

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS
CAMPÔS DE JABOTICABAL

VARIAÇÕES INTRA E INTERESPECÍFICAS NA TEMPERATURA ÓTIMA DA
FOTOSSÍNTESE DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE FLORESTA TROPICAL
SEMIDECIDUAL

Mateus Colucci Fabbris

Trabalho apresentado à Faculdade de Ciências
Agrárias e Veterinárias – UNESP, Câmpus de
Jaboticabal, para a obtenção do título de
Bacharel em Ciências Biológicas.

Jaboticabal - SP
1º semestre/2024

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS
CAMPÔS DE JABOTICABAL

VARIAÇÕES INTRA E INTERESPECÍFICAS NA TEMPERATURA ÓTIMA DA
FOTOSSÍNTESE DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE FLORESTA TROPICAL
SEMIDECIDUAL

Mateus Colucci Fabbris

Orientador: Prof. Dr. Tomas Ferreira Domingues

Co-orientador: Prof. Dr. Davi Rodrigo Rossatto

Trabalho apresentado à Faculdade de Ciências
Agrárias e Veterinárias – UNESP, Câmpus de
Jaboticabal, para a obtenção do título de
Bacharel em Ciências Biológicas.

Jaboticabal - SP

1º semestre/2024

F113v	Fabbris, Mateus Colucci Variações intra e interespecíficas na temperatura ótima da fotossíntese de espécies arbóreas de Floresta Tropical Semidecidual / Mateus Colucci Fabbris. -- Jaboticabal, 2024 35 p. : tabs., fotos Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal Orientador: Tomas Ferreira Domingues Coorientador: Davi Rodrigo Rossatto 1. Mudanças climáticas. 2. Ecologia. 3. Análise foliar. 4. Camada Limite. 5. Reflorestamento. I. Título.
-------	---

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JULIO DE MESQUITA FILHO"
CÂMPUS JABOTICABAL



NOME COMPLETO DO AUTOR

Mateus Colucci Fabris

TÍTULO DO TRABALHO ACADÊMICO:

**Variações intra e interespecíficas na temperatura ótima da fotossíntese de espécies
arbóreas de Floresta Tropical Semidecidual**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentada à Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Departamento de Biologia da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal, para
obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Tomas Ferreira Domingues

Coorientador: Prof. Dr. Davi Rodrigo Rossatto

Área de Concentração:

Data da defesa: 26/06/2024

(X) Aprovado

() Reprovado

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Tomas Ferreira Domingues

FFCLRP - Universidade de São Paulo – USP – Ribeirão Preto

Documento assinado digitalmente
TONY FERREIRA DOMINGUES
Data: 02/07/2024 14:54:59-0300
Verifique em <https://validar.itb.gov.br>

Prof. Dr. Eduardo Haberman

FFCLRP - Universidade de São Paulo – USP – Ribeirão Preto

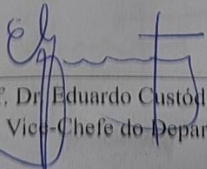
Documento assinado digitalmente
EDUARDO HABERMANN
Data: 02/07/2024 18:00:25-0300
Verifique em <https://validar.itb.gov.br>

Dr. Tony César de Souza Oliveira

FFCLRP - Universidade de São Paulo – USP – Ribeirão Preto

Documento assinado digitalmente
TONY CESAR DE SOUZA OLIVEIRA
Data: 03/07/2024 11:21:30-0300
Verifique em <https://validar.itb.gov.br>

Aprovado em reunião do Conselho do Departamento em: 12/07/2024


Prof. Dr. Eduardo Custódio Gasparino
Vice-Chefe do Departamento

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
2. OBJETIVOS	12
2.1. OBJETIVO GERAL	12
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	12
3. METODOLOGIA.....	12
3.1. ÁREA DE ESTUDO	12
3.2. COLETA DOS DADOS	13
3.3. AJUSTE DAS CURVAS DA TEMPERATURA ÓTIMA DA FOTOSSÍNTESE ..	14
3.4. DETERMINAÇÕES DA MASSA FOLIAR POR ÁREA E CAMADA LIMITE ..	15
3.5. ANÁLISE DOS DADOS.....	16
4. RESULTADOS	17
4.1. VARIAÇÕES NOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS PARA DIFERENTES NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO.....	19
4.2. VARIAÇÕES DENTRO E ENTRE OS GRUPOS SUCESSIONAIS	21
4.3. ANÁLISE DE REGRESSÃO LINEAR ENTRE OS ATRIBUTOS FUNCIONAIS	22
5. DISCUSSÃO	23
5.1. VARIAÇÕES INTRA E INTERESPECÍFICAS NOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS	23
5.2. VARIABILIDADE PARA OS GRUPOS FUNCIONAIS	24
5.3. PADRÕES DE CORRELAÇÃO ENTRE OS ATRIBUTOS FUNCIONAIS	25
6. CONCLUSÃO.....	26
7. REFERÊNCIAS	27

RESUMO

Estudos sobre a temperatura ótima da fotossíntese (T_{opt}) têm sido cada vez mais frequentes nos últimos anos, devido a sua importância no entendimento de um cenário futuro de mudanças climáticas. Porém, poucos buscaram investigar como a T_{opt} se comporta em níveis mais específicos de organização, como dentro de uma espécie. Os que o fizeram, visaram entender a aclimação dessas espécies em diferentes condições ambientais de crescimento. O objetivo deste estudo foi investigar como se dão as variações intra e interespecíficas na T_{opt} , em espécies que estão sujeitas às mesmas condições ambientais. O segundo objetivo foi apoiado na sucessão ecológica, no qual testamos a hipótese de que variações intraespecíficas na T_{opt} são mais pronunciadas em espécies iniciais do processo sucessional, devido ao ambiente ser geralmente mais desafiador. Coletamos dados de 10 espécies, distribuídas em diferentes grupos sucessionais, nas quais, como amparo para a T_{opt} , foram obtidos também dados sobre a capacidade máxima de carboxilação da RuBisCO (V_{cmax}), razão da massa por área foliar (LMA) e a espessura da camada limite (BL), onde também buscamos testar as correlações entre eles. Nossos resultados evidenciaram uma grande importância para as variações intraespecíficas na T_{opt} , o que sugere uma boa aclimação às mudanças de temperaturas globais. Os grupos sucessionais tiveram uma variação muito baixa na T_{opt} , tanto dentro, como entre eles, o que coloca em xeque a relevância dessa classificação em estudos de ecologia funcional.

Palavras-chave: camada limite, grupos sucessionais, razão massa por área foliar, capacidade fotossintética, condutância estomática, atributos funcionais, mudanças climáticas, reflorestamento.

ABSTRACT

Studies on the optimal temperature for photosynthesis (T_{opt}) have become increasingly common in recent years due to their significance in understanding future scenarios of climate change. However, few have investigated how T_{opt} behaves at more specific levels of organization, such as within a species. Those that have aimed to understand the acclimation of these species to different environmental growth conditions. The aim of this study was to investigate intra and interspecific variations in T_{opt} among species subjected to the same environmental conditions. The second objective was grounded in ecological succession, where we tested the hypothesis that intraspecific variations in T_{opt} are more pronounced in early successional species due to the generally more challenging environment. We collected data from 10 species distributed across different successional groups, obtaining data on maximum RuBisCO carboxylation capacity (V_{cmax}), leaf mass per area (LMA), and boundary layer (BL) to support our analysis of T_{opt} . Correlations between these variables were also examined. Our results highlight the significant importance of intraspecific variations in T_{opt} , suggesting robust acclimation to global temperature changes. Successional groups showed minimal variation in T_{opt} both within and between them, questioning the relevance of this classification in functional ecology studies.

Keywords: boundary layer, successional groups, leaf mass per area, photosynthetic capacity, stomatal conductance, functional traits, climate change, reforestation.

1. INTRODUÇÃO

À medida que as mudanças climáticas se intensificam, torna-se cada vez mais evidente sua influência direta e indireta sobre a vida no planeta (Mora *et al.*, 2018). Tão importante quanto entender como lidamos com essas transformações, está em entendermos como os organismos vêm sendo afetados por elas, como exemplo as plantas, que estão intimamente ligadas ao dióxido de carbono (CO₂) e a temperatura para sua sobrevivência, que são recursos e condições que estão em constante mudança (Hammond *et al.*, 2022; Walker *et al.*, 2021; Williams *et al.*, 2012). Compreender o comportamento das plantas frente a essas alterações torna-se crucial para buscarmos melhores formas de conservar biomas e áreas reflorestadas. Para isso, é necessário investigar características importantes para as estratégias de sobrevivência das plantas, como características fotossintéticas e foliares, que estão intimamente relacionadas e são fundamentais para interpretarmos o comportamento desses organismos (Daudet *et al.*, 1999; Poorter & Bongers, 2006; Yamori *et al.*, 2005). Além disso, é fundamental que tais investigações se dediquem às variações intra e interespecíficas (Albert *et al.*, 2010), para entendermos melhor se essas variações são significativas dentro das espécies e quão relevante elas são quando comparadas entre elas, como também quais espécies ou grupos são beneficiados ou prejudicados quando expostos a esse ambiente em desequilíbrio.

Um atributo funcional foliar chave para entendermos o comportamento ecológico das plantas é a razão massa foliar por área (LMA) (Reich & Walters, 1994; Poorter *et al.*, 2009). Esse atributo funcional desempenha um importante papel nos estudos voltados para a capacidade fotossintética, pois influencia a absorção de luz e a difusão de CO₂ para o sítio de carboxilação da RuBisCO (Hanba *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004). Os valores expressos pelos atributos funcionais foliares, como o LMA, variam sob diferentes condições ambientais, como incidência de luz, concentração de CO₂ e temperatura, mas também há uma diferença na plasticidade dessas variações para diferentes grupos funcionais (Poorter *et al.*, 2009). Em ambientes com menor luminosidade, por exemplo, é comum encontrar folhas com valores menores de LMA (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016). Essas variações no LMA estão bem consolidadas na literatura, elas existem tanto intra, como interespecificamente, inclusive a amplitude dessas variações são próximas entre as duas escalas (Jung *et al.*, 2010; Messier *et al.*, 2010).

A camada limite (BL, do inglês *boundary layer*) da folha também tem grande relação com a área da folha e pode exercer influência sobre a sua fotossíntese ao determinar a taxa

de troca de calor por convecção (Daudet *et al.*, 1999). Esta camada trata-se do ar que está em contato direto com a folha, agindo como um divisor da superfície foliar com a atmosfera (Schuepp, 1993). Ela tem sua espessura potencialmente alterada por diferentes variáveis, como a largura da folha, as ondulações e rugosidade em sua superfície, sua pilosidade, espessura e inclinação em relação ao vento (Nobel, 1999; Schuepp, 1993; Fauset *et al.*, 2018). Alterações na BL levam a variações na temperatura e umidade de sua massa de ar, por exemplo, uma BL mais espessa tende a elevar a umidade (Collatz *et al.*, 1991) e a temperatura (Leigh *et al.*, 2017) nessa faixa de ar, o que pode levar a alterações na fotossíntese, como na abertura e fechamento estomático, transpiração e na assimilação de carbono.

As condições ambientais também exercem influência direta sobre a capacidade fotossintética de uma planta, como exemplo, a temperatura, pois à medida que esta aumenta, a fotossíntese é otimizada até atingir um valor ótimo (Chunhua *et al.*, 2022). No entanto, quando a temperatura ótima é ultrapassada, ocorre uma redução nessa capacidade devido a distúrbios na capacidade máxima de carboxilação da RuBisCO (V_{cmax}), capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}) e condutância estomática (g_s) (Slot *et al.*, 2021). Pensando nisso, chegamos à temperatura ótima do V_{cmax} (T_{opt}), que é um atributo que representa a temperatura onde o V_{cmax} está em seu máximo (Medlyn *et al.*, 2002).

Alterações na T_{opt} estão associadas à capacidade adaptativa das plantas em ajustar seus atributos fotossintéticos ao ambiente de crescimento (Yamori *et al.*, 2013). Em climas mais quentes, é comum encontrar valores mais altos de T_{opt} , o que evidencia a influência do ambiente na otimização da capacidade fotossintética (Bennett *et al.*, 2021; Huang *et al.*, 2019, Oliveira *et al.*, 2023). Há estudos que investigam as variações intraespecíficas na T_{opt} , porém explorando essas variações em indivíduos submetidos a diferentes condições ambientais, visando entender a aclimação dessas espécies (Hikosaka *et al.*, 2006; Ishikawa *et al.*, 2007; Zaka *et al.*, 2016).

A intenção deste estudo é investigar as variações intraespecíficas, mas diferentemente dos trabalhos citados, queremos entender essas variações para indivíduos que cresceram em um ambiente muito semelhante, algo que permanece vago na literatura. Disso trouxemos um primeiro questionamento: (i) Para espécies que cresceram e estão sujeitas a condições ambientais semelhantes, as variações intraespecíficas na temperatura ótima da fotossíntese (T_{opt}), serão maiores do que as variações interespecíficas? É difícil supor uma resposta para essa pergunta, pois pouco se sabe sobre os mecanismos que levam a variações

na T_{opt} (Kumarathunge *et al.*, 2019). Acreditamos que esses mecanismos sofram influência das variações em outros atributos foliares que estão relacionados a capacidade fotossintética, como o LMA (Yamori *et al.*, 2005), que pode influenciar em diferentes variáveis na fotossíntese, como a competição interna de fótons e CO_2 (Poorter *et al.*, 1990), resistência interna à transferência de CO_2 (Lloyd *et al.*, 1992) e a chegada do CO_2 na RuBisCO (Hanba *et al.*, 1999), mas também a BL (Daudet *et al.*, 1999), que leva a alteração na umidade e temperatura em contato com a folha, sendo exemplos de mecanismos que podem levar a variações no V_{cmax} , potencialmente também na T_{opt} . Devido a possível relação da T_{opt} com esses atributos, propomos verificar a composição das variações intra e interespecífica para o V_{cmax} , LMA e BL também.

Folhas que possuem maior BL são folhas que retém mais calor e vapor d'água transpirado em sua camada limite (Collatz *et al.*, 1991). Isso deve fazer com que essas folhas tenham um menor fechamento estomático em temperaturas mais altas, quando comparado às folhas com baixo BL, já que haverá maior umidade em contato com os estômatos nessas altas temperaturas, o que faz com que seu fechamento seja menos intenso (Shope, Peak & Mott, 2008). Porém, devemos ser cautelosos quanto a essa suposição, pois existem outras condições que também exercem influência sobre a abertura e fechamento estomático, como a temperatura (Fredeen & Sage, 1999), sendo que ela também se altera entre diferentes BL. As folhas com alto BL têm excessivo aumento de temperatura em sua camada limite pela maior retenção de umidade no local (Collatz *et al.*, 1991), o que pode afetar de maneira favorável ou desfavorável o fechamento estomático nessas altas temperaturas.

Dessa forma, interpretamos que a BL exercerá influência sobre a T_{opt} , e também que as folhas com maior BL são também as folhas com maiores T_{opt} , pois elas devem ser capazes de manter seus estômatos mais abertos em temperaturas mais elevadas. A partir do balanço térmico da BL, podemos fazer outra suposição, na qual as plantas irão se ajustar à temperatura a que estão submetidas. Ou seja, as folhas com maior BL terão sua T_{opt} em temperaturas mais altas, enquanto as com baixa BL, em temperaturas mais baixas.

Em estudo de Gratani *et al.* (2009), realizado com espécies de dunas no Mediterrâneo, foi visto que as plantas que possuíam folhas com LMA mais alto podiam também fotossintetizar por longos períodos e em temperaturas mais elevadas, que se deve ao fato dessas plantas possuírem taxas de transpiração mais baixas em temperaturas superiores, quando comparadas a outras. Uma taxa de transpiração mais baixa pode resultar em um maior aquecimento da folha, isso significa que essas plantas devem se aclimatar na

condição mais quente que é imposta a ela. Dessa forma interpretamos que o LMA também exerça uma relação positiva com a T_{opt} , onde as plantas com maior LMA tenham seu maior V_{cmax} em temperaturas mais elevadas, em oposição às plantas com baixo LMA.

Foi pensando nisso que trouxemos o LMA e o BL para este estudo, já que eles podem servir de base para entendermos as variações na T_{opt} , visto que pode haver íntima relação entre eles. Dessa forma, entendemos que as variações na T_{opt} dentro e entre as espécies sejam reais, já que elas são para o LMA (Jung *et al.*, 2010; Messier *et al.*, 2010) e para o BL (Daudet *et al.*, 1999), assim, se julgamos que esses dois atributos exercem certa influência sobre a T_{opt} , então podemos supor que as variações na T_{opt} dentro das espécies também ocorram. Para testar essa influência, também iremos analisar a correlação da T_{opt} com o LMA e o BL, supondo que as correlações sejam significativas nos dois casos.

Existem estudos que mostram que o LMA varia também para outras escalas de classificação, como entre diferentes grupos sucessionais, no qual as espécies típicas de fases iniciais da sucessão ecológica possuem características aquisitivas, ou seja, com menor LMA quando comparadas às especialistas em estágio sucessional tardio (Poorter *et al.*, 2004; Letcher *et al.*, 2015). Sabendo dessas variações no LMA entre grupos sucessionais e também que elas ocorrem entre indivíduos de uma mesma espécie, levantamos um segundo questionamento: (ii) As variações na T_{opt} são mais pronunciadas nos estágios sucessionais iniciais ou finais? Para essa pergunta, entendemos que as variações serão maiores em plantas estágio sucessional inicial, pois elas investem mais rapidamente em reprodução e crescimento, ao contrário das espécies em estágio tardio (Poorter *et al.*, 2008), isso possivelmente as tornam mais vulneráveis a pressões seletivas (variáveis ambientais e competição), fazendo com que tenham maior variabilidade genética e consequente maior variação nos atributos funcionais entre os indivíduos, estando entre estes atributos a T_{opt} . Outro fator que deve influenciar na maior variação intraespecífica dentro do estágio sucessional inicial é a plasticidade fenotípica, no qual, estas espécies são frequentemente expostas a variáveis ambientais mais intensas e imprevisíveis, o que pode exigir uma variação fenotípica mais rápida e flexível. Diferente das tardias, que são geralmente expostas a ambientes mais estáveis, exigindo respostas adaptativas menos intensas.

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GERAL

Investigar as variações intra e interespecífica em atributos funcionais de diferentes espécies arbóreas, em estágios sucessionais distintos de Floresta de Mata Atlântica Semidecidual.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Investigar as variações intra e interespecífica na T_{opt} , V_{cmax} , LMA e BL para indivíduos que cresceram e estão sujeitos a condições ambientais semelhantes.
- b) Examinar as variações na T_{opt} , V_{cmax} , LMA e BL em estágios sucessionais iniciais e tardios.
- c) Verificar as correlações entre a T_{opt} com o LMA e BL.

3. METODOLOGIA

3.1. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em uma área de reflorestamento em Mata Atlântica de Floresta Estacional Semidecidual, localizada no município de Ribeirão Preto, estado de São Paulo, dentro dos domínios da Universidade de São Paulo (USP-RP). Pela classificação de Köppen a região é considerada tropical úmida e seca (Aw), caracterizada pela sazonalidade, apresentando inverno seco e verão chuvoso, a precipitação média anual entre os anos de 1981 e 2002 foi de 1467,9 mm e temperatura média anual no período entre 1937 e 2002 foi de 22,6 °C (Kotchetkoff-Henriques, 2003).

Esta área faz parte de um projeto pioneiro de reflorestamento com espécies nativas, realizado entre 1998 e 2002, em uma área de 45 hectares no Campus USP-RP, resultando na criação do Banco *in vivo* de Diversidade Genética (BDG). Cerca de 60 mil mudas de 45 espécies arbóreas da floresta estacional semidecidual, provenientes das bacias dos rios Pardo e Mogi-Guaçu, foram plantadas. Esse projeto contribuiu para um aumento de 20% na cobertura vegetal da área urbana de Ribeirão Preto. O BDG foi planejado para ser uma fonte de sementes com alta diversidade genética, permitindo a realização de pesquisas em ecologia funcional. O BDG é objeto de investigações científicas visando compreender como os atributos funcionais das espécies arbóreas estão relacionados à sua capacidade de sobrevivência.

3.2. COLETA DOS DADOS

Definimos dez espécies arbóreas encontradas no BDG. Para cada espécie, foram selecionados cinco indivíduos que estavam expostos ao pleno sol, com folhas maduras e em bom estado fitopatológico. Entre as espécies coletadas, cinco são de estágios sucessionais iniciais, sendo três pioneiras: *Aegiphila integrifolia* (Jacq.) Moldenke., *Croton urucurana* Baill. e *Luehea divaricata* Mart.; e duas secundárias iniciais: *Guazuma ulmifolia* Lam. e *Lafoensia pacari* A.St.-Hil. Cinco são de estágios finais, sendo duas secundárias tardias: *Ceiba speciosa* (A.St.-Hil.) Ravenna, *Genipa americana* L.; e três clímax: *Eugenia uniflora* L., *Hymenaea courbaril* L. e *Myroxylon peruiferum* L.f. (BFG, 2020). Os grupos sucessionais foram então consolidados em duas categorias distintas: espécies iniciais, que abrangem as pioneiras e secundárias iniciais, e espécies tardias, englobando as secundárias tardias e clímax. As coletas foram realizadas de forma sistemática, evitando a repetição de espécies em locais próximos na floresta, o que contribui para uma amostragem mais abrangente da diversidade presentes na área.

Foram realizadas medições das trocas gasosas para cada indivíduo. Para isso, ramos foram coletados das copas de cada um deles, com o auxílio de um podão. Em seguida, foi restabelecido o fluxo de água no xilema por meio de um segundo corte feito dentro da água, conforme ilustrado na Fig. 1. Posteriormente, utilizando um sistema portátil de troca de gases (LI-6800, Li-Cor Inc., Licor, NE, EUA), foram realizadas curvas em resposta à temperatura. Após um período suficiente para a estabilização das trocas gasosas, a temperatura da câmara foi gradualmente aumentada de 19°C a 49°C, com o aumento de 2°C a cada três a cinco minutos, dependendo do tempo de estabilização da curva. Dessa forma, foi possível iniciar as curvas com a temperatura da folha próxima a 25 °C, encerrando-a em valores próximos a 45 °C, o que permitiu ultrapassar a T_{opt} de todos os indivíduos.

No mesmo ramo utilizado para as curvas, coletamos pelo menos dez folhas maduras, para os cálculos de LMA e BL. Quando possível, uma das folhas coletadas foi a mesma utilizada para as curvas de resposta à temperatura.



Figura 1. Uso do sistema portátil de troca de gases em ramo no qual foi restabelecido o fluxo de água no xilema.

3.3. AJUSTE DAS CURVAS DA TEMPERATURA ÓTIMA DA FOTOSSÍNTESE

Para obter a capacidade máxima aparente de carboxilação da RuBisCO (V_{cmax}), aplicamos a abordagem conhecida como método "One-Point". Este método se baseia em uma única medida de assimilação sob luz saturante (A_{sat}) e concentração ambiente de CO_2 (400 ppm), conforme descrito por De Kauwe *et al.* (2016) e Oliveira *et al.* (2023).

O V_{cmax} foi então ajustado usando a equação proposta por Oliveira *et al.* (2023) (Eqn. 1):

$$V'_{\text{cmax}-\rho} = \frac{A_{\text{sat}}}{\left(\frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_m} - 0.015 \times \rho \right)} \quad \text{Eqn. 1}$$

onde C_i é a concentração intercelular de CO_2 , Γ^* é o ponto de compensação de CO_2 na ausência de respiração mitocondrial, e K_m é a constante de Michaelis-Menten da RuBisCO, com as duas últimas estimadas segundo as equações propostas por Bernacchi *et al.* (2001). A constante 0,015 é a razão estimada para a respiração mitocondrial sob luz (R_{day}), assumida como constante e igual a 1,5% do valor de V_{cmax} , ρ é o fator de conversão desta constante dependente da temperatura.

Para descrever a relação do $V_{\text{cmax}-\rho}$ com a temperatura, utilizamos as equações de Arrhenius para R_{day} (Eqn. 2):

$$R_{dayT_k} = R_{day25} \exp\left(\frac{E_{aR} \times 10^3 (T_k - 298.15)}{298.15 R T_k}\right) \quad \text{Eqn. 2}$$

e para V_{cmax} (Eqn. 3):

$$V_{cmaxT_k} = V_{cmax25} \exp\left[\frac{E_{aV} \times 10^3 (T_k - 298.15)}{298.15 R T_k}\right] \frac{1 + \exp\left(\frac{298.15 \Delta S_V - H_{dV} \times 10^3}{298.15 R}\right)}{1 + \exp\left(\frac{T_k \Delta S_V - H_{dV} \times 10^3}{T_k R}\right)} \quad \text{Eqn. 3}$$

Onde R_{dayT_k} e V_{cmaxT_k} são as taxas de processo da R_{day} e do V_{cmax} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em certa temperatura, T_k (K), enquanto que R_{day25} e V_{cmax25} representam essas taxas a 25 °C, E_{aR} e E_{aV} (kJ mol^{-1}) são as taxas de aumento exponencial na atividade da enzima com o aumento da temperatura, para a R_{day} e para o V_{cmax} , respectivamente, H_{dV} (kJ mol^{-1}) descreve a taxa de diminuição da atividade enzimática em temperaturas acima do ótimo térmico, ocasionado pela sua desnaturação, ΔS_V ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$) representa o fator de entropia, determinado pelas alterações na taxa de reação causadas pela concentração de substrato (Johnson *et al.*, 1942), R a constante universal dos gases ($8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$).

Utilizamos os parâmetros da equação de Arrhenius para estimar a T_{opt} a partir dos valores de V_{cmax-p} medidos em diferentes temperaturas (Eqn. 4):

$$T_{opt} = \frac{H_d \times 10^3}{\Delta S - R \ln \left[\frac{E_a}{(H_d - E_a)} \right]} \quad \text{Eqn. 4}$$

Utilizando essa equação, é possível estimar a T_{opt} para cada uma das espécies estudadas (Kumarathunge, 2019). Essa análise permite comparar as diferenças de T_{opt} entre as espécies e identificar possíveis padrões de adaptação térmica em relação à performance fotossintética.

3.4. DETERMINAÇÕES DA MASSA FOLIAR POR ÁREA E CAMADA LIMITE

Cada indivíduo foi avaliado quanto a sua massa foliar por área (LMA) e espessura da camada limite (BL) utilizando dez folhas. Obtivemos a quantificação da massa seca após um processo de secagem realizado em uma estufa a 60 °C por no mínimo 72 horas. Utilizamos uma balança com precisão de 0,01 g para a realização das medições. Já a área foliar (LA) foi determinada a partir de imagens escaneadas das folhas frescas e sua quantificação feita através do software *ImageJ* 1.8.0. O LMA (razão entre massa seca foliar e a área foliar fresca, em g m^{-2}) está conforme os protocolos de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2016). O pecíolo das folhas não foi incluído nas medições de LMA, pois ele pode aumentar

drasticamente o valor calculado, sendo que as medidas de fotossíntese foram realizadas somente na folha, dessa forma faz sentido que o LMA também se limite a essa estrutura. Por esse mesmo motivo, em espécies de folhas compostas, utilizamos o folíolo como unidade foliar, pois os cálculos de fotossíntese foram feitos somente no folíolo.

A determinação da camada limite foi realizada através da w_e (largura efetiva da folha, em mm), que é o diâmetro do maior círculo que pode ser inserido entre as margens da folha (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016), quantificado pelo mesmo *software* citado acima. De acordo com Leigh *et al.* (2017), entre três diferentes medidas foliares bidimensionais, largura efetiva da folha, área foliar e formato da folha, a w_e é de longe o preditor mais direto da espessura da BL e da dinâmica térmica da folha, sendo um ótimo indicador do tempo de resfriamento da folha e da diferença de temperatura folha-ar. Uma w_e mais longa representa uma BL mais espessa, um tempo de resfriamento mais longo e uma diferença de temperatura maior entre a folha e o ar.

3.5. ANÁLISE DOS DADOS

Todas as análises foram realizadas em ambiente R (R Core Team 2024, versão 4.4.0).

Onde, inicialmente, realizamos uma análise descritiva, criando gráficos de boxplot para os atributos T_{opt} , V_{cmax} , LMA e BL, todos os valores de V_{cmax} utilizados estão padronizados em 25°C. Esse diagnóstico permite uma visualização clara da variabilidade e distribuição dos dados entre as espécies. Complementando a análise descritiva, realizamos cálculos para obter os valores médios, desvio padrão e coeficiente de variação para cada espécie.

Para verificar a existência de variações intra e interespecífica nos mesmos atributos, para indivíduos submetidos às mesmas condições ambientais, utilizamos um Modelo Linear Misto (LMM), executado pelo pacote “lme4” (Bates *et al.*, 2015). Este teste foi executado com efeitos aleatórios para espécies e grupos sucessionais, conduzidos separadamente para cada atributo. Em seguida, para compreender melhor a contribuição de cada nível de organização para a variação observada nos atributos, realizamos a decomposição da variância dos modelos LMM, calculando as variâncias atribuídas aos níveis interespecífico, grupo sucessional e residual, este correspondendo ao nível intraespecífico. Os percentuais de variância foram calculados para entender a contribuição de cada nível de organização. Adicionalmente, para confirmar a significância das variações entre as espécies, realizamos uma Análise de Variância (ANOVA).

Para atingir o segundo objetivo, fizemos outra análise descritiva para obter os coeficientes de variação para cada grupo sucessional, estes valores foram comparados entre eles, para determinar qual possui maior variação dentro do grupo. Em seguida, foi realizado um teste ANOVA para avaliar se há diferença significativa entre os grupos, caso não haja, interpretamos que os coeficientes de variação são muito semelhantes, logo, os dois grupos sucessionais não possuem diferenças significativas nos níveis de variação dentro do grupo.

Por fim, fizemos uma Análise de Regressão Linear, com o objetivo de verificar a existência de correlação da T_{opt} , como variável dependente, com o LMA e a BL como variáveis independentes.

4. RESULTADOS

Para melhor visualização da variabilidade e distribuição dos dados, foram elaborados gráficos de boxplot para cada uma das espécies (Fig. 2), considerando os atributos T_{opt} , V_{cmax} , LMA e BL. Os resultados revelam comportamentos distintos entre os atributos avaliados. Observa-se que a T_{opt} apresenta alguma variação intraespecífica na maioria das espécies, além de uma potencial dispersão entre elas pelo gráfico, o que sugere alguma variação interespecífica. O V_{cmax} demonstra uma notável variação intraespecífica, embora as espécies não estejam muito afastadas entre si. Por outro lado, LMA e BL mostram uma dispersão relativamente alta entre as espécies. No caso do LMA, há uma variação intraespecífica clara para algumas espécies, enquanto o BL apresenta uma baixa variação intraespecífica para a maioria delas.

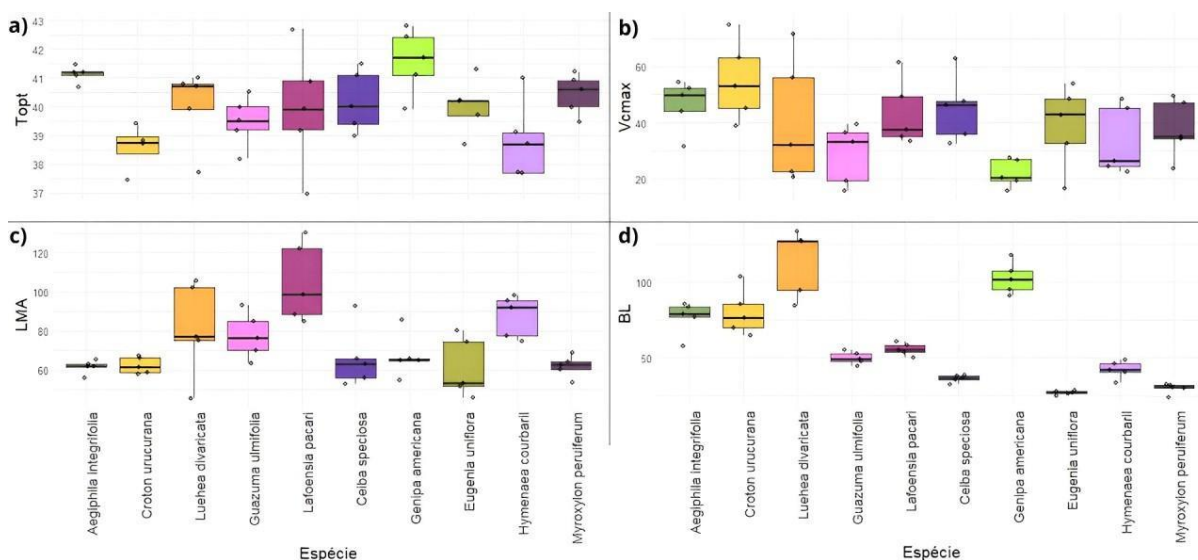


Figura 2. Gráficos de boxplot por espécie exibindo distribuições dos atributos funcionais. (a) Boxplot por espécie para T_{opt} (temperatura ótima do V_{cmax}), em °C; (b) Boxplot por espécie para V_{cmax} (capacidade máxima de carboxilação da RuBisCO), em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; (c) Boxplot por espécie para LMA (massa foliar por área), em g m^{-2} ; (d) Boxplot por espécie para BL (espessura da camada limite), a partir da largura efetiva da folha, em mm..

Complementando os gráficos boxplot, foi elaborada uma tabela (Tabela 1) contendo os valores médios, o desvio padrão e o coeficiente de variação, em porcentagem, de cada espécie. Os resultados indicam um coeficiente de variação muito baixo para a T_{opt} , o que não é observado nos outros atributos. Dentre as espécies, a *L. pacari* apresentou o maior coeficiente de variação para a T_{opt} , enquanto que a *A. integrifolia* um valor extremamente baixo em relação às demais, igualmente no V_{cmax} e LMA. O atributo V_{cmax} resultou nos maiores valores de variação, no qual a espécie que se destacou foi a *L. divaricata*, a mesma nos atributos LMA e BL.

Tabela 1. Valores médios $\pm$ desvio padrão (coeficiente de variação, %), para cada espécie, determinados para os atributos funcionais: T_{opt} (temperatura ótima do V_{cmax}), em °C; V_{cmax} (capacidade máxima de carboxilação da RuBisCO), em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; LMA (massa foliar por área), em g m^{-2} ; BL (espessura da camada limite), a partir da largura efetiva da folha, em mm.

Espécie	T_{opt}	V_{cmax}	LMA	BL
<i>Aegiphila integrifolia</i>	41,14 $\pm$ 0,26 (0,63)	46,50 $\pm$ 8,25 (17,74)	61,53 $\pm$ 7,03 (11,41)	76,52 $\pm$ 13,44 (17,57)
<i>Croton urucurana</i>	38,57 $\pm$ 0,73 (1,91)	55,06 $\pm$ 13,01 (23,63)	61,49 $\pm$ 6,44 (10,48)	80,14 $\pm$ 17,46 (21,78)
<i>Luehea divaricata</i>	40,02 $\pm$ 1,23 (3,07)	40,62 $\pm$ 20,22 (49,78)	79,77 $\pm$ 24,10 (30,21)	113,34 $\pm$ 31,82 (28,07)
<i>Guazuma ulmifolia</i>	39,48 $\pm$ 0,78 (1,99)	28,90 $\pm$ 9,59 (33,18)	77,70 $\pm$ 15,88 (20,44)	50,03 $\pm$ 9,52 (19,03)

<i>Lafoensia pacari</i>	39,94 ± 1,90 (4,76)	43,38 ± 10,74 (24,76)	103,56 ± 24,99 (24,13)	55,60 ± 8,29 (14,91)
<i>Ceiba speciosa</i>	40,20 ± 0,97 (2,41)	45,10 ± 10,85 (24,07)	65,91 ± 15,88 (24,10)	36,26 ± 6,06 (16,73)
<i>Genipa americana</i>	41,58 ± 1,03 (2,48)	21,98 ± 4,50 (20,51)	67,09 ± 11,76 (17,52)	102,61 ± 20,67 (20,14)
<i>Eugenia uniflora</i>	40,02 ± 0,85 (2,12)	38,88 ± 13,36 (34,36)	60,64 ± 15,32 (25,26)	27,09 ± 2,75 (10,17)
<i>Hymenaea courbaril</i>	38,84 ± 1,22 (3,15)	33,36 ± 11,16 (33,45)	86,64 ± 12,24 (14,12)	42,33 ± 7,12 (16,82)
<i>Myroxylon peruiferum</i>	40,44 ± 0,62 (1,53)	37,96 ± 9,51 (25,07)	61,70 ± 8,06 (13,07)	29,96 ± 4,68 (15,62)

4.1. VARIAÇÕES NOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS PARA DIFERENTES NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO

A análise de decomposição da variância (Fig. 3) revelou que, para o atributo T_{opt} , a porcentagem de variação intraespecífica (ITV) se sobressaiu em relação a interespecífica (BTV): 71,35% para o ITV e 28,65% para o BTV. Enquanto que para o LMA, as porcentagens de ITV e BTV são muito semelhantes, sendo a ITV ligeiramente maior, com 54,81% de explicação do modelo, e 45,19% para o BTV. Esses dois atributos tiveram uma variação entre os grupos sucessionais (GS) praticamente inexistente, com valores muito próximos de 0%. Este componente foi o que menos contribuiu para a variância total em todos os atributos avaliados.

Para o V_{cmax} , as porcentagens de ITV foram maiores do que as de BTV, resultado parecido com a T_{opt} , sendo 74% e 21,13%, respectivamente, para esse mesmo atributo, o GS representou 4,87% da variância. No caso da BL, a porcentagem do ITV foi a mais baixa entre todos os atributos, com 17,83% da variância, enquanto o GS teve a maior contribuição relativa, com 10,76% de explicação. Diferente dos outros atributos, a BL teve como maior componente de variação a BTV, resultando em 64,57%.

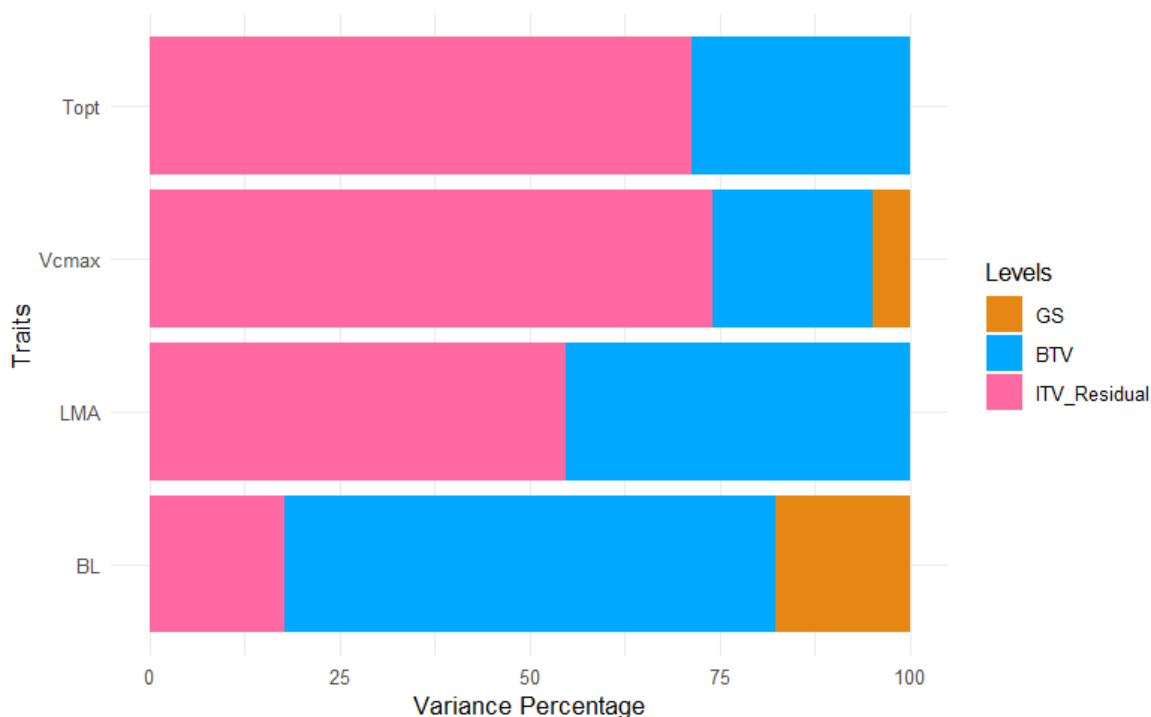


Figura 3. Gráfico da decomposição da variância dos diferentes atributos funcionais: T_{opt} (temperatura ótima do V_{cmax}), em °C; V_{cmax} (capacidade máxima de carboxilação da RuBisCO), em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; LMA (massa foliar por área), em g m^{-2} ; BL (espessura da camada limite), a partir da largura efetiva da folha, em mm. Para diferentes níveis de organização: Variação intraespecífica (ITV_Residual); Variação Interespecífica (BTV); Variação entre os grupos sucessionais (GS).

Em conjunto com a decomposição da variância, foi realizado um ANOVA para verificar a existência de variação significativa entre as espécies para cada um dos atributos apresentados. O teste revelou que a variação entre as espécies é significativa para todos os atributos, sendo particularmente mais acentuada para LMA e BL, conforme demonstrado na Tabela 2.

Tabela 2. Teste ANOVA para variação interespecífica para cada um dos atributos estudados: T_{opt} (temperatura ótima do V_{cmax}), em °C; V_{cmax} (capacidade máxima de carboxilação da RuBisCO), em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; LMA (massa foliar por área), em g m^{-2} ; BL (espessura da camada limite), a partir da largura efetiva da folha, em mm.

Atributo	Valor p
----------	---------

T_{opt}	< 0,0091 **
V_{cmax}	< 0,0179 *
LMA	< 6,7e-05 ***
BL	< 2e-16 ***

(*), onde * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

4.2. VARIAÇÕES DENTRO E ENTRE OS GRUPOS SUCESSIONAIS

Para a comparação entre os grupos sucessionais, repetimos a análise descritiva que expressa os valores médios, desvio padrão e o coeficiente de variação, porém agora ela foi realizada para os dois grupos sucessionais, considerando todos os atributos medidos (resultados apresentados na Tabela 3).

Os resultados do ANOVA mostraram que, para a T_{opt} , o V_{cmax} e o LMA, não há diferenças significativa entre as médias dos grupos com espécies iniciais (P/SI) e tardias (ST/C), com valores de p iguais a 0,4; 0,07; e 0,1, respectivamente. Por outro lado, para o BL foi inferior a 0,05, indicando diferenças significativas entre os grupos para esse atributo. Dessa forma, concluímos que a variação na T_{opt} , V_{cmax} e LMA são muito semelhantes dentro dos dois grupos sucessionais. No entanto, para o BL, o grupo das espécies iniciais apresentou menor coeficiente de variação do que o grupo das tardias, o que sugere que a amplitude de variação é maior dentro das espécies tardias.

Tabela 3. Valores médios $\pm$ desvio padrão (coeficiente de variação, %), para cada categoria de grupo sucessional: pioneiras e secundárias iniciais (P/SI) e secundárias tardias e clímax (ST/C). Determinados para os atributos funcionais: T_{opt} (temperatura ótima do V_{cmax}), em °C; V_{cmax} (capacidade máxima de carboxilação da RuBisCO), em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; LMA (massa foliar por área), em g m^{-2} ; BL (espessura da camada limite), a partir da largura efetiva da folha, em mm.

Grupos Sucessionais	T_{opt}	V_{cmax}	LMA	BL
P/SI	39,88 $\pm$ 1,39	42,89 $\pm$ 15,52	76,81 $\pm$ 23,33	75,13 $\pm$ 28,77

	(3,49)	(36,17)	(30,38)	(38,30)
ST/C	40,22 ± 1,30 (3,22)	35,46 ± 12,82 (36,15)	68,40 ± 15,96 (23,34)	47,65 ± 29,88 (62,71)

4.3. ANÁLISE DE REGRESSÃO LINEAR ENTRE OS ATRIBUTOS FUNCIONAIS

Análises de regressão linear foram realizadas para identificar correlações entre os atributos a nível de comunidade, com enfoque na T_{opt} como variável dependente, avaliando a influência do LMA e BL sobre ela, como variáveis independentes. Os resultados estão expressos na Fig. 4, que indica uma correlação negativa e significativa da T_{opt} com o LMA ($p = 0,04 *$), já a relação com a BL foi positiva, porém não significativa ($p = 0,07$).

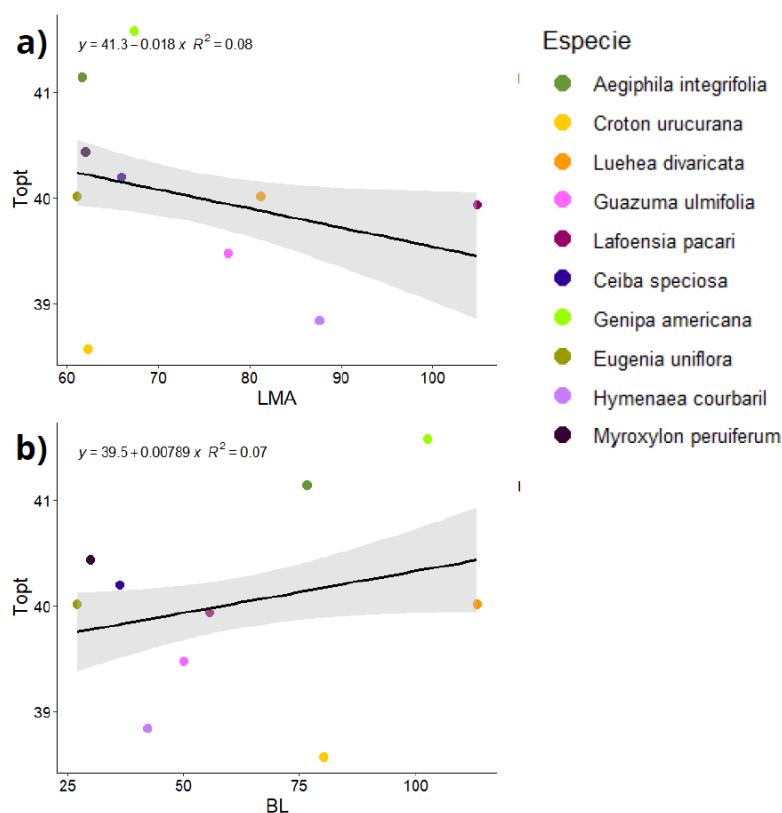


Figura 4. Gráfico de dispersão para a T_{opt} (temperatura ótima do V_{cmax}) como variável dependente, em °C, relacionada aos atributos: a) LMA (massa foliar por área), em $g\ m^{-2}$; b) BL (espessura da camada limite), a partir da largura efetiva da folha, em mm. Cada ponto no gráfico representa a média de uma espécie, simbolizada por cores, de acordo com a legenda.

5. DISCUSSÃO

5.1. VARIAÇÕES INTRA E INTERESPECÍFICAS NOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS

Nossa intenção foi verificar qual dos dois componentes (ITV e BTV) possui maior magnitude nas variações da T_{opt} , adicionalmente para o V_{cmax} , LMA e BL, que podem exibir alguma relação com a T_{opt} . Supomos que essas variações sejam significativas, tanto para o ITV como para o BTV, devido a possível dependência que deve existir com os outros atributos avaliados, principalmente o LMA e BL, que exibem variações reais (Daudet *et al.*, 1999; Jung *et al.*, 2010; Messier *et al.*, 2010), e podem afetar diretamente a capacidade fotossintética da planta (Daudet *et al.*, 1999; Yamori *et al.*, 2005). Contudo, a compreensão desses mecanismos permanece limitada (Kumarathunge *et al.*, 2019).

Nossos resultados deixam muito claro que a variação na ITV é consideravelmente maior que na BTV para a T_{opt} , 71,35% e 28,65%, respectivamente. Porcentagens semelhantes são encontradas para o V_{cmax} . Conjuntamente, realizamos um teste de significância para a BTV, que demonstrou uma variação significativa entre as espécies para os dois atributos, o que sugere que haja uma variabilidade ainda maior dentro das espécies. Esses resultados levantam questões sobre a adequação da T_{opt} e do V_{cmax} como atributos funcionais, pois se as variações intraespecíficas são maiores do que as interespecíficas, torna-se questionável assumir valores representativos de T_{opt} para cada espécie. Isso ocorre porque a amplitude de variação dentro de uma espécie pode ser maior do que a variação entre elas, dificultando a definição de um valor característico para cada espécie (Violle *et al.*, 2007).

Uma grande variação intraespecífica pode reforçar a importância da plasticidade e aclimação das plantas para ajustar sua T_{opt} , um comportamento já demonstrado em estudos anteriores, que observaram alterações na T_{opt} em uma mesma espécie quando ela é submetida a condições de crescimento com diferentes temperaturas (Hikosaka *et al.*, 2006; Ishikawa *et al.*, 2007; Zaka *et al.*, 2016).

A partir dessa afirmação, levantamos questionamentos sobre a aptidão das plantas em lidar com os efeitos das mudanças climáticas. Pois tal capacidade de aclimação sugere que os impactos das alterações na temperatura não são tão intensos para as plantas quanto se suspeitava, devido a tal aptidão. No entanto, devemos ser cautelosos com essa afirmação, pois o grau de aclimação pode variar entre diferentes espécies (Gunderson *et al.*, 2010), o que afetaria suas distribuições. Conjuntamente, já é sabido que os limites de distribuição

podem seguir gradientes de temperatura, dessa forma, mesmo que as plantas sejam capazes de se adaptar, poderíamos observar uma alteração na distribuição das espécies pelos ecossistemas (Sykes & Prentice, 1996).

Não devemos esquecer também que o aumento da temperatura pode levar as espécies a atingirem seus limites superiores de aclimação, excedendo seu ótimo metabólico e resultando em uma redução da capacidade fotossintética e do ganho de carbono (Sage *et al.*, 2008). Além disso, as mudanças climáticas não se restringem apenas a alterações na temperatura, mudanças na concentração atmosférica de CO₂ e no equilíbrio hídrico também podem modular as respostas dos ecossistemas (Gunderson *et al.*, 2010).

Para o LMA, apesar da ITV exibir uma variação maior em relação à BTV, elas foram muito parecidas, conjuntamente, a significância para o teste de variação interespecífica foi confirmada, o que pode sugerir uma alta variabilidade para os dois componentes. Esses resultados estão de acordo com a literatura, que diz que as variações existem tanto na ITV, como na BTV, com ambas apresentando uma relevância muito próxima (Jung *et al.*, 2010; Messier *et al.*, 2010). Essa alta variação intraespecífica reforça a capacidade das plantas de se aclimatar as condições em que são submetidas, demonstrando eficácia em ajustar seus atributos foliares de acordo com os estressores impostos a ela.

A BL foi o único atributo que expressou um comportamento diferente dos demais, onde a BTV apresentou um grande domínio sobre as outras variações. Esse resultado já era esperado, pois nosso cálculo para a BL utilizou a largura efetiva da folha, que evidentemente varia muito entre nossas espécies, já que algumas delas tinham folhas muito pequenas, enquanto outras não.

5.2. VARIABILIDADE PARA OS GRUPOS FUNCIONAIS

Propomos testar a variabilidade da T_{opt} para diferentes grupos sucessionais, buscando entender como se dá o comportamento deste atributo nessa escala de classificação. A partir disso, levantamos a hipótese de que as espécies iniciais teriam uma maior variação da T_{opt} dentro do grupo, quando comparadas às tardias, já que elas geralmente estão expostas a locais com condições ambientais mais intensas e imprevisíveis, o que exigiria uma plasticidade fenotípica mais eficiente. Além disso, esse grupo também possui uma taxa reprodutiva maior (Poorter *et al.*, 2008), o que deve impulsionar o aumento da variabilidade genética.

Inicialmente, testamos em qual dos dois grupos a variação na T_{opt} é mais pronunciada, resultando em valores de coeficiente de variação muito próximos entre eles, o que nos mostra que a variação dentro de cada grupo é semelhante. Posteriormente, buscamos a existência de alguma diferença entre os grupos, o que revelou uma diferença não significativa ($p = 0,4$), corroborando o resultado anterior. Podemos interpretar, então, que as espécies iniciais não diferiram das tardias para a T_{opt} .

O teste de decomposição da variância evidencia que em todos os atributos, a variação entre os dois grupos sucessionais foi muito baixa quando comparada aos outros componentes. Esse resultado levanta uma discussão sobre a relevância dos grupos sucessionais no estudo da ecologia. Talvez eles não sejam um bom agrupamento de espécies quando se busca um olhar funcional, podendo não ser bons preditores de diferenças funcionais ecológicas entre as espécies, já que são formados de forma relativamente arbitrária, não tendo como base um modelo ecologicamente consistente.

5.3. PADRÕES DE CORRELAÇÃO ENTRE OS ATRIBUTOS FUNCIONAIS

Os padrões encontrados para a relação da T_{opt} com o LMA não corroboram a hipótese levantada. A correlação entre esses atributos observada neste estudo foi significativamente negativa. Estudos anteriores mostram uma correlação significativa do LMA com a capacidade fotossintética (Coble & Cavaleri, 2014; Yamori *et al.*, 2005; Xiang *et al.*, 2013), no entanto, a relação desses atributos com a temperatura ainda não está totalmente esclarecida. No estudo de Mau *et al.* (2018) testaram a influência do LMA sobre a T_{opt} , mas seus resultados não foram significativos.

Encontramos também na literatura uma relação entre o LMA e a transpiração (Gratani *et al.*, 2009), podendo esta ter uma relação mais íntima com a alteração na temperatura, em que as plantas que transpiram mais são também aquelas que resfriam mais suas folhas. Dessa forma, a T_{opt} se deve ser otimizada a essa temperatura mais baixa imposta a ela. Tal estudo mostra que a transpiração em temperaturas altas tende a ser menor nas folhas com LMA mais elevado, dessa forma a correlação da T_{opt} com o LMA deveria ser positiva, o que se opõe ao resultado que encontramos. A diversidade de resultados indica que a relação entre LMA e T_{opt} é complexa, e são necessários estudos adicionais para investigar essa interação de forma mais profunda.

Esperava-se encontrar uma correlação entre a T_{opt} e a BL, onde plantas com uma camada limite mais espessa teriam uma T_{opt} mais alta, devido ao seu mecanismo de

aclimação para esse atributo, pois o aumento da BL haje como um impulsionador da temperatura e umidade na folha, fazendo com que tenham valores mais elevados (Collatz *et al.*, 1991). Com o aumento desses dois agentes na folha, presumimos que as plantas se aclimatariam às condições ambientais impostas a elas, um comportamento comumente observado para a T_{opt} (Hikosaka *et al.*, 2006; Ishikawa *et al.*, 2007; Zaka *et al.*, 2016). Este comportamento evidencia a capacidade das plantas de modular sua T_{opt} de acordo com as condições de temperatura de crescimento às quais estão submetidas. Apesar da relação entre esses dois atributos não ter sido significativa, ela foi positiva e marginalmente significativa ($p < 0,1$), o que pode contribuir para a hipótese prevista. O trabalho de Nicotra *et al.* (2008) explorou a mesma relação, porém a camada limite foi interpretada através do formato das folhas, onde folhas mais dissecadas teriam BL mais espessa. Seus resultados se opõem à nossa hipótese, onde foi observado que as plantas com folhas mais dissecadas tiveram T_{opt} mais elevada.

6. CONCLUSÃO

Este estudo proporcionou percepções detalhadas sobre o comportamento das variações em diferentes atributos de árvores em uma área de reflorestamento de Floresta Tropical Semidecidual, realizado para diferentes níveis de organização, como dentro e entre espécies, bem como para grupos sucessionais. Concluimos que as variações intraespecíficas são de grande importância para a T_{opt} , o que reforça a necessidade de considerar esse nível de variação em trabalhos futuros, como também no desenvolvimento de modelos globais de vegetação dinâmica (DGVMs). Nossos resultados destacam a capacidade das plantas em ajustar a T_{opt} às variações de temperatura, sugerindo que os impactos das mudanças climáticas podem não ser tão severos a elas. Além disso, nossa pesquisa questiona a validade da utilização de grupos sucessionais como uma organização de classificação para estudos de ecologia funcional. A partir disso, concluimos que as técnicas de reflorestamento necessitam ampliar seu olhar para as espécies, devido a importância das variações que ocorrem dentro delas, além da capacidade que elas possuem em se ajustar às variações ambientais. Essa abordagem retira a ênfase sobre os estágios sucessionais, que não demonstram ser tão fieis às estratégias funcionais das plantas.

7. REFERÊNCIAS

- ALBERT, C. H., THUILLER, W., YOCCOZ, N. G., DOUZET, R., AUBERT, S., & LAVOREL, S. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. **Functional Ecology**, 24(6), 1192-1201, 2010.
- ARDIA, D., BOUDT, K., CARL, P., MULLEN, K., & PETERSON, B. G. Differential evolution with DEoptim: an application to non-convex portfolio optimization. **The R Journal**, 3(1), 27-34, 2011.
- BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B., & WALKER, S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. **Journal of Statistical Software**, 67(1), 1-48, 2015.
- BENNETT, A. C., ARNDT, S. K., BENNETT, L. T., KNAUER, J., BERINGER, J., GRIEBEL, A., ... & HAVERD, V. Thermal optima of gross primary productivity are closely aligned with mean air temperatures across Australian wooded ecosystems. **Global Change Biology**, 27(19), 4727-4744, 2021.
- BERNACCHI, C. J., SINGSAAS, E. L., PIMENTEL, C. A. R. L. O. S., PORTIS JR, A. R., & LONG, S. P. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. **Plant, Cell & Environment**, 24(2), 253-259, 2001.
- BLOOMFIELD, K. J., CERNUSAK, L. A., EAMUS, D., ELLSWORTH, D. S., COLIN PRENTICE, I., WRIGHT, I. J., ... & ATKIN, O. K. A continental-scale assessment of variability in leaf traits: Within species, across sites and between seasons. **Functional Ecology**, 32(6), 1492-1506, 2018.
- BORJIGIDAI, A., HIKOSAKA, K., HIROSE, T., HASEGAWA, T., OKADA, M., & KOBAYASHI, K. Seasonal changes in temperature dependence of photosynthetic rate in rice under a free-air CO₂ enrichment. **Annals of Botany**, 97(4), 549-557, 2006.
- COBLE, A. P., & CAVALERI, M. A. Light drives vertical gradients of leaf morphology in a sugar maple (*Acer saccharum*) forest. **Tree Physiology**, 34(2), 146-158, 2014.

COLLATZ, G. J., BALL, J. T., GRIVET, C., & BERRY, J. A. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. **Agricultural and Forest Meteorology**, 54(2-4), 107-136, 1991.

DAUDET, F. A., LE ROUX, X., SINOQUET, H., & ADAM, B. Wind speed and leaf boundary layer conductance variation within tree crown: consequences on leaf-to-atmosphere coupling and tree functions. **Agricultural and Forest Meteorology**, 97(3), 171-185, 1999.

DE ÁVILA SILVA, L., OMENA-GARCIA, R. P., CONDORI-APFATA, J. A., COSTA, P. M. D. A., SILVA, N. M., DAMATTA, F. M., ... & NUNES-NESI, A. Specific leaf area is modulated by nitrogen via changes in primary metabolism and parenchymal thickness in pepper. **Planta**, 253, 1-13, 2021.

DE KAUWE, M. G., LIN, Y. S., WRIGHT, I. J., MEDLYN, B. E., CROUS, K. Y., ELLSWORTH, D. S., ... & DOMINGUES, T. F. A test of the 'one-point method' for estimating maximum carboxylation capacity from field-measured, light-saturated photosynthesis. **New Phytologist**, 210(3), 1130-1144, 2016.

DO BRASIL, F. Flora do Brasil 2020. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, 2020.

FACCION, G., ALVES, A. M., DO ESPIRITO-SANTO, M. M., SILVA, J. O., SANCHEZ-AZOFEIFA, A., & FERREIRA, K. F. Intra-and interspecific variations on plant functional traits along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. **Flora**, 279, 151815, 2021.

FAUSET, S., FREITAS, H. C., GALBRAITH, D. R., SULLIVAN, M. J., AIDAR, M. P., JOLY, C. A., ... & GLOOR, M. U. Differences in leaf thermoregulation and water use strategies between three co-occurring Atlantic forest tree species. **Plant, Cell & Environment**, 41(7), 1618-1631, 2018.

FREDEEN, A. L., & SAGE, R. F. Temperature and humidity effects on branchlet gas-exchange in white spruce: an explanation for the increase in transpiration with branchlet temperature. **Trees**, 14, 161-168, 1999.

GRATANI, L., VARONE, L., & CRESCENTE, M. F. Photosynthetic activity and water use efficiency of dune species: the influence of air temperature on functioning. **Photosynthetica**, 47, 575-585, 2009.

GUNDERSON, C. A., O'HARA, K. H., CAMPION, C. M., WALKER, A. V., & EDWARDS, N. T. Thermal plasticity of photosynthesis: the role of acclimation in forest responses to a warming climate. **Global Change Biology**, 16(8), 2272-2286, 2010.

HAMMOND, W. M., WILLIAMS, A. P., ABATZOGLOU, J. T., ADAMS, H. D., KLEIN, T., LÓPEZ, R., ... & ALLEN, C. D. Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. **Nature Communications**, 13(1), 1761, 2022.

HANBA, Y. T., MIYAZAWA, S. I., & TERASHIMA, I. The influence of leaf thickness on the CO₂ transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperate forests. **Functional Ecology**, 13(5), 632-639, 1999.

HERNÁNDEZ, G. G., WINTER, K., & SLOT, M. Similar temperature dependence of photosynthetic parameters in sun and shade leaves of three tropical tree species. **Tree Physiology**, 40(5), 637-651, 2020.

HIKOSAKA, K., ISHIKAWA, K., BORJIGIDAI, A., MULLER, O., & ONODA, Y. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. **Journal of Experimental Botany**, 57(2), 291-302, 2006.

HUANG, M., PIAO, S., CIAIS, P., PEÑUELAS, J., WANG, X., KEENAN, T. F., ... & JANSSENS, I. A. Air temperature optima of vegetation productivity across global biomes. **Nature Ecology & Evolution**, 3(5), 772-779, 2019.

ISHIKAWA, K., ONODA, Y., & HIKOSAKA, K. Intraspecific variation in temperature dependence of gas exchange characteristics among *Plantago asiatica* ecotypes from different temperature regimes. **New Phytologist**, 176(2), 356-364, 2007.

JOHNSON, F. H., EYRING, H., & WILLIAMS, R. W. The nature of enzyme inhibitions in bacterial luminescence: sulfanilamide, urethane, temperature and pressure. **Journal of Cellular and Comparative Physiology**, 20(3), 247-268, 1942.

JUNG, V., VIOLLE, C., MONDY, C., HOFFMANN, L., & MULLER, S. Intraspecific variability and trait-based community assembly. **Journal of Ecology**, 98(5), 1134-1140, 2010.

KICHENIN, E., WARDLE, D. A., PELTZER, D. A., MORSE, C. W., & FRESCHET, G. T. Contrasting effects of plant inter-and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. **Functional Ecology**, 27(5), 1254-1261, 2013.

KOTCHETKOFF-HENRIQUES, O. Caracterização da vegetação natural em Ribeirão Preto, SP: Bases para conservação. Tese de Doutorado, **Universidade Estadual de Campinas**, 2003.

KOTCHETKOFF-HENRIQUES, O., JOLY, C. A., & BERNACCI, L. C. Relação entre o solo e a composição florística de remanescentes de vegetação natural no Município de Ribeirão Preto, SP. **Brazilian Journal of Botany**, 28, 541-562, 2005.

KUMARATHUNGE, D. P., MEDLYN, B. E., DRAKE, J. E., TJOELKER, M. G., ASPINWALL, M. J., BATTAGLIA, M., ... & WAY, D. A. Acclimation and adaptation components of the temperature dependence of plant photosynthesis at the global scale. **New Phytologist**, 222(2), 768-784, 2019.

LEIGH, A., SEVANTO, S., CLOSE, J. D., & NICOTRA, A. B. The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? **Plant, Cell & Environment**, 40(2), 237-248, 2017.

LETCHER, S. G., LASKY, J. R., CHAZDON, R. L., NORDEN, N., WRIGHT, S. J., MEAVE, J. A., ... & WILLIAMSON, G. B. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. **Journal of Ecology**, 103(5), 1276-1290, 2015.

LLOYD, J., SYVERTSEN, J. P., KRIEDEMANN, P. E., & FARQUHAR, G. D. Low conductances for CO₂ diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. **Plant, Cell & Environment**, 15(8), 873-899, 1992.

LV, C., HUANG, Y., SUN, W., YU, L., & HU, Z. Elevated [CO₂] raises the temperature optimum of photosynthesis and thus promotes net photosynthesis of winter wheat and rice. **Physiologia Plantarum**, 174(4), e13757, 2022.

MAU, A. C., REED, S. C., WOOD, T. E., & CAVALERI, M. A. Temperate and tropical forest canopies are already functioning beyond their thermal thresholds for photosynthesis. **Forests**, 9(1), 47, 2018.

MEDLYN, B. E., DREYER, E., ELLSWORTH, D., FORSTREUTER, M., HARLEY, P. C., KIRSCHBAUM, M. U. F., ... & LOUSTAU, D. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. **Plant, Cell & Environment**, 25(9), 1167-1179, 2002.

MESSIER, J., MCGILL, B. J., & LECHOWICZ, M. J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. **Ecology Letters**, 13(7), 838-848, 2010.

MORA, C., SPIRANDELLI, D., FRANKLIN, E. C., LYNHAM, J., KANTAR, M. B., MILES, W., ... & HUNTER, C. L. Broad threat to humanity from cumulative climate hazards intensified by greenhouse gas emissions. **Nature Climate Change**, 8(12), 1062-1071, 2018.

MULLEN, K., ARDIA, D., GIL, D. L., WINDOVER, D., & CLINE, J. DEoptim: An R package for global optimization by differential evolution. **Journal of Statistical Software**, 40(6), 1-26, 2011.

NICOTRA, A. B., COSGROVE, M. J., COWLING, A., SCHLICHTING, C. D., & JONES, C. S. Leaf shape linked to photosynthetic rates and temperature optima in South African Pelargonium species. **Oecologia**, 154, 625-635, 2008.

NOBEL, P. S. Physicochemical & environmental plant physiology. **Academic Press**, 1999.

OLIVEIRA, T. C. D. S., GARCIA, M. N., VEENENDAAL, E., & DOMINGUES, T. F. Extending the ‘one-point method’ for estimations of leaf photosynthetic capacity to a broader temperature range. **Journal of Experimental Botany**, 74(3), 684-687, 2023.

PEREZ-HARGUINDEGUY, N., DIAZ, S., GARNIER, E., LAVOREL, S., POORTER, H., JAUREGUIBERRY, P., ... & CORNELISSEN, J. H. C. Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 64(8), 715-716, 2016.

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

POORTER, H., REMKES, C., & LAMBERS, H. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. **Plant Physiology**, 94(2), 621-627, 1990.

POORTER, L., & BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, 87(7), 1733-1743, 2006.

POORTER, L., VAN DE PLASSCHE, M., WILLEMS, S., & BOOT, R. G. A. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. **Plant Biology**, 6(06), 746-754, 2004.

POORTER, L., WRIGHT, S. J., PAZ, H., ACKERLY, D. D., CONDIT, R., IBARRA-MANRÍQUEZ, G., ... & WRIGHT, I. J. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology**, 89(7), 1908-1920, 2008.

QUILLET, A., PENG, C., & GARNEAU, M. Toward dynamic global vegetation models for simulating vegetation–climate interactions and feedbacks: recent developments, limitations, and future challenges. **Environmental Reviews**, 18(NA), 333-353, 2010.

REICH, P. B., & WALTERS, M. B. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species: II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass-and area-based expressions. **Oecologia**, 97, 73-81, 1994.

SAGE, R. F., WAY, D. A., & KUBIEN, D. S. Rubisco, Rubisco activase, and global climate change. **Journal of Experimental Botany**, 59(7), 1581-1595, 2008.

SCHUEPP, P. H. Tansley review No. 59. Leaf boundary layers. **New Phytologist**, 477-507, 1993.

SHOPE, J. C., PEAK, D., & MOTT, K. A. Stomatal responses to humidity in isolated epidermes. **Plant, Cell & Environment**, 31(9), 1290-1298, 2008.

SITCH, S., SMITH, B., PRENTICE, I. C., ARNETH, A., BONDEAU, A., CRAMER, W., ... & VENEVSKY, S. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. **Global Change Biology**, 9(2), 161-185, 2003.

SLOT, M., RIFAI, S. W., & WINTER, K. Photosynthetic plasticity of a tropical tree species, *Tabebuia rosea*, in response to elevated temperature and [CO₂]. **Plant, Cell & Environment**, 44(7), 2347-2364, 2021.

SYKES, M. T., & PRENTICE, I. C. Climate change, tree species distributions and forest dynamics: a case study in the mixed conifer/northern hardwoods zone of northern Europe. **Climatic Change**, 34(2), 161-177, 1996.

VIOLLE, C., ENQUIST, B. J., MCGILL, B. J., JIANG, L. I. N., ALBERT, C. H., HULSHOF, C., ... & MESSIER, J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, 27(4), 244-252, 2012.

VIOLLE, C., NAVAS, M. L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I., & GARNIER, E. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, 116(5), 882-892, 2007.

WALKER, A. P., DE KAUWE, M. G., BASTOS, A., BELMECHERI, S., GEORGIU, K., KEELING, R. F., ... & ZUIDEMA, P. A. Integrating the evidence for a terrestrial carbon sink caused by increasing atmospheric CO₂. **New Phytologist**, 229(5), 2413-2445, 2021.

WILLIAMS, A. P., ALLEN, C. D., MACALADY, A. K., GRIFFIN, D., WOODHOUSE, C., MEKO, D. M., ... & MCDOWELL, N. G. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. **Nature climate change**, 3(3), 292-297, 2013.

WORTHY, S. J., & GREMER, J. R. Understanding the drivers of intraspecific demographic variation: Needs and opportunities. **American Journal of Botany**, e16176, 2023.

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

XIANG, Y., GUBIAN, S., SUOMELA, B., & HOENG, J. Generalized simulated annealing for global optimization: the GenSA package. **R Journal**, 5(1), 13, 2013.

XIANG, S., REICH, P. B., SUN, S., & ATKIN, O. K. Contrasting leaf trait scaling relationships in tropical and temperate wet forest species. **Functional Ecology**, 27(2), 522-534, 2013.

XU, R., CHENG, S., ZHOU, J., TIGABU, M., MA, X., & LI, M. Intraspecific variations in leaf functional traits of *Cunninghamia lanceolata* provenances. **BMC Plant Biology**, 23(1), 1-11, 2023.

YAMORI, W., HIKOSAKA, K., & WAY, D. A. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis research**, 119, 101-117, 2013.

YAMORI, W., Noguchi, K. O., & Terashima, I. Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. **Plant, Cell & Environment**, 28(4), 536-547, 2005.

ZAKA, S., Frak, E., Julier, B., Gastal, F., & Louarn, G. Intraspecific variation in thermal acclimation of photosynthesis across a range of temperatures in a perennial crop. **aob PlantS**, 8, 2016.