph* do pacote '*qgraph*' (Epskamp et al., 2012), com o objetivo de avaliar se os atributos apresentam maior grau de integração sob condições de maior transmitância de luz em comparação às de menor transmitância. A partir dos valores da matriz de correlações estatisticamente significativos ($P < 0,05$), foram geradas matrizes de adjacência que serviram como base para a construção das redes. Nessas redes, cada atributo foi representado como um círculo, enquanto as linhas corresponderam às correlações positivas (azul) ou negativas (vermelho) entre eles. A espessura das linhas foi proporcional à magnitude das correlações, permitindo visualizar tanto a correlação (positiva ou negativa) quanto a intensidade das relações.

Os modelos de regressão linear (lm) para a análise de covariância (ANCOVA) foram elaborados como um novo modelo que possivelmente explicasse a relação das variáveis de razão isotópica de carbono e assimilação de carbono com o gradiente de luz. A análise multivariada entre os atributos no experimento foi explorada utilizando Análise de Componentes Principais (PCA) com o pacote R “*factorextra*” (Kassambara e Mundt, 2023) com

a finalidade de investigar a variação dos dados de viveiro em relação ao gradiente de luz. Foi calculado o índice de variação e covariação para todos os atributos. O índice de variação foi calculado pela diferença entre os valores máximos e mínimos dos atributos foliares e dividido pelo valor máximo conforme elaborado por Valladares et al. (2001) (Equação 1). Os atributos foram considerados variáveis quando o índice foi superior a 0,6 na escala de 0 a 1. O índice de covariação foi calculado pela razão entre o número de correlações significativas e o número total de correlações conforme descrito por Armbruster et al. (2014) (Equação 2). Os valores do índice que se aproximaram mais de 1 na escala de 0 a 1 indicaram maior covariação. O modelo de regressão linear (lm) para os índices em alta e baixa cobertura florestal foi elaborado como forma de verificar a existência de *trade-off* entre variação e covariação.

Para a condição natural, as análises de variação dos atributos foliares foram conduzidas a partir do teste de média ANOVA one-way seguido de um teste *pós-hoc* de comparações múltiplas, Teste de Tukey. A análise multivariada entre os atributos no experimento foi explorada utilizando uma PCA com a finalidade de investigar a variação dos dados de condição natural em relação ao gradiente de luz. Para os dados isotópicos, que eram amostras compostas, foi elaborado um modelo de regressão linear (lm) para investigar a variação desses atributos em relação à transmitância de luz.

Foi realizada também uma PCA com o objetivo de visualizar a variação dos atributos em comum de campo e experimento em relação ao gradiente de luz de ambos.

As análises estatísticas foram executadas na linguagem de programação R (R Core Team, 2020), com um nível de significância de $\alpha = 0,05$. Edições posteriores foram realizadas no Inkscape, ofertado de forma gratuita pelo *The Inkscape Project* (Inkscape, 2021).

Equação 1: Índice de variação = (valor máximo-valor mínimo) / valor mínimo

Equação 2: Índice de covariação = nº de correlações significativas/ nº total de correlações

Tabela 1. Atributos foliares medidos em indivíduos de *E. edulis* e suas respectivas funções biológicas.

Atributos foliares	Função biológica
Atributos isotópicos e elementares	
Razão isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$)	A $\delta^{13}\text{C}$ é utilizada para avaliar a eficiência no uso de água das plantas, uma vez que está relacionada com a taxa de fotossíntese e a transpiração (Li et al., 2000).
Razão isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$)	A $\delta^{15}\text{N}$ é utilizada para avaliar a disponibilidade de nitrogênio no solo e a eficiência na utilização desse nutriente pelas plantas (Chen et al., 2018).
Razão carbono-nitrogênio (C/N)	A C/N é um indicador da qualidade nutricional das folhas e está relacionada com a decomposição de material orgânico (Rezende et al., 2018).
Atributos morfológicos	
Área foliar (AF)	A AF é importante para a captação de luz, pois quanto maior a área foliar, maior a superfície disponível para a absorção da luz necessária para a fotossíntese (Kitajima e Poorter, 2010).
Espessura foliar (EF)	A EF está relacionada com a eficiência na troca gasosa, pois folhas mais espessas podem ter uma estrutura que favorece a difusão de gases (Kitajima e Poorter, 2010).
Massa foliar específica (MFE)	A MFE é uma medida que relaciona a massa de uma folha à sua área de superfície (Kitajima e Poorter, 2010).
Dureza foliar (DF)	A DF está relacionada com a resistência das folhas a danos físicos e herbivoria, além de estar ligada à vida útil das folhas e à assimilação de carbono (Kitajima e Poorter, 2010).
Atributos fotossintéticos	
Índice de clorofila (IC)	O IC está relacionado com a quantidade de nitrogênio foliar e a capacidade fotossintética das plantas (Schlichting et al., 2015).
Eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm)	Fv/Fm é uma medida da eficiência fotossintética de uma planta, especificamente a capacidade de utilizar a energia da luz para a fotossíntese em condições ideais (Yang et al., 2006).
Eficiência do uso de nitrogênio (Amax/N)	A Amax/N indica a eficiência em relação ao uso de nitrogênio na fotossíntese (Hikosaka, 2016).

4. RESULTADOS

4.1. Condição experimental

Houve diferença estatística ($p < 0,05$) apenas para os atributos considerando as porcentagens de transmitância de luz - razão isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$); espessura foliar (EF), dureza foliar (DF), área foliar (AF) e massa foliar específica (MFE); índice de clorofila (IC), eficiência do uso de nitrogênio (A_{max}/N) e eficiência fotossintética (F_v/F_m). A origem das matrizes não foi um fator que levasse à diferença significativa. Contudo, para a razão carbono-nitrogênio (C/N), foi observada influência das plantas matrizes, com indivíduos originados de fragmentos com maior cobertura florestal na paisagem apresentando valores maiores para esse atributo em comparação com os indivíduos originados de matriz desenvolvidas em um fragmento com baixa cobertura florestal (Tabela 2).

Tabela 2. Atributos foliares mensurados para os indivíduos de condição experimental. Parte superior referente a plântulas que foram originadas a partir de matrizes de alta cobertura florestal e parte inferior para plântulas que foram originadas a partir de matrizes de baixa cobertura florestal. Letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as matrizes e letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as porcentagens de transmitâncias. Os dados para a análise estatística foram normalizados a partir da transformação boxcox e a significância foi obtida por ANOVA two way seguido do teste pós-hoc Teste de Tukey ($p < 0,05$). Valores correspondem a médias e desvios padrão obtidos para 10 amostras independentes. $\delta^{13}\text{C}$ = razão isotópica de carbono, $\delta^{15}\text{N}$ = razão isotópica de nitrogênio, C/N = razão carbono-nitrogênio, Amax/N = eficiência do uso de nitrogênio, AF = área foliar, EF = espessura foliar, MFE = massa foliar específica, DF = dureza foliar, IC = índice de clorofila e Fv/Fm = eficiência quântica máxima do fotossistema II.

Matriz	Luz (T%)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C/N (%)	MFE (g m^{-2})	EF (mm)	AF (cm^2)	DF (N mm^{-1})	IC	Fv/Fm	Amax/N
Alta Cobertura Florestal	(2%)	$-30,01 \pm 0,97^{\text{Ab}}$	$4,38 \pm 1,38^{\text{Ab}}$	$27,62 \pm 2,36^{\text{Aa}}$	$82,72 \pm 17,28^{\text{Ab}}$	$0,18 \pm 0,01^{\text{Ab}}$	$23,25 \pm 3,73^{\text{Ac}}$	$0,50 \pm 0,07^{\text{Ab}}$	$37,23 \pm 3,87^{\text{Aa}}$	$0,81 \pm 0,01^{\text{Aa}}$	$0,81 \pm 0,28^{\text{Aa}}$
	(15%)	$-27,75 \pm 0,85^{\text{Aa}}$	$3,32 \pm 1,23^{\text{Ab}}$	$24,16 \pm 0,56^{\text{Aa}}$	$89,33 \pm 13,30^{\text{Ab}}$	$0,23 \pm 0,01^{\text{Aab}}$	$40,62 \pm 3,40^{\text{Aa}}$	$0,61 \pm 0,11^{\text{Ab}}$	$35,53 \pm 1,72^{\text{Aa}}$	$0,82 \pm 0,01^{\text{Aa}}$	$1,89 \pm 0,70^{\text{Abc}}$
	(29%)	$-26,64 \pm 1,01^{\text{Aa}}$	$7,74 \pm 1,27^{\text{Aa}}$	$26,78 \pm 2,51^{\text{Aa}}$	$94,55 \pm 10,34^{\text{Ab}}$	$0,26 \pm 0,10^{\text{Aab}}$	$39,94 \pm 2,14^{\text{Aa}}$	$0,57 \pm 0,08^{\text{Ab}}$	$33,69 \pm 2,19^{\text{Aa}}$	$0,78 \pm 0,02^{\text{Aa}}$	$0,70 \pm 0,19^{\text{Ab}}$
	(43%)	$-26,78 \pm 1,98^{\text{Aa}}$	$9,64 \pm 2,67^{\text{Aa}}$	$27,75 \pm 3,69^{\text{Aa}}$	$111,13 \pm 8,95^{\text{Aab}}$	$0,22 \pm 0,01^{\text{Aab}}$	$40,00 \pm 4,07^{\text{Aa}}$	$0,63 \pm 0,02^{\text{Ab}}$	$22,96 \pm 2,52^{\text{Ab}}$	$0,79 \pm 0,02^{\text{Aa}}$	$0,85 \pm 0,24^{\text{Ac}}$
	(63%)	$-26,84 \pm 0,22^{\text{Aa}}$	$8,90 \pm 2,08^{\text{Aa}}$	$29,37 \pm 4,57^{\text{Aa}}$	$138,04 \pm 19,75^{\text{Aa}}$	$0,28 \pm 0,02^{\text{Aa}}$	$32,94 \pm 2,77^{\text{Ab}}$	$0,83 \pm 0,10^{\text{Aa}}$	$15,39 \pm 2,91^{\text{Ac}}$	$0,66 \pm 0,14^{\text{Ab}}$	$0,64 \pm 0,21^{\text{Ab}}$
Baixa Cobertura Florestal	(2%)	$-30,09 \pm 1,14^{\text{Ac}}$	$2,67 \pm 2,12^{\text{Ab}}$	$26,07 \pm 2,06^{\text{Ba}}$	$66,89 \pm 17,28^{\text{Ac}}$	$0,14 \pm 0,03^{\text{Ab}}$	$38,15 \pm 1,16^{\text{Ab}}$	$0,34 \pm 0,08^{\text{Ac}}$	$30,89 \pm 1,15^{\text{Aa}}$	$0,81 \pm 0,02^{\text{Aa}}$	$2,40 \pm 1,32^{\text{Aa}}$
	(15%)	$-28,93 \pm 0,37^{\text{Abc}}$	$3,98 \pm 3,09^{\text{Aab}}$	$25,35 \pm 2,52^{\text{Ba}}$	$86,38 \pm 13,30^{\text{Abc}}$	$0,21 \pm 0,05^{\text{Ab}}$	$35,36 \pm 1,23^{\text{Ab}}$	$0,50 \pm 0,08^{\text{Abc}}$	$21,57 \pm 1,44^{\text{Ab}}$	$0,82 \pm 0,01^{\text{Aa}}$	$1,59 \pm 1,06^{\text{Aa}}$
	(29%)	$-26,63 \pm 0,62^{\text{Aa}}$	$4,49 \pm 3,95^{\text{Aab}}$	$23,95 \pm 2,17^{\text{Ba}}$	$91,13 \pm 10,34^{\text{Abc}}$	$0,20 \pm 0,03^{\text{Ab}}$	$45,46 \pm 4,52^{\text{Aa}}$	$0,52 \pm 0,10^{\text{Abc}}$	$23,95 \pm 2,68^{\text{Ab}}$	$0,76 \pm 0,10^{\text{Aa}}$	$7,29 \pm 8,85^{\text{Ab}}$
	(43%)	$-27,14 \pm 0,80^{\text{Aa}}$	$9,54 \pm 1,83^{\text{Aa}}$	$25,26 \pm 1,87^{\text{Ba}}$	$112,75 \pm 8,95^{\text{Aab}}$	$0,24 \pm 0,10^{\text{Aab}}$	$38,57 \pm 4,20^{\text{Ab}}$	$0,65 \pm 0,17^{\text{Aab}}$	$31,02 \pm 2,64^{\text{Aa}}$	$0,81 \pm 0,01^{\text{Aa}}$	$0,63 \pm 0,15^{\text{Ab}}$
	(63%)	$-27,40 \pm 1,30^{\text{Aab}}$	$5,20 \pm 2,08^{\text{Aab}}$	$24,80 \pm 3,67^{\text{Ba}}$	$134,91 \pm 19,75^{\text{Aa}}$	$0,35 \pm 0,03^{\text{Aa}}$	$38,28 \pm 5,06^{\text{Ab}}$	$0,73 \pm 0,01^{\text{Aa}}$	$26,57 \pm 5,62^{\text{Aab}}$	$0,77 \pm 0,01^{\text{Aa}}$	$1,69 \pm 1,32^{\text{Ab}}$

A análise multivariada de componentes principais (PCA) explicou 58,2% da variabilidade total dos dados (Figura 4). O PC1 explicou 38,4% e a PC2 18,8%. A razão carbono-nitrogênio (C/N), a eficiência do uso de nitrogênio (A_{max}/N), a razão isotópica de carbono ($\delta^{13}C$) e a área foliar (AF) foram os atributos que mais contribuíram para ordenação dos tratamentos no PC1 e a massa foliar específica (MFE), a densidade foliar (DF) e a eficiência fotossintética (F_v/F_m) foram os atributos que mais explicaram a ordenação dos tratamentos no PC2 (Figura 4). Os espaços funcionais onde se distribuem as amostras das duas matrizes de cobertura florestal (alta e baixa) ao longo do gradiente de luz demonstraram pouca sobreposição. Isto sugere que quando os atributos são analisados em conjunto, a origem dos indivíduos é um fator que influencia na variação dos dados, diferente do que se observa para a maioria dos atributos quando são analisados isoladamente (Tabela 2).

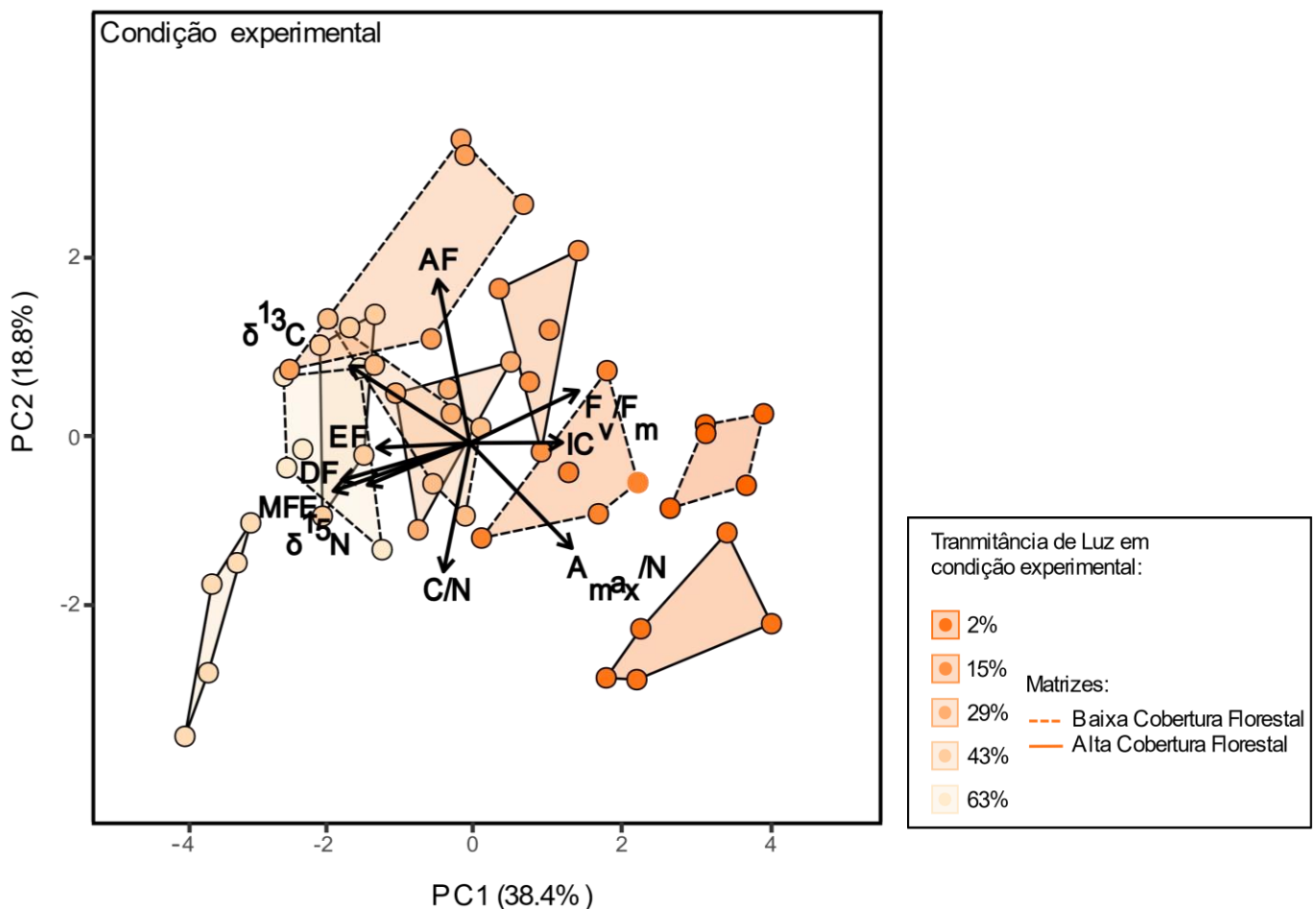


Figura 4. Espaço de ordenação gerado pela análise de componentes principais (PCA) para tratamentos de transmitância de luz em condições experimentais em um gradiente da cor verde 63% (laranja claro), 43%, 29%, 15% e 2% (laranja escuro). Os espaços funcionais das duas matrizes de cobertura florestal diferem por: Alta cobertura florestal (linha reta) e Baixa cobertura florestal (linha tracejada). Siglas: AF: área foliar; DF: dureza foliar; EF: espessura foliar; MFE: massa foliar específica; IC: índice de clorofila; F_v/F_m : eficiência fotossintética;

A_{\max}/N : Assimilação máxima de carbono por nitrogênio; C/N : razão carbono-nitrogênio; $\delta^{13}C$: razão isotópica de carbono; $\delta^{15}N$: razão isotópica de nitrogênio.

As redes de interação geradas a partir das matrizes de correlação referentes as transmitâncias de luz e as duas matrizes de cobertura florestal (alta e baixa) com base nas correlações mais fortes e com suporte estatístico indicam que as duas transmitâncias extremas (63,44% e 2,06%) não demonstram diferenças em relação a covariação dos atributos foliares (Figura 5). Isso sugere que a luz não é um fator estressante a ponto de ambientes com maior transmitância influenciarem em uma maior correlação entre os atributos mensurados. Contudo, de forma geral, foi observado que os atributos foliares dos indivíduos originados de uma matriz crescendo em fragmento com maior cobertura florestal na paisagem covariam mais do que os atributos foliares da matriz crescendo num fragmento inserido em paisagem de baixa cobertura florestal.

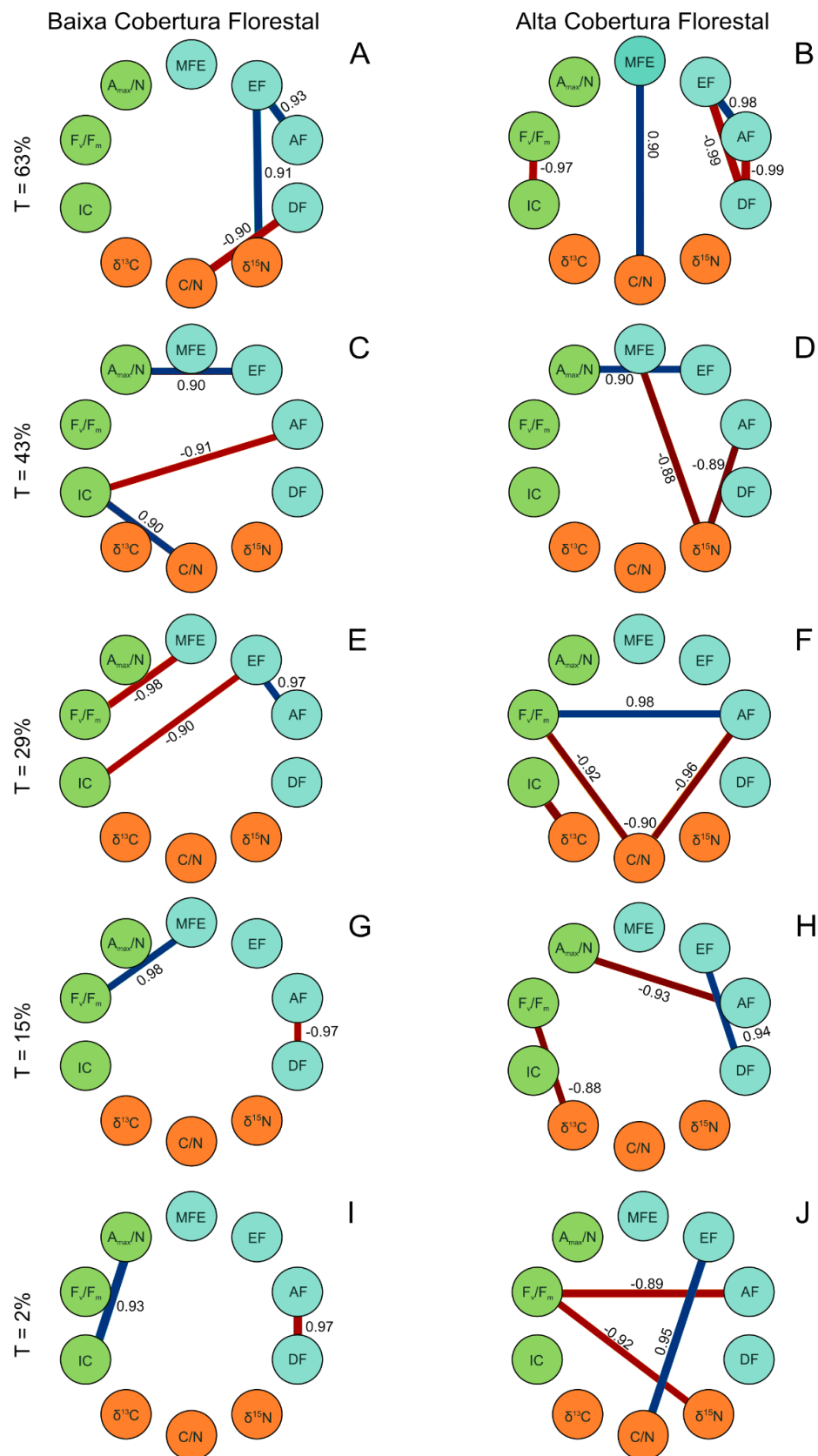


Figura 5. Rede de interação entre os atributos foliares com base nos valores significativos ($p < 0,05$) da matriz de correlação para cada transmitância de luz em cada uma das duas matrizes crescendo em fragmentos com cobertura florestal na paisagem contrastantes. Círculos azuis referem-se aos atributos morfológicos, círculos laranjas a C e N elementares e isotópicos e círculos verdes aos atributos fotossintéticos. Linhas azuis indicam correlações positivas e linhas vermelhas correlações negativas. Siglas dos atributos foliares.

Os índices de variação e covariação dos atributos considerando as transmitâncias e considerando as matrizes não apresentaram diferença significativa, exceto o índice de covariação considerando apenas as matrizes (Figura 6B). Apesar de não haver diferença significativa, visualmente observa-se que a diminuição do índice de covariação dos atributos foi diretamente proporcional à diminuição do gradiente de transmitância (Figura 6A). É observado maior covariação dos atributos nas maiores transmitâncias de luz (T%) (63%, 43% e 29%), apesar da falta de um suporte estatístico (Figura 6A).

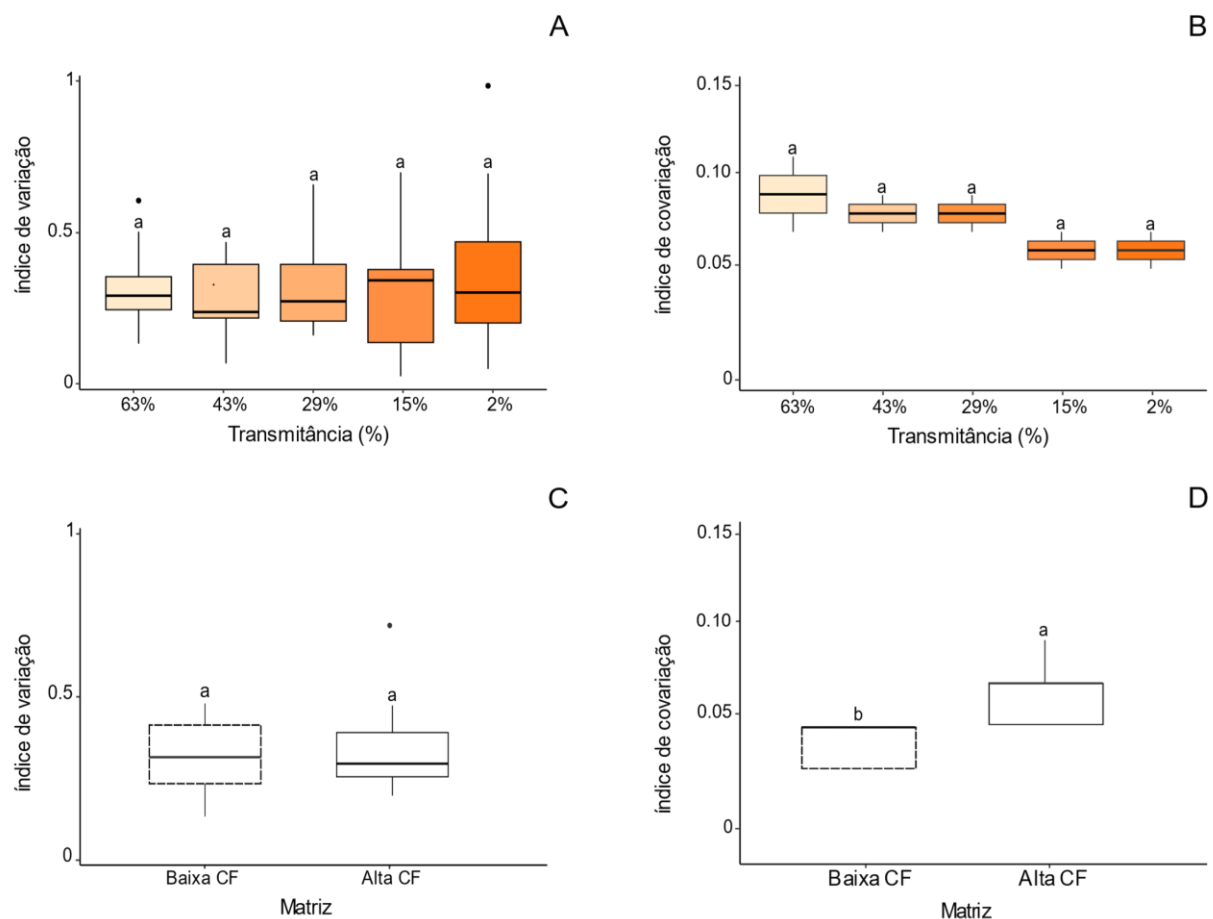


Figura 6. Gráficos boxplots do índice de variação e covariação em razão da transmitância de luz e das matrizes A) Gráfico com boxplots referentes aos valores dos índices de variação em relação às transmitâncias de luz (%); B) Gráfico com boxplots referentes aos valores dos índices de covariação em relação às transmitâncias de luz (%); C) Gráfico com boxplots referentes aos valores dos índices de variação em relação às matrizes de cobertura florestal; D) Gráfico com boxplots referentes aos valores dos índices de covariação em relação às matrizes de cobertura florestal.

O modelo de regressão linear (lm) entre o índice de covariação e o índice de variação para os indivíduos jovens de *E. edulis* originados de matriz crescendo em um fragmento com alta cobertura florestal na paisagem (Alta CF) não apresentou relação significativa ($p = 0,2563$). O coeficiente de determinação ($R^2 = 0,39$) indica que apenas 39% da variabilidade no índice de covariação é explicada pelo índice de variação, sugerindo uma associação muito fraca entre as variáveis (Figura 7). Assim, não houve evidência de que a variação influenciou na covariação, indicando a ausência de *trade-off* para o caso dos atributos mensurados em indivíduos originados de matriz crescendo no fragmento localizados em paisagem com alta cobertura florestal. Contudo, o modelo de regressão linear entre os índices para os indivíduos originados da matriz crescendo em um fragmento localizado em paisagem com baixa cobertura florestal (Baixa CF) apresentou $p\text{-valor} = 0,05$, o que oferece um suporte estatístico para essa relação, apesar de $p > 0,05$, indicando uma tendência que pode ser biologicamente relevante (Figura 7). O coeficiente de determinação ($R^2 = 0,75$) sugere que 75% da variabilidade no índice de covariação é explicada pelo índice de variação, o que indica uma associação forte entre as variáveis dos indivíduos originados da matriz crescendo em um fragmento localizado em paisagem com baixa cobertura florestal (Figura 7).

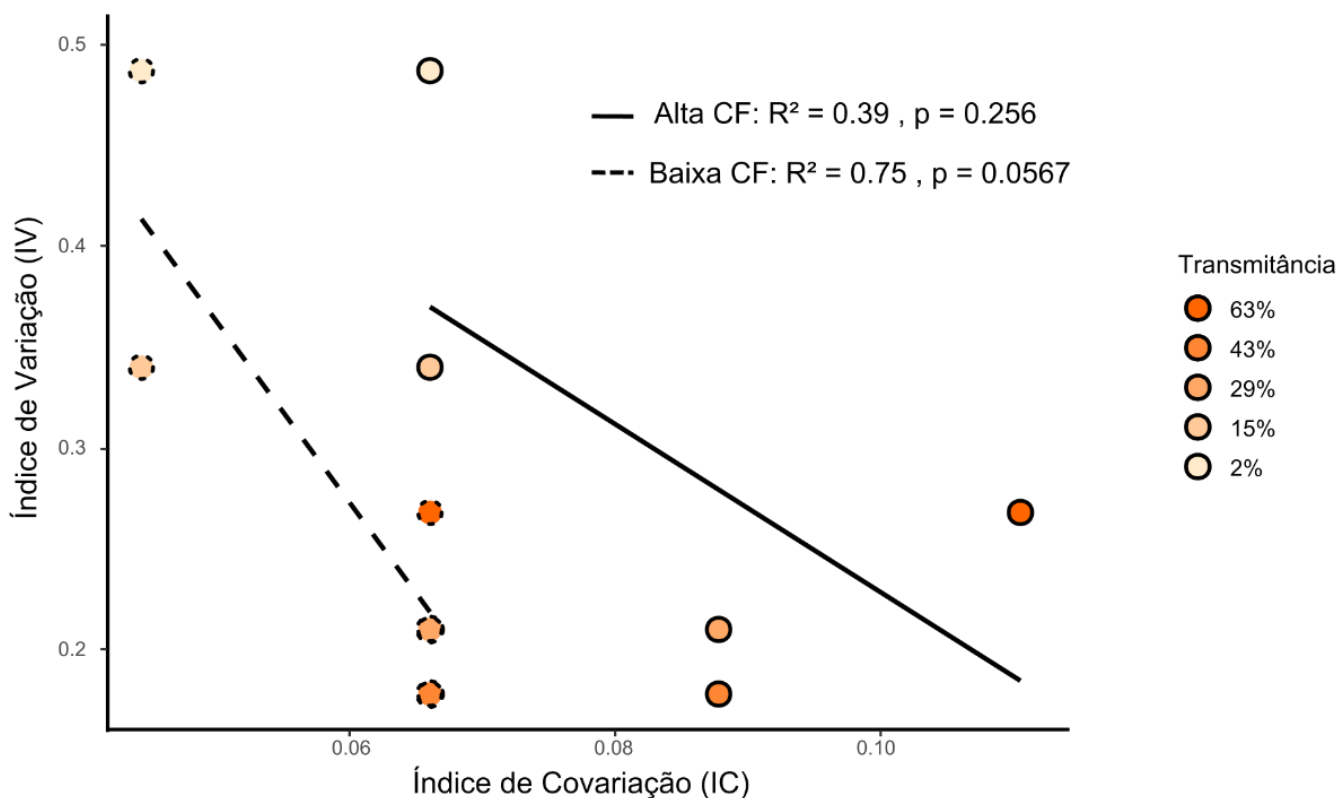


Figura 7. Modelo linear de regressão entre os índices de Variação (IV) e Covariação (IC).

A análise de covariância (ANCOVA) para a razão isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) em relação as transmitâncias de luz (T%) indica uma relação significativa e uma associação moderada ($p\text{-valor} = 5,433\text{e-}06$; $R^2 = 0,4427$) entre essas variáveis. Aproximadamente 44% da variabilidade na razão isotópica de carbono é explicada pelas transmitâncias de luz, indicando que variações na disponibilidade de luz podem afetar os processos fotossintéticos, o que reflete na composição isotópica de carbono (Figura 8). Quanto à assimilação máxima de carbono (A_{max}) em relação às transmissões de luz, também apresentou uma tendência significativa, contudo, uma associação baixa entre as variáveis ($p\text{-valor} = 0,00708$; $R^2 = 0,229$). Isso sugere que a luz pode influenciar, porém outros fatores também podem estar influenciando a assimilação de carbono (Figura 8). O modelo entre a razão isotópica de carbono e a assimilação máxima de carbono foi altamente significativo e obteve uma associação forte ($p\text{-valor} = 1,246\text{e-}06$; $R^2 = 0.5951$), sugerindo que esses atributos estão relacionados e que indivíduos com maior assimilação de carbono podem ter padrões isotópicos distintos entre eles (Figura 8). Contudo, ao considerar as matrizes, não se obteve suporte estatístico para afirmar que a planta matriz exerce um impacto significativo na prole a partir dos atributos estudados.

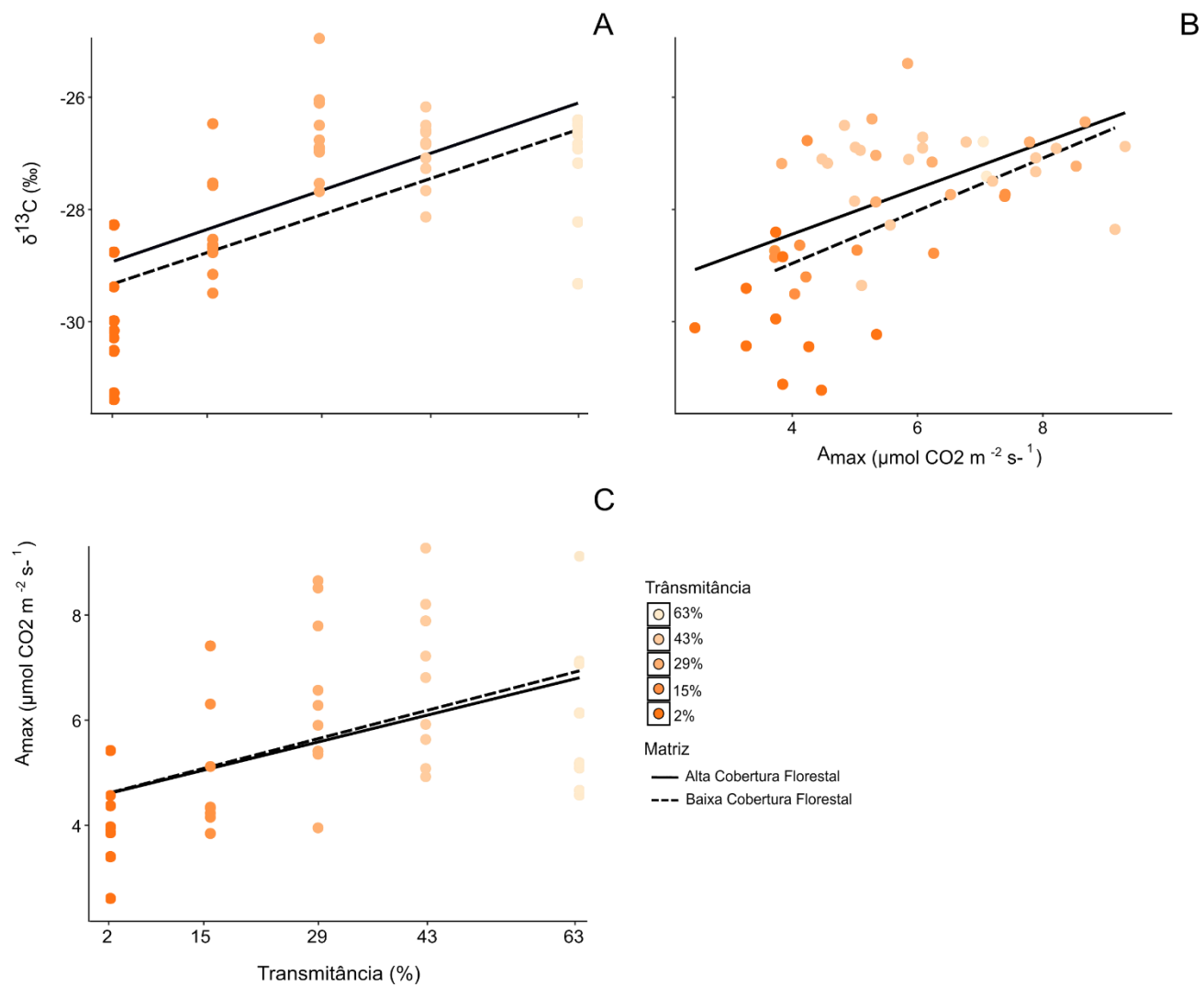


Figura 8. A análise de covariância (ANCOVA) para a razão isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) em relação as transmitâncias de luz (T%) e assimilação máxima de carbono (A_{max}) (A e C) e para razão isotópica de carbono em relação a assimilação máxima de carbono (B).

4.2. Condição natural

Em relação aos atributos foliares em condição de natural, foi possível observar diferença significativa para todos os atributos considerando as porcentagens de transmitância de luz - área foliar (AF), espessura foliar (EF), dureza foliar (DF), específica (MFE) e índice de clorofila (IC). Isso indica que em condição natural, a porcentagem de luz que incide sobre os indivíduos jovens foi capaz de influenciar na variação dos seus atributos foliares mensurados (Tabela 1 do anexo).

A análise multivariada de componentes principais (PCA) explicou 74,2% da variabilidade total dos dados (Figura 9). O PC1 explicou 51,7% e a PC2 18,5%. O índice de

clorofila (IC) e a espessura foliar (EF) foram os atributos que mais contribuíram para a distribuição dos dados em PC1. A área foliar (AF) e a massa foliar específica (MFE) foram os atributos que mais explicaram a ordenação dos dados no PC2. Isso corrobora com o resultado anterior, confirmando a influência da luz sob a variação dos atributos mensurados.

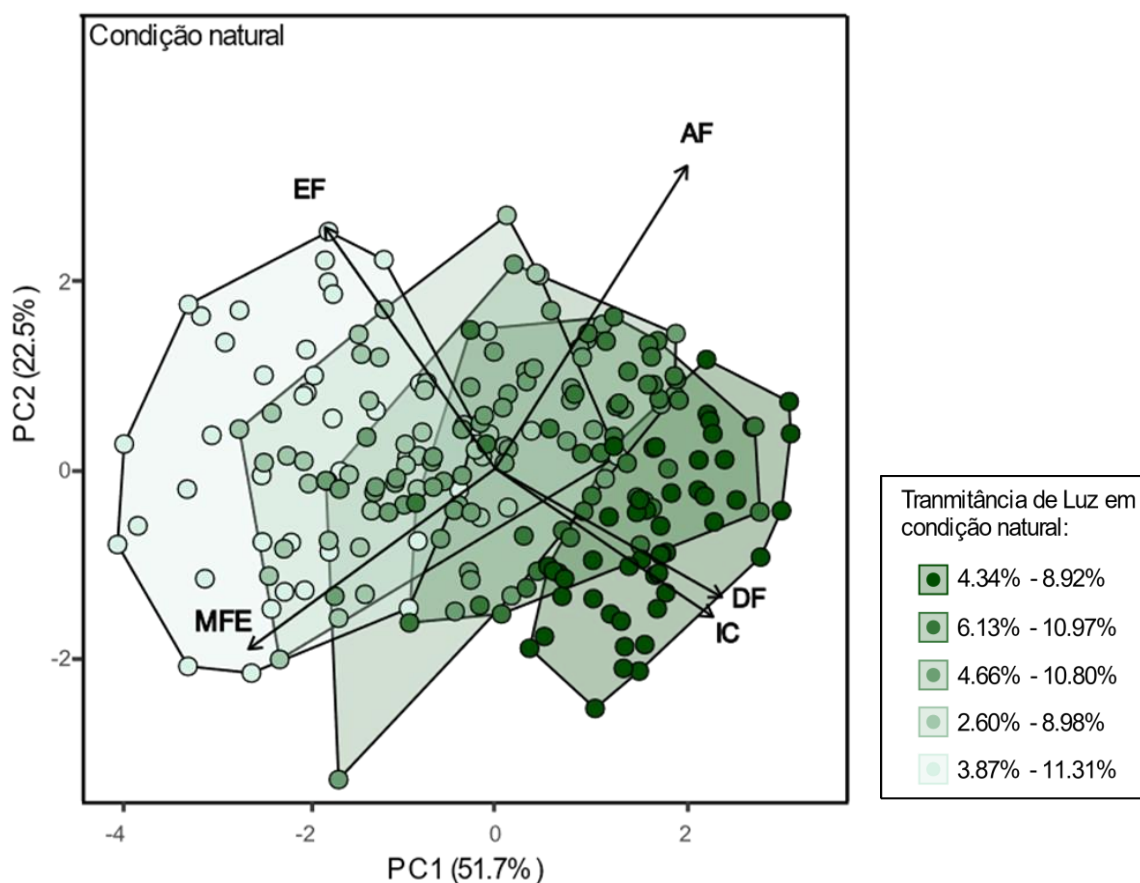


Figura 9. Espaço de ordenação gerado pela análise de componentes principais (PCA) para tratamentos de transmitância de luz em condições naturais em um gradiente da cor verde. Siglas: AF: área foliar; DF: dureza foliar; EF: espessura foliar; MFE: massa foliar específica; IC: índice de clorofila.

A análise multivariada de componentes principais (PCA) para condições natural e experimental em conjunto explicou 62% da variação total dos dados (Fig. 10). O PC1 explicou 47,8% e a PC2 20,2%. A massa foliar específica (MFE) e a área foliar (AF) foram os atributos que mais contribuíram para a distribuição dos dados em PC1. A dureza foliar (DF) e o índice de clorofila (IC) foram os atributos que mais explicaram a ordenação dos dados no PC2. Foi possível observar que existe uma variação entre as transmitâncias extremas em campo, mas que a condição experimental extrapola essa variação devido aos maiores valores de transmitância de luz.

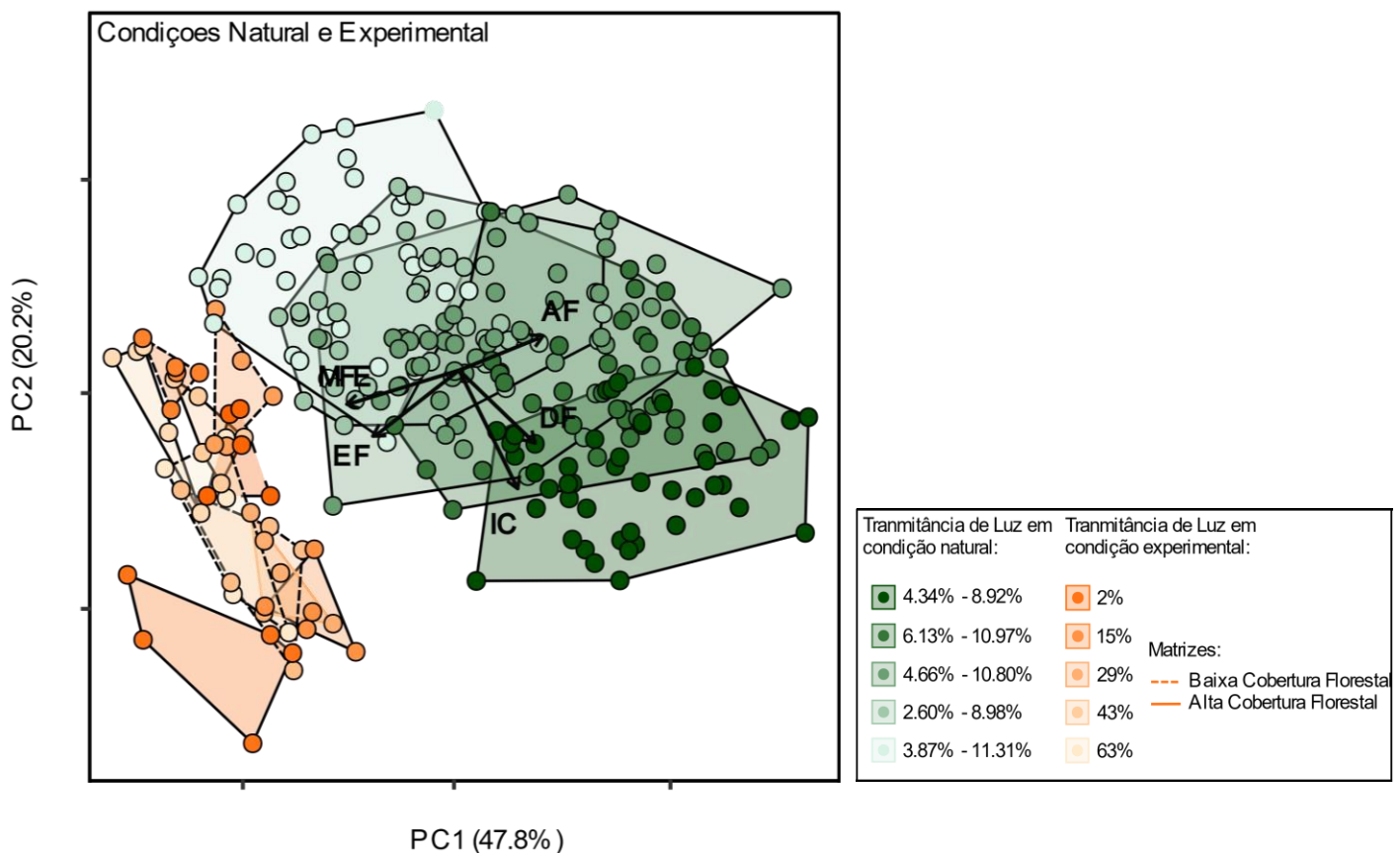


Figura 10. Espaço de ordenação gerado pela análise de componentes principais (PCA) para tratamentos de transmitância de luz em condições naturais (gradiente da cor verde) e experimentais (gradiente de cor laranja). Siglas: AF: área foliar; DF: dureza foliar; EF: espessura foliar; MFE: massa foliar específica; IC: índice de clorofila; F_v/F_m: eficiência fotossintética; A_{max}/N: Assimilação máxima de carbono por nitrogênio; C/N: razão carbono-nitrogênio; δ¹³C: razão isotópica de carbono; δ¹⁵N: razão isotópica de nitrogênio.

Foi elaborado um modelo linear (lm) no qual pudesse explicar a variação dos atributos isotópicos e elementares em razão da transmitância de luz. Porém, para nenhum desses atributos houve suporte estatístico ($p > 0,005$) e o coeficiente de determinação foi baixo ($R^2 < 0,3$), indicando uma associação muito fraca entre as variáveis.

5. DISCUSSÃO

Nossos resultados evidenciam que a condição ambiental das matrizes influencia a covariação entre atributos, mas a variação individual dos atributos frente ao gradiente de luz. Esse padrão sugere que a transmissão hereditária de ajustes provocados pelo ambiente atue mais fortemente sobre a integração funcional do que sobre respostas isoladas de cada atributo, o que está de acordo com estudos que ressaltam o papel da plasticidade transgeracional na coordenação de atributos em espécies tropicais (Galloway, 2005; Galloway et al., 2009; Che et al., 2024). Além disso, observamos que a variação e a covariação dos atributos não são os únicos mecanismos que garantem a sobrevivência dos indivíduos em gradientes de luz, sugerindo que talvez outros fatores, como alocação de biomassa, interações bióticas ou estratégias fisiológicas, também possam participar da persistência de *E. edulis* em ambientes heterogêneos (Gatti et al., 2011; Santos et al., 2012). Confirmamos que os atributos analisados são responsivos à disponibilidade de luz, corroborando a ideia de que *E. edulis* possui elevada capacidade de ajuste funcional, característica fundamental para espécies que enfrentam ambientes fragmentados e de maior irradiância.

A maioria dos atributos morfológicos foram influenciados pela variação da transmitância de luz, isso indica que os indivíduos juvenis de *E. edulis* conseguem ajustar seus atributos foliares a esse gradiente. A diminuição da área foliar e o aumento da massa foliar específica, observados nos indivíduos em ambientes de maior transmitância, estão relacionados a estratégias aclimatativas para minimizar a captura de luz e os danos causados por seu excesso, além de reduzir o risco de estresse hídrico (Givnish, 1988; Valladares et al., 2016). Essas modificações morfológicas, assim como o aumento da espessura e da dureza foliar devido à presença de camadas adicionais de tecido parenquimático e da cutícula reforçada, atuam como uma proteção contra fatores como alta irradiância e herbivoria, mais frequentes e intensos em fragmentos florestais com menor cobertura florestal da paisagem (Laurance e Bierregaard, 1997; Hanley et al., 2007). Folhas mais espessas e duras tendem a ter uma maior quantidade de água em seu tecido, o que minimiza os possíveis danos por fotoinibição (Tholen et al., 2012; Brown, 2019).

Quanto aos atributos fisiológicos, a elevada transmitância de luz ocasionou a diminuição no índice de clorofilas, um ajuste plástico que contribui para evitar danos por fotoinibição e formação de espécies reativas de oxigênio (Evans, 1989; Poorter et al., 1998; Yamori e Shikanai, 2016). Esse mecanismo pode influenciar no decaimento da eficiência quântica potencial (F_v/F_m), mas neste estudo, os valores de F_v/F_m estão entre 0,77 a 0,81,

permanecendo dentro do intervalo de 0,75 a 0,85, remetendo a plantas que não estão sob estresse causado pelo excesso de luz (Butler e Kitajima, 1975; Bolhar-Nordenkamp et al., 1989; Meneguelli-Souza et al., 2016). Embora alguns estudos tenham apontado que o aumento da luz pode atuar como um potencial mecanismo que afeta negativamente a composição de espécies regenerantes, incluindo *Euterpe edulis* (Reis et al., 2021; Faria et al., 2023), os resultados deste estudo indicam que indivíduos juvenis dessa espécie podem apresentar uma alta capacidade aclimatativa. Cerqueira et. al (2025) sugere que, apesar das condições de alta transmitância, os ajustes fisiológicos e estruturais podem permitir que a espécie mantenha um desempenho fotossintético eficiente, sem sinais evidentes de estresse causado pelo excesso de luz, esse fato também é corroborado pelo presente estudo. É importante considerar que os resultados apresentados aqui refletem respostas de indivíduos juvenis, a fase ontogenética em que *E. edulis* apresenta elevada plasticidade foliar, que é necessária para o estabelecimento em sub-bosque. No entanto, as palmeiras apresentam mudanças expressivas ao longo do desenvolvimento, como variações na arquitetura foliar e na alocação de recursos (Tomlinson, 1990; Silva et al., 2011), o que sugere que a magnitude da variação e covariação de atributos pode diferir em estágios reprodutivos, impactando a resiliência da espécie ao longo do ciclo de vida.

Além da aclimação, nossos resultados também indicam que efeitos transgeracionais desempenham um papel importante, uma vez que a condição ambiental das matrizes influenciou a covariação entre atributos funcionais. Esse padrão sugere que a plasticidade não se limita à resposta individual, mas pode ser transmitida entre gerações por meio de efeitos maternos, conferindo aos descendentes maior ajuste adaptativo às condições de luz (Galloway, 2005; Galloway; Etterson; McGlothlin, 2009; Che et al., 2024).

Os valores mais enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ observados em condições experimentais de alta transmitância de luz indicam que *E. edulis* responde ao aumento da irradiância com mais fixação de ^{13}C , minimizando a evapotranspiração pela diminuição da abertura estomática e por consequência metabolizando também o carbono de maior massa (Farquhar et al., 1980; Vitória et al., 2016). Da mesma forma, o aumento nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ reflete uma maior demanda por nitrogênio, que é essencial para a síntese de proteínas e a atividade metabólica (Handley e Raven, 1992). Em condição natural, os valores isotópicos e elementares não mostraram variação significativa, o que pode ser atribuído à limitada amplitude de transmitância de luz em campo. A condição experimental, por outro lado, extrapola essa faixa, evidenciando a influência da luz na discriminação isotópica para esta espécie.

Cerqueira et al. (2021) investigaram como a perda de habitat e a abertura do dossel influenciam a plasticidade dos atributos foliares de *Euterpe edulis* em 15 fragmentos florestais no sul da Bahia. Os autores destacaram que a maioria dos atributos foliares sofreram alterações em ambientes com menor cobertura florestal, indicando que a intensidade da irradiância pode desempenhar um papel central na variação e covariação fenotípica dos atributos foliares. Por sua vez, Cerqueira et al. (2025) ampliaram essa abordagem ao avaliar o comportamento da espécie em um gradiente experimental de transmitância de luz que abrangeu condições experimentais mais extremas (2% a 63%), não observadas nos fragmentos florestais. Os autores sugerem que a ausência de *E. edulis* em paisagens altamente fragmentadas podem estar associados aos valores reduzidos do índice de clorofila (IC) e densidade foliar (DF) sob altas transmitância de luz. Além disso, o trabalho sugere que *E. edulis* apresenta sensibilidade a este amplo gradiente de disponibilidade de luz, indicando que existe uma relação entre as condições de luz e os atributos foliares dos indivíduos. De forma semelhante, os resultados da presente pesquisa corroboram essa tendência, indicando que tanto a abertura do dossel quanto o gradiente de luz afetam significativamente os atributos foliares da espécie.

Segundo Díaz (2025) existem estratégias de resposta funcional (SRFs), como a aclimação à luz, e as estratégias de efeito funcional (SEFs), que denotam a influência do organismo nas comunidades ou ecossistema, e que essas não vem de atributos funcionais isolados, mas sim da covariação e interação de diversos atributos foliares. A aclimação de juvenis de *Euterpe edulis* à variação da luz na presente pesquisa, é uma manifestação de sua SRF, que ocorre através de mudanças conjuntas em atributos morfológicos, fisiológicos, isotópicos e elementares. Por exemplo, em resposta a maior transmitância de luz, observamos a diminuição da área foliar (AF) acompanhada do aumento da massa foliar específica (MFE), espessura foliar (EF) e dureza foliar (DF), isso indica um ajuste coordenado do fenótipo foliar para otimizar a captura de luz em diferentes intensidades e minimizar os danos, sendo uma resposta integrada importante para a sobrevivência no sub-bosque. Da mesma forma, as prováveis SEFs dos indivíduos, como o sombreamento local ou a qualidade da serapilheira, podem surgir da interação e do efeito coletivo dessas características modificadas (Díaz, 2025). As análises multivariadas, PCA e as análises de redes de interação realizadas neste estudo, reforçam a ideia de como os atributos foliares variam e covariam em conjunto, gerando "espaços funcionais" distintos sob o gradiente de luz. Assim, as mudanças observadas na covariação, moduladas pela disponibilidade de luz, podem ter implicações também para as estratégias de efeito da planta no sub-bosque, podendo moldar os processos ecológicos em seu microambiente (Díaz, 2025).

Os nossos resultados mostraram que, com o aumento do índice de variação, ocorre um declínio no índice de covariação para juvenis originados de indivíduos adultos em áreas de baixa cobertura florestal, sugerindo um possível *trade-off* entre variação e covariação. Por outro lado, para juvenis provenientes de áreas de alta cobertura florestal, não foi observado esse *trade-off*, indicando que a planta matriz influencia a capacidade de desenvolvimento de estratégias mais flexíveis frente à variação ambiental. Ainda que não tenhamos encontrado diferenças estatísticas na variação individual dos atributos entre os tratamentos, nossos dados mostram que os atributos variaram substancialmente, e que essa variação foi, em magnitude, superior à covariação. No entanto, a covariação entre atributos funcionais diferiu significativamente conforme a origem das matrizes, o que sugere que a condição ambiental vivenciada pelas plantas matrizes influencia como os atributos se organizam funcionalmente nos indivíduos juvenis. Isto pode ser interpretado como uma possibilidade dos descendentes para aumentar as chances de estabelecimento em situações de estresse semelhantes às vivenciadas pela planta matriz. Um dos mecanismos que podem explicar essa transmissão intergeracional de respostas adaptativas é a epigenética, definida como modificações hereditárias na expressão gênica que não envolvem mudanças na sequência do DNA (Bird, 2007). Processos como metilação do DNA, modificações de histonas e regulação por pequenos RNAs têm sido descritos como formas de memória ambiental que permitem que a prole tenha respostas mais eficiente a condições similares às experimentadas pela planta matriz (Herman & Sultan, 2011; Richards et al., 2017; Miryeganeh, 2021). Assim, além da influência genética, as marcas epigenéticas podem modular a plasticidade transgeracional e contribuir para a organização funcional dos atributos nos descendentes, especialmente sob condições ambientais adversas.

Resultados semelhantes foram verificados por Whittle et al. (2009) em *Arabidopsis thaliana*, na qual as respostas transgeracionais em duas gerações sob estresse térmico mostraram melhora na aptidão da geração mais recente quando as gerações anteriores eram expostas ao mesmo estresse. Em pesquisas anteriores, a variação transgeracional era creditada apenas influenciando em efeitos negativos em respostas aos ambientes estressantes vivenciados pela planta matriz (Herman e Sultan, 2011). Contudo, assim como nesta pesquisa e na de Whittle et al. (2009), foi possível observar efeitos positivos e uma forma mais eficiente de lidar com situações estressantes. Embora a variação e covariação fenotípica observada em *E. edulis* seja influenciada pelas variações ambientais e transgeracionais, outros fatores abióticos e bióticos também podem desempenhar um papel na variação e covariação dos atributos.

Esses padrões contradizem parte da literatura, que propõe que em ambientes mais estressantes a covariação entre atributos aumenta como estratégia de manutenção dos indivíduos e corroboram a ideia de que a história materna pode modular respostas ecológicas por meio de mecanismos como a plasticidade transgeracional (Mantesanz et al., 2010; Silva et al., 2021; Neves et al., 2023). Assim, nossos resultados indicam que a maior variação dos atributos pode ser uma estratégia competitiva em relação a outras espécies, respondendo melhor as mudanças do ambiente. Isso amplia o entendimento anterior de que a covariação seria o principal mecanismo de resposta de aclimação à estresses ambientais. Ainda assim, reconhecemos que a covariação entre atributos pode atuar como um facilitador adicional para a aclimação das plantas, promovendo uma resposta funcional integrada e condicionando os indivíduos a enfrentar futuros desafios ambientais (Rield, 1978; Gould, 1977, 2002; Armbruster et al., 2014; de Freitas et al., 2024). Logo, a maior covariação observada em indivíduos de determinadas origens pode refletir uma estratégia funcional mais integrada, com possíveis consequências para o desempenho ecológico das plantas em contextos de regeneração florestal.

Além das respostas fisiológicas e morfológicas à luz, a ausência de *E. edulis* em alguns fragmentos pode estar associada a modificações ambientais, como o efeito de borda, que também afetam as interações bióticas, fundamentais para o sucesso reprodutivo e a regeneração de espécies, como a *E. edulis*. Ainda que não tenha sido o foco desta dissertação, podemos sugerir que talvez a limitação de interações ecológicas essenciais, como dispersão e polinização, seja agravada pela perda de animais frugívoros e insetos polinizadores. Em paisagens fragmentadas e defaunadas, há uma redução da dispersão das sementes, gerando acúmulo próximo à planta matriz e aumentando a competição intraespecífica (Redding et al., 2003; Deminiciis et al., 2009; Galetti et al., 2009; Dorneles et al., 2013; Braz et al. 2014; Santos et al., 2016; Santana, 2017; Leal et al. 2022; Baggio et al., 2023). Ademais, a predação de sementes também pode ser um fator que limita o recrutamento de espécies regenerantes (como a *E. edulis*) e reduz o número de sementes viáveis, o que interfere no restabelecimento de espécies em ambientes fragmentados (Soares et al., 2015).

Os resultados obtidos evidenciam a importância do estudo de atributos foliares na compreensão de mecanismos morfológicos e fisiológicos da espécie *Euterpe edulis*. Apesar da variação e covariação dos atributos foliares serem influenciados pelo gradiente de luz, eles não são um fator que limita fotossinteticamente a ocorrência de indivíduos da espécie em fragmentos florestais inseridos em paisagens mais desmatadas. Nos ambientes naturais estudados a variação da transmitância de luz não foi um fator de influência, pois é um intervalo baixo e limitado.

6. CONCLUSÃO

Esse estudo contribuiu para a compreensão de como os indivíduos juvenis de *Euterpe edulis* são capazes de variar e covariar seus atributos foliares em resposta ao gradiente de transmitância de luz, o que auxilia os regenerantes dessa espécie a se aclimatarem às variações de luminosidade. Apesar de maior covariação ocorrer em juvenis provenientes de matrizes de locais de alta cobertura florestal da paisagem, não foi a covariação que determinou a sobrevivência, uma vez que indivíduos com baixa covariação também sobreviveram e a eficiência fotossintética não foi afetada pela alta disponibilidade de luz.

Dessa forma, nossos resultados indicam que estratégias de conservação de juvenis de *E. edulis* devem ir além da análise de atributos isolados e considerar indicadores integrados de desempenho funcional, aliados ao entendimento dos processos ecológicos que regulam a regeneração natural. Essa abordagem pode auxiliar na identificação dos principais fatores que influenciam a manutenção de populações viáveis da espécie em paisagens fragmentadas da Mata Atlântica.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, F. F. A. Cultura racional do palmitheiro sob mata nativa. In: Bononi, V. L.; Macedo, A. C. de. Aproveitamento racional de florestas nativas. *São Paulo: Instituto de Botânica*, p. 51-57, 1986.
- Alabarce, F. S. Caracterização ecofisiológica do estabelecimento inicial de *Euterpe edulis* MARTIUS em agrofloresta. Dissertação de mestrado, *Universidade Federal do Rio Grande do Sul*, Porto Alegre, RS, Brasil, 2016.
- Andrade, E. R. et al. Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *Forest Ecology and Management*, v. 349, p. 73-84, 2015.
- Baggio, K. A.; Giehl, E. L. H.; Cândido-Júnior, J. F. Population structure, aggregation, and dispersal of *Euterpe edulis* Mart. at two sites of interior Atlantic Forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 95, n. 3, p. e20220695, 2023.
- Bellard, C. et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. - *Global Ecology Biogeography* v. 23, p. 1376–1386, 2014.
- Bird, A. Perceptions of epigenetics. *Nature*, v. 447, p. 396–398, 2007.
- Blows, M. W. A tale of two matrices: multivariate approaches in evolutionary biology. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 20, n. 1, p. 1-8, 2007.
- Bovi, M. L. A.; Godoy Júnior, G.; Spiering, S. H.; Camargo, S. B. Correlações fenotípicas entre caracteres avaliados nos estádios juvenil e adulto de açaizeiros. *Bragantia*, Campinas, v. 49, n. 2, p. 321-334, 1990.
- Braz, M. I. G.; Portela, R. C. Q.; Cosme, L. H. M.; Marques, V. G. C.; De Mattos, E. A. Germination niche breadth differs in two co-occurring palms of the Atlantic Rainforest. *Natureza & Conservação*, v. 12, p. 124–128, 2014. DOI: 10.1016/j.ncon.2014.09.003.
- Bradshaw, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In *Advances in genetics. Academic Press*, v. 13, p. 115-155, 1965.
- Brown, L. K., et al. Functional trait differentiation and turnover of tropical dry forest communities in response to simulated, experimentally induced hurricane disturbance. *Plos One*, v. 14, n. 2, 201
- Butler, W. L. e Kitajima, M. 1975. A tripartite model for chloroplast fluorescence. In: *Proceedings of the 3rd International Congress on Photosynthesis* (ed. M. Avron) p.13-24.
- Bolhar-Nordenkamp H.R., Long S.P., Baker N.R.: Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*. 3: 497-514, 1989.
- Cerqueira, A. F. et al. Habitat loss and canopy openness mediate leaf trait plasticity of an endangered palm in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, v. 53, n. 3, p. 567-576, 2021.

- Cerqueira, A.F., Sousa-Santos, C., dos Santos, M.S. *et al.* Can leaf traits related to photoacclimation help explain the disappearance of an endangered palm species in deforested landscapes?. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*. v. **37**, n. 26, 2025.
- Che, J.; Wang, Y.; Dong, A.; Cao, Y.; Wu, S.; Wu, R. A nested reciprocal experimental design to map the genetic architecture of transgenerational phenotypic plasticity. *Horticulture Research*, v. 11, n. 8, p. uhae172, 25 jun. 2024.
- Chen, Y. et al. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on leaf traits and photosynthesis in Chinese fir plantations. *Forest Ecology and Management*, v. 409, p. 1-8, 2018.
- Claussen, J.W. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. *Forest Ecology and Management*, v. 80, p. 245-255, 1996.
- Colombo, A. F.; Joly, C. Brazilian Atlantic Forest lato sensu: The most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. *Brazilian journal of biology*, v. 70, p. 697-708, 2010.
- Colmenares-Trejos, S. L. et al. Light and dispersal strategies structure palm community along an elevation gradient in the Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Botany*, v. 47, p. 275–293, 2024. DOI: 10.1007/s40415-024-00982-4.
- de Freitas, G.V., Silva, J.L.A., Ribeiro, D.R. et al. Functional trait patterns: investigating variation-covariation relationships and the importance of intraspecific variability along distinct vegetation types. *Community ecology*, 2024.
- Deminicis, B. B. et al. Dispersão natural de sementes: importância, classificação e sua dinâmica nas pastagens tropicais. *Archivos de Zootechnia*, v. 58, n. 224, p. 35-58, 2009.
- Didham, R. K.; Lawton, J. H. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, v. 31, p. 17-30, 1999.
- Dorneles, L. L. et al. Polinização de *Euterpe edulis* (Arecaceae) por abelhas em sistema agroflorestal na ilha de Santa Catarina. *Iheringia, Sér. Bot.*, Porto Alegre, v. 68, n. 1, p. 47-57, 2013.
- Emílio, T.; Pereira, H.; Costa, F. R. C. Intraspecific variation on palm leaf traits of co-occurring species- does local hydrology play a role? *Frontiers in Forests and Global Change*, v. 4, 2021.
- Epskamp, S., Cramer, A. O. J., Waldrop, L. J., Schmittmann, V. D., & Borsboom, D. (2012). qgraph: Network visualizations of relationships in psychometric data. *Journal of Statistical Software*, 48(4), 1–18.
- Evans, J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 78(1), 9-19, 1989.
- Falconer D.S. e Mackay T.F.C. Introduction to Quantitative Genetics. Addison-Wesley-Longman, Essex, UK, 1996.
- Faria, D. et al. The breakdown of ecosystem functionality driven by deforestation in a global biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, v. 283, 2023. DOI: 10.1016/j.biocon.2023.110126.

- Francis, P., de A. Unidades de Conservação, Territórios Quilombolas e Reservas da Agrobiodiversidade: áreas protegidas ou territórios ameaçados? Brasília: *Universidade de Brasília*, 2018.
- Frazer, G. W. et al. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. *Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies*, Millbrook, New York, v. 36, 1999.
- Galetti, M. et al. Priority areas for the conservation of Atlantic forest large mammals. *Biological Conservation*, v.142, n. 6, p. 1229-1241, 2009.
- Galloway, L. F. Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. *New Phytologist*, v. 166, n. 1, p. 93-99, abr. 2005.
- Galloway, L. F.; Etterson, J. R.; McGlothlin, J. W. Contribution of direct and maternal genetic effects to life-history evolution. *New Phytologist*, v. 183, n. 3, p. 826-838, jul. 2009.
- Galvão, A. P. M.; Medeiros, A. C. de S. Restauração da Mata Atlântica em áreas de sua primitiva ocorrência natural. *Embrapa Florestas*, 2002.
- Gatti, M. G., Campanello, P. I.; Goldstein, G. Growth and leaf production in the tropical palm *Euterpe edulis*: Light conditions versus developmental constraints. *Flora*, v. 206, p. 742-748, 2011.
- Gould, S. J. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, MA: Belknap Press, 1977
- Gianoli, E. Lack of differential plasticity to shading of internodes and petioles with growth habit in *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae). *International Journal of Plant Sciences*, v. 162, p. 1247–1252, 2001.
- Gianoli, E. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences* 165: 825–832, 2004.
- Givnish, T. J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, v. 106, p. 131-160, 1987.
- Givnish, T. J. (1988). Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15(1), 63-92.
- Godoy, O.; Valladares, F.; Castro-Díez, P. The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. *New Phytology*, v. 195, p. 912–922, 2012.
- Göldel, B. et al. Ambient light conditions and leaf structural traits affect leaf mass per area (LMA) in *Arabidopsis thaliana*: a test of the sun-screen hypothesis. *Plant, Cell & Environment*, v. 38, n. 7, p. 1391-1404, 2015.

- Handley, L. L., & Raven, J. A. (1992). The use of natural abundances of stable isotopes in plant physiology and ecology. *Plant, Cell & Environment*, 15(5), 565-577.
- Hanley, M. E., Lamont, B. B., Fairbanks, M. M., & Rafferty, C. M. (2007). Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(4), 157-178.
- Herman, J. J.; Sultan, S. E. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. *Frontiers in plant science*, v. 2, p. 102, 2011.
- Hikosaka, K. Otimização da distribuição de nitrogênio entre as folhas nas copas das plantas. *J Planta Res*, n. 129, p. 299–311, 2016.
- Hughes, A. et al. Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, v. 11, p. 609–623, 2008.
- Joly, C. A. et al. Seed germination of *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) in the Atlantic rain forest. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 22, n. 1, p. 13-18, 1999.
- Jónsdóttir, I. S.; Watson, M. A. Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource limited environments? In *The ecology and evolution of clonal growth in plants*. 1997.
- Kalaji, H. M., et al. (2017). Chlorophyll fluorescence: understanding crop performance—basics and applications. *Agronomy*, 7(4), 56.
- Kitajima, K. et al. (Eds.). Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity. Cambridge: *Cambridge University Press*, p. 160-180, 2010.
- Latzel V.; Fischer M.; Groot M.; Gutzat R.; Lampei C.; Ouborg J.; Parepa M.; Schmid K.; Vergeer P.; Zhang Y.; Bossdorf O. Parental environmental effects are common and strong, but unpredictable, in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, v. 237, n. 3, p. 1014-1023, 2023.
- Laurance, W. F., & Bierregaard, R. O. (1997). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. *University of Chicago Press*.
- Laurance, W. F. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology & Evolution*, v. 15, n. 4, p. 134-135, 2000.
- Lande, R.; Barrowclough, G. F. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In: Soulé ME, ed. Viable Populations for Conservation. *Cambridge University Press*; p. 87-124, 1987.
- Leal, A.; Benchimol, M.; Costa, H. C. M.; Faria, D.; Cazetta, E. Impacts of landscape-scale forest loss and a dry event on the demographic structure of the endangered palm *Euterpe edulis* Mart. in the Atlantic Forest. *Frontiers in Forests and Global Change*, v. 5, p. 909901, 20 set. 2022.
- Lorenzi, H.. Flora Brasileira – Arecacea (Palmeiras). 1ª ed. São Paulo: *Instituto Plantarum*. 2010.
- Li, Y. et al. Avanços na nutrição de magnésio fisiologia nas plantas. *Universidade Agrícola J Fujian*, v. 29, p. 74-80, 2000.

- Lima-Ribeiro, M. S. Efeitos de borda sobre a vegetação e estruturação populacional em fragmentos de Cerradão no Sudoeste Goiano, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 22, n. 2, p. 535–545, jun. 2008.
- Martinelli, L. A. et al. Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis. *Oficina de Textos*. 2009.
- Martins-Corder, M. P.; Saldanha, C. W. Germinação de sementes e crescimento de plântulas de diferentes progênies de *Euterpe edulis* Mart. R. *Trees*, Viçosa-MG, v.30, n.5, p.693-699, 2006.
- MacDougall, A.; Kellman, M. The understorey light regime and patterns of tree seedlings in tropical riparian forest patches. *Journal of Biogeography*, v. 19, p. 667-675, 1992.
- Matesanz S.; Gianoli, E.; Valladares, F. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. Year in evolutionary biology. Annals of the New York Academy of Sciences, v. 1206, p. 35– 55, 2010.
- Matesanz, S.; Blanco-Sánchez, M.; Ramos-Muñoz, M.; de la Cruz, M.; Benavides, R.; Escudero, A. Phenotypic integration does not constrain phenotypic plasticity: differential plasticity of traits is associated to their integration across environments. *New Phytol*, v. 231, p. 2359-2370, 2021.
- Matesanz, S. et al. Effects of parental drought on offspring fitness vary among populations of a crop wild relative. *Proceedings. Biological sciences*, v. 289, 2022.
- Meinzer, F.C. Functional convergence in plant responses to the environment *Oecologia*, v. 134, p. 1-11, 2003.
- Mendes, K. R.; Moreno, R. A.; Magalhães, N. dos S. Crescimento e eficiência fotossintética de uso do nitrogênio e fósforo em espécies florestais da Amazônia na fase juvenil. *Revista Trees*, Viçosa, v. 37, n. 4, p. 707–716, jul. 2013.
- Meneguelli-Souza, A. C., Vitoria, A. P., Vieira, T.O., Degli-Esposti, M. S. O.; Souza, C. M. M. Ecophysiological responses of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms to As5+ under different stress conditions. *Photosynthetica*, v. 54, n. 2, p. 243-250, 2016.
- Ministério do meio ambiente (MMA). Livro vermelho da flora do Brasil. MMA, Brasília, 2014.
- Miryeganeh, M. Transgenerational epigenetic inheritance in plants. *Genes*, v. 12, n. 8, p. 1106, 2021.
- Mori, S. A., Boom, B. M., de Carvalho, A. M., dos Santos, T. S. Southern Bahian moist forests. *The Botanical Review*, v. 49, p. 155-232, 1983.
- Myers, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, v. 403, p. 858–863, 2000.
- Nakazono, E. M. et al.. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. *Brazilian Journal of Botany*, v. 24, n. 2, p. 173–179, 2001.
- Navas, M. L.; Garnier, E. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, v. 23, p. 375-383, 2002.

- Neves, G. F. et al. Diversidade genética de *Syagrus coronata* e análise de componentes principais de características fenotípicas: uma palmeira do bioma semiárido brasileiro. *Biodiversity and Conservation*, v. 32, p. 4275–4293, 2023.
- Nicotra, A. B. et al. Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical Piper species. *American Journal of Botany*, v. 84, p. 1542–1552, 1997.
- Oda, G. A.; Portela, R. C. Q.; Pires, A. S.; Baker, W. J.; Emílio, t. Distribution of leaflet traits across different habitats: a phylogenetically controlled test using Neotropical palms. *Plant Ecology & Diversity*, v. 16, n. 5–6, p. 221–229, 2023. DOI: 10.1080/17550874.2023.2291044.
- Osnas, J. L. et al. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science Advances*, v. 4, n. 11, p.5824, 2018.
- Osunkoya, O.O.; Ash, J.E.; Hopkins, M.S.; Grahah, A. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology*, v. 82, p. 149-163, 1994.
- Parent, S. E. et al. Hydraulic capacity and water-use efficiency of California Bay (Umbellularia californica) leaves processed through the gut of a generalist herbivore (Trichoplusia ni). *Tree Physiology*, v. 28, n. 3, p. 435-443, 2008.
- Pfennig, D. W. Phenotypic plasticity & evolution: causes, consequences, controversies. Taylor & Francis; 2021.
- Pireda, S.; Oliveira, D.S.; Borges, N.L.; Ferreira, G.A.; Barroso, L.M.; Simioni, P.; Vitória, A.P.; Da Cunha, M. Acclimatization capacity of leaf traits of species cooccurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. *Environmental and Experimental Botany*, v. 164, p. 190–202, 2019.
- Pinzón-Torres, J. A.; Schiavinato, M. A. Crescimento, eficiência fotossintética e eficiência do uso da água em quatro espécies de leguminosas arbóreas tropicais. *Hoehnea*, [S.l.], v. 35, n. 3, p. 395–404, 2008.
- Poorter, H., & Evans, J. R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116(1-2), 26–37, 1998.
- Poorter, L.; Bongers, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733-1743, 2006.
- Reese, A. T. et al. Variation in Plant Response to Herbivory Underscored by Functional Traits. *Plos One*, v. 11, n. 12, 2016.
- Redding, T. E.; Hope, G. D.; Fortin, M. J.; Schmidt, M. G.; Bailey, W. G. Spatial patterns of soil temperature and moisture across subalpine forest-clearcut edges in the southern interior of British Columbia. *Canadian Journal of Soil Science*, v. 83, p. 121-130, 2003.
- Reis, I. P.; Rocha-Santos, L.; Leal, A.; Faria, D.; Mielke, M. S. Landscape forest loss changes sunfleck dynamics in forest fragments of southern Bahia, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, v. 37, n. 2, p. 64-71, 2021.

- Rezende, R. S. et al. Nitrogen and phosphorus addition alter leaf traits and litter decomposition in a tropical seasonal forest. *Plant and Soil*, v. 429, n. 1-2, p. 423-435, 2018.
- Richards, C. L.; Albert, V. A.; Wendel, J. F. et al. Ecological plant epigenetics: Evidence from model and non-model species, and the way forward. *Ecology Letters*, v. 20, n. 12, p. 1576–1590, 2017.
- Ricklefs, Robert. A economia da natureza. 7 Rio De Janeiro: *Guanabara Koogan*, 606 p, 2018.
- Sack, L. et al. The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment*, v. 26, n. 8, p. 1343-1356, 2003.
- Santana, F. D. Dispersão de sementes de *Marantaceae*: o papel da heterogeneidade ambiental nas interações planta-dispersor e nos padrões de distribuição de ervas de sub-bosque na Amazônia central. 2017.
- Santos, A. S.; Cazetta, E.; Dodonov, P.; Faria, D.; Gaiotto, F. A. Landscape-scale deforestation decreases gene flow distance of a keystone tropical palm, *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). *Ecology and Evolution*, v. 6, n. 18, p. 6586-6598, 2016.
- SANTOS, M. L. S. dos, França, S., Gomes, F. P., Nascimento, J. L. do, Silva, L. dos A.; Mielke, M. S. Low light availability affects leaf gas exchange, growth and survival of *Euterpe edulis* seedlings transplanted into the understory of an anthropic tropical rainforest. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, v. 74(3), p. 167-174, 2012.
- Scarano, F. R.; Ceotto, P. Atlantic forest hotspot status: an overview. *Biodiversity and Conservation*, v. 24, n. 11, p. 2319-2331, 2015.
- Schlichting, C. D. Phenotypic integration and environmental change. What are the consequences of differential phenotypic plasticity – of traits. *BioScience*, v. 39, p. 460– 464, 1989.
- Schlichting, L. et al. Remote sensing of chlorophyll content in Amazonian rainforests: a review and an update of recent progress. *International Journal of Remote Sensing*, v. 36, n. 1, p. 1-33, 2015.
- Schulz, M. et al. Juçara fruit (*Euterpe edulis* Mart.): Sustainable exploitation of a source of bioactive compounds. *Food Research International*, v. 89, n. 1, p. 14-26, 2016.
- Soares, L. A. S. S. et al. Implications of habitat loss on seed predation and early recruitment of a keystone palm in anthropogenic landscapes in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Plos one*, v. 10, n. 7, p. e0133540, 2015.
- Soares-Filho, B. S., Rodrigues, H. O., Follador, M., & Oliveira, L. J. C. Modeling the spatial dynamics of deforestation in the Amazon: a multi-year assessment. *Biotropica*, v. 46, n. 1, p. 7-16, 2014
- Souza, A. F.; Martins, F. R.; Silva-Matos, D. M. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Canadian Journal of Botany*, v. 78, n. 8, p. 1227-1237, 2000.
- Sultan, S. E. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, v. 44, p. 363-383, 1995.

- Sultan, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci.* 5: 537–542, 2000.
- Sultan, S. E. “Evolutionary implications of individual plasticity,” in Transformations of Lamarckism: from Subtle Fluids to Molecular Biology, eds S. Gissis, and E. Jablonka (*Cambridge: MIT Press*), p. 193–204, 2011.
- Swaine, M., D.; Whitmore, T., C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetation*, v. 75, p. 81-86, 1988.
- Tabarelli, M. et al. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation*, v. 143, n. 10, p. 2328-2340, oct. 2010.
- Terashima, I. et al. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiology*, v. 141, n. 2, p. 391-399, 2006.
- Tholen, D.; Boom, C.; Zhu, X. G. Opinion: Prospects for improving photosynthesis by altering leaf anatomy. *Plant Science*, v. 197, p. 92–101, dez. 2012.
- Thomas, W. W. Natural vegetation types in southern Bahia. In: Prado, P. I., Landau, E. C., Moura, R. T., Pinto, L. P. S., Fonseca, G. A. B., & Alger, K. (Eds.). Corredor De Biodiversidade da Mata Atlântica do Sul da Bahia. Publicação em CD-ROM, Ilhéus, IESB/CI/CABS/UFMG/UNICAMP, p. 1-4. 2003.
- Tomlinson, P. B. *The structural biology of palms*. Oxford: Clarendon Press, 1990. 477 p.
- Valladares F, Laanisto L, Niinemets Ü, Zavala MA (2016) Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology Diversity*. 9:237–251.
- Vianna, S. A. *Euterpe* in *Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2020. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB15712>.
- Violle, C. et al. Oikos: Let the concept of trait be functional! *Oikos*, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.
- Violle, C. et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Ecology Letters*, v. 15, n. 6, p. 634-647, 2012.
- Violle, C. et al. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters*, v. 14, p. 782–787, 2011.
- Vitoria, A. P., Vieira, T. De, O., Camargo, P. De B.; Santiago, L. S. Using leaf $\delta^{13}\text{C}$ and photosynthetic parameters to understand acclimation to irradiance and leaf age effects during tropical forest regeneration. *Forest Ecology and Management*, v. 379, p. 50-60, 2016.
- Wang, Y. et al. Effects of nitrogen addition on leaf traits and photosynthesis in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China. *Forest Ecology and Management*, v. 409, p. 9-16, 2018.
- Westoby, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, v. 199, p. 213-227, 1998.

- Westoby, M.; Wright, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in ecology & evolution*, v. 21, n. 5, p. 261–268, 2006.
- Whittle, C. et al. Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana*. *Botany*, v. 87, p. 650–657, 2009
- Wright, I. J., et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.
- Yamori, W., & Shikanai, T. (2016). Physiological functions of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis and plant growth. *Annual Review of Plant Biology*, 67, 81-106.
- Yang, L. et al. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Research*, v.98, p.12-19, 2006.
- Yang, F. et al. Effect of interactions between light intensity and red-to-far-red ratio on the photosynthesis of soybean leaves under shade condition. *Environmental and Experimental Botany*, v. 150, n. 1, p. 79-87, 2018.
- Xia, Z. , Ele, Y. , Zhu, Z. , Corpeleões, H. , e Li, C. Covariações e compensações de estratégias de aquisição de fósforo (P) em *Populus euphratica* dióico conforme afetado pela disponibilidade de água no solo . *Ecologia Funcional* , 36 , 3188 – 3199, 2022.
- Zarco-Tejada, P.J. et al. Hyperspectral indices and model simulation for chlorophyll estimation in open-canopy tree crops. *Remote Sensing of Environment*, v. 90, n. 4, p. 463-476, 2004.

8. ANEXO

Tabela 3. Atributos foliares mensurados para os indivíduos de condição natural. Letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as porcentagens de transmitâncias. Os dados para a análise estatística foram normalizados a partir da transformação *boxcox* e a significância foi obtida por ANOVA two way seguido do teste *pós-hoc* Teste de Tukey ($p < 0,05$). Valores correspondem a médias e desvios padrão obtidos para 15 amostras independentes. AF = área foliar, EF = espessura foliar, DF = dureza foliar, MFE = massa foliar específica e IC = índice de clorofila. Fonte: adaptado de Cerqueira et al., 2021.

Luz (T%)	AF (cm ²)	EF (mm)	DF (N mm ⁻¹)	MFE (g m ⁻²)	IC
4,51	40,65±7,54 ^{ab}	0,16±0,02 ^d	0,91±0,09 ^a	34,26±9,18 ^{def}	33,59±2,38 ^{ab}
5,01	46,53±10,84 ^{ab}	0,16±0,01 ^{cd}	0,80±0,10 ^{abc}	28,72±6,91 ^f	32,49±2,35 ^{abc}
5,14	42,59±10,74 ^{ab}	0,17±0,01 ^{bcd}	0,76±0,07 ^{abcd}	29,93±7,43 ^{ef}	37,25±2,52 ^a
5,37	49,43±11,98 ^a	0,17±0,01 ^{bcd}	0,70±0,17 ^{bcd}	35,55±9,80 ^{bcd}	29,67±2,20 ^{bcd}
5,67	44,59±10,83 ^{ab}	0,19±0,01 ^{ab}	0,66±0,16 ^{cde}	34,88±10,82 ^{cdef}	25,49±1,22 ^{de}
6,17	48,05±8,27 ^a	0,18±0,01 ^{abc}	0,67±0,10 ^{cde}	31,07±13,30 ^f	28,35±2,44 ^{cd}
6,33	40,15±8,97 ^{ab}	0,19±0,03 ^{ab}	0,44±0,03 ^{fg}	47,26±14,49 ^{abcde}	25,51±1,93 ^{de}
6,55	38,26±5,88 ^{ab}	0,18±0,02 ^{abc}	0,65±0,08 ^{cde}	55,15±11,42 ^{ab}	28,50±2,13 ^{cd}
7,06	36,21±8,35 ^{ab}	0,19±0,02 ^{ab}	0,59±0,12 ^{def}	60,13±20,76 ^{ab}	20,01±2,21 ^f
7,08	48,55±8,57 ^a	0,17±0,02 ^{abcd}	0,76±0,11 ^{abcd}	28,60±6,63 ^f	31,96±2,03 ^{abc}
7,15	47,68±10,41 ^{ab}	0,18±0,01 ^{abc}	0,85±0,10 ^{ab}	30,61±9,18 ^{ef}	29,30±2,68 ^{cd}
7,43	36,30±8,44 ^{ab}	0,20±0,02 ^a	0,62±0,08 ^{cdef}	50,95±15,33 ^{abcd}	25,97±2,06 ^{de}
7,68	35,78±7,31 ^b	0,21±0,04 ^a	0,50±0,09 ^{efg}	53,32±13,97 ^{abc}	26,53±2,51 ^{de}
8,31	43,66±9,15 ^{ab}	0,19±0,02 ^{abc}	0,70±0,05 ^{bcd}	48,90±14,11 ^{abcde}	27,32±1,44 ^{cde}
9,36	36,75±8,58 ^{ab}	0,20±0,03 ^a	0,38±0,04 ^g	65,65±16,58 ^a	22,26±2,64 ^{ef}