



Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Programa de Pós-Graduação em Ecologia



**AJUSTES FUNCIONAIS DE UMA ERVA DE SUB-BOSQUE PARA
SOBREVIVER À VARIAÇÃO NA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA EM UMA
FLORESTA DE TERRA FIRME DA AMAZÔNIA**

João Pedro Baraldo Mello

Manaus – Amazonas

Setembro, 2022

JOÃO PEDRO BARALDO MELLO

**AJUSTES FUNCIONAIS DE UMA ERVA DE SUBBOSQUE PARASOBREVIVER À
VARIÇÃO NA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA EM UMA FLORESTA DE TERRA FIRME
DA AMAZÔNIA**

ORIENTADORA: DRA. FLÁVIA REGINA CAPELOTTO COSTA

COORIENTADOR: DR. THIAGO JOSÉ CARVALHO ANDRE

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas
Setembro, 2022



PG·ECO·INPA
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



MINISTÉRIO DA
CIÊNCIA, TECNOLOGIA
E INOVAÇÕES



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO
DE MESTRADO DO PROGRAMA DE PÓS-
GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DO INSTITUTO
NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.**

Aos 28 dias do mês de Setembro do ano de 2022, às 13h00min, por videoconferência, reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: a Dra. **Thaise Emilio Lopes de Sousa**, da Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, o Dr. **Leandro Da Silva Duarte**, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS e a Dra. **Maquelle Neves Garcia**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, tendo como suplentes a Dra. Elisângela Xavier da Rocha, do Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia – IPAM e a Dra. Marina Corrêa Scalon, da Universidade Federal do Paraná – UFPR, sob a presidência da orientadora, a fim de proceder a arguição pública do trabalho de **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO** de **JOÃO PEDRO BARALDO MELLO**, intitulado: **“AJUSTES FUNCIONAIS DE UMA ERVA DE SUB-BOSQUE PARA SOBREVIVER À VARIAÇÃO NA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA EM UMA FLORESTA DE TERRA FIRME DA AMAZÔNIA”**, orientado pela Dra. Flávia Regina Capelotto Costa, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e co-orientado pelo Dr. Thiago José de Carvalho André, da Universidade Federal do Oeste do Pará – UFOPA.

Após a exposição, o discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO (A) REPROVADO (A)
 POR UNANIMIDADE POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

DRA. THAISE EMILIO LOPES DE SOUSA

gov.br

THAISE EMILIO LOPES DE SOUSA
Data: 04/11/2022 09:48:05-0300
Verifique em: <https://verificador.br.br>

DR. LEANDRO DA SILVA DUARTE

gov.br

LEANDRO DA SILVA DUARTE
Data: 30/09/2022 14:53:33-0300
Verifique em: <https://verificador.br.br>

DRA. MAQUELLE NEVES GARCIA

gov.br


MAQUELLE NEVES GARCIA
Data: 30/09/2022 14:53:33-0300
Verifique em: <https://verificador.br.br>

DRA. ELISÂNGELA XAVIER DA ROCHA

DRA. MARINA CORRÊA SCALON

Marina Anicões

(Coordenação PPG-ECO/INPA)

M527a Mello, João Pedro Baraldo 

Ajustes funcionais de uma erva de Sub-bosque para sobreviver à variação na disponibilidade de água em uma floresta de terra firme da Amazônia / João Pedro Baraldo Mello; orientadora Flávia Regina Capellotto Costa; coorientador Thiago José Carvalho Andre. - Manaus:[s. 1.], 2023.

924 KB

35 p. : il. color.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Biologia.) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2023.

1. Floresta de terra firme. 2. *Ischnosiphon arouma*. I. Costa, Flávia Regina Capellotto . II. Andre, Thiago José Carvalho. III. Título.

CDD 577.3

SINOPSE

Investigou-se os possíveis ajustes nas características funcionais de *Ischnosiphon arouma* (Marantaceae) em função de um gradiente hidro-topográfico em uma floresta de terra-firma da Amazônia. As hipóteses foram testadas para 23 a 73 indivíduos.

Palavras-chave: *variabilidade intraespecífica, espectro econômico da planta, Ischnosiphon arouma*

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao povo brasileiro, que desde a escola, até o mestrado financiou meus estudos, povo que pouco colhe do muito que planta em um país com muitas injustiças. Agradeço aos povos originários, ambientalistas e cientistas que entregam suas vidas para desvendar e proteger as belezas da nossa Terra. Agradeço ao CNPq pela bolsa que me permitiu realizar o sonho morar na Amazônia. Agradeço a CAPES pelo PPG Ecologia-INPA, também pelo programa PROCAD que me permitiu conhecer e trabalhar na UFOPA em Santarém. Ao laboratório temático de microscopia INPA, ao laboratório de Ecologia Vegetal e, em extensão, a toda Família Vegetal que me acolheu. Sou grato às equipes e aos alunos das escolas onde trabalho, Cooperação e Maria Bandarra, pela compreensão ao precisar conciliar o mestrado e as minhas aulas.

Agradeço imensamente à minha orientadora Flávia e ao meu coorientador Thiago pela paciência de ambos, precisei muito dela, e, principalmente pelos aprendizados que levo para a vida. Agradeço ao Advanio que me ajudou na parte da anatomia vegetal. Aos meus queridos colegas da turma de mestrado de 2019, que foi diretamente afetada pela pandemia. Aos excelentes professores que tive no PPG, em especial ao Pedro Pequeno. Agradeço a todos que foram para campo comigo, ajudando nesta difícil missão: Alessandra, Beatriz, Carol Veronese, Carol, Edher, Erick, Felipe, Gabriela, Jessica, João, Kelly, Laura, Lorena, Manuel, Marcelle, Maquelle, Marina, Mateus, Michele, Pedro, Ray e Stefano. Agradeço aos meus vizinhos, Pedro, Ray, Naty, Anaís, Cris e Paulo, por dividir os momentos difíceis do mestrado.

Sou grato aos meus amigos, em especial a Laura e ao Campeón (Manuel), pois dividimos angústias e conhecimentos da ecologia vegetal. Agradeço imensamente pelas risadas e ressacas junto à Jessica, à Carol e à Marina, sendo que as duas últimas toparam o desafio de sair do RS e ir para Manaus, valeu a pena gurias. Deixo meu agradecimento especial para Marina, minha companheira de tanto tempo, que teve paciência, tolerância e me ajudou tanto nestes difíceis 3 anos. Estendo aqui meu agradecimento à sua família, Rita, Sergio, Tiago e Kaká, que me acolheram em tempos pandêmicos e podemos dar boas risadas.

Finalmente, agradeço, principalmente, a minha família, minha base. Meus avós paternos (+), Maria e Valdir, com quem conheci um pouquinho da vida perto do mato. Meu avô Waldomiro, por me ensinar o valor do trabalho. Minha avó Maria, por tanto amor, resiliência e humildade. Meu pai, Jurandir, que me apresentou o amor pela floresta e a biologia. Meu padrasto Richard, pelos churrascos e viagens. Minha mãe, Adriana, por acreditar em mim, ser meu alicerce, me apoiar e me incentivar a ir cada vez mais longe.

A todos que me apoiaram, riram, ou choraram comigo, nesses 3 anos, muito obrigado!

RESUMO

Para prosperar em uma ampla gama de ambientes que indivíduos de espécies amplamente distribuídas enfrentam, pode ser necessário a capacidade de ajustar suas características funcionais. Aqui, questionamos se a variação intraespecífica nas características funcionais de uma espécie de erva amazônica com ampla distribuição regional e local (*Ischnosiphon arouma*, Marantaceae) está ligada à variação hidrológica em escala local. A pesquisa foi realizada em uma floresta amazônica de terra firme, com grande variação topográfica. Medimos características relacionadas à aquisição e conservação de recursos como espessura foliar (LT), área foliar específica (SLA), teor de matéria seca foliar (LDMC); e características anatômicas do crescimento foliar e vegetal em indivíduos bem distribuídos ao longo da topografia. Como proxy para o acesso da planta à água, usamos a elevação do terreno. Encontramos associação entre a maioria dos caracteres funcionais e o gradiente hidrológico. SLA e número de hastes diminuíram com a elevação, enquanto LDMC e LT mostraram o padrão oposto. A variação na altura da planta e no comprimento ou densidade dos estômatos não foram associados com o gradiente hidrológico. Portanto, há ajustes intraespecíficos ao longo do espectro da economia vegetal, com tendência de aquisição nos baixios, indicando maior capacidade de crescimento, enquanto nos platôs se revela um padrão de conservação da estrutura, dados os maiores valores de LT e LDMC. Essa capacidade de ajuste em escala local pode permitir a ampla distribuição de espécies na Amazônia e fornecer a capacidade necessária para se ajustar às mudanças climáticas.

ABSTRACT

To thrive in a wide range of environments faced by individuals of widely distributed species may demand the ability to adjust their functional trait. Here, we ask whether the intraspecific variation in the functional traits of an Amazonian ground-herb species with wide regional and local distribution (*Ischnosiphon arouma*, Marantaceae) is linked to the hydrological variation on a local scale. The research was carried out in an Amazonian terra-firme forest, with high topographic variation. We measured traits related to the acquisition and conservation of resources such as leaf thickness (LT), specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC); and anatomical traits of the leaf and plant growth in individuals well distributed along the topography. As a proxy for plant access to water, we used the elevation of the terrain. We found an association between most of the functional traits and the hydrological gradient. SLA and number of stems decreased with elevation, while LDMC and LT showed the opposite pattern. Variation in plant height and stomata length or density were not associated with the hydrological gradient. Therefore, there are intraspecific adjustments along the spectrum of plant economy, with an acquisition tendency in the valleys, indicating greater growth capacity, while in the plateaus a pattern of conservation of the structure is revealed, given the greater LT and LDMC values. This ability to adjust at a local scale can allow for the wide distribution of species in Amazonia and it can provide the necessary capacity to adjust to climate change.

Sumário

Introdução	9
Material e Métodos	11
Área de Estudo	11
Espécie de estudo	13
Coletas	13
Características funcionais	13
Características morfológicas	13
Características anatômicas	14
Variáveis independentes	15
Análise de dados	15
Resultados	16
Referências	28

Artigo redigido e submetido nas normas da revista **Biotropica**.

Introdução

Compreender os mecanismos que permitem algumas espécies serem mais abundantes, ou amplamente distribuídas do que outras ainda é uma lacuna na ciência, afinal a distribuição de espécies no espaço é determinada por diferentes filtros, desde históricos até ambientais e bióticos (Webb *et al.* 2002). Alguns filtros atuam em escalas globais a regionais, como p.ex. o clima, mas mesmo em escalas locais existem fatores que atuam selecionando as espécies. Nas florestas de terra firme da Amazônia a topografia local é um destes filtros, oferecendo condições ambientais distintas ao longo de seus gradientes de solo e hidrologia. Tais mudanças nas condições ambientais, sobretudo na hidrologia, influenciam a composição de espécies, desde árvores até as ervas (Costa *et al.* 2005, 2022, Schietti *et al.* 2014). Embora os filtros selecionem espécies restritas a certas partes do gradiente hidrológico, os estudos anteriores mostram que uma parte das espécies é generalista e ocorre amplamente ao longo do mesmo gradiente ambiental (Costa *et al.* 2005, Kinupp & Magnusson 2019). Em geral, estas espécies generalistas são as mais abundantes na paisagem (Kinupp & Magnusson 2019). Assim, espécies muito abundantes estão sujeitas a condições ambientais distintas nas diferentes áreas de sua distribuição e a capacidade de ocupar uma ampla variação ambiental poderia estar associada à amplitude de nicho (Pitman *et al.* 2013).

Para que uma espécie sobreviva a longo prazo ao longo de uma grande variação ambiental, supõe-se que ela deva possuir mecanismos de ajuste que lhe permitam responder de modo distinto a diferentes intensidades dos mesmos ou de outros fatores ambientais. Esses mecanismos derivam do conjunto de genes do indivíduo, o genótipo, que na interação com o ambiente expressam características, o fenótipo, que resulta em respostas fisiológicas ou morfológicas ao meio (Nicotra *et al.* 2010). É possível que tais ajustes sejam mensuráveis a partir da expressão da variabilidade intraespecífica (ITV) que pode diferir, dependendo da característica analisada, sendo sobre esta variabilidade em que atua a seleção natural (Darwin, 1859, Westerland *et al.* 2021). Uma abordagem em ecologia funcional, visa conectar as características morfo, fisio ou fenológicas que afetam a performance do indivíduo

(Violle *et al.* 2007, Shipley *et al.* 2016) e, assim, inferir sobre o desempenho dos indivíduos ao longo de um gradiente ambiental.

A variabilidade dos recursos ambientais em um gradiente, seja de nutrientes, seja de disponibilidade hídrica, resulta em diferentes estratégias adotadas pelas plantas que são mensuráveis a partir de suas características funcionais. Em condições de escassez de recursos, geralmente as plantas investem mais em estrutura, apresentando um crescimento mais lento e, caso haja abundância de recursos, a planta tende investir mais em crescimento. Assim, encontramos compensações estruturais entre as características das plantas que influenciam a aquisição de recursos e na economia de carbono. Tal padrão foi inicialmente abordado para as folhas e posteriormente para a planta inteira, a isso referimos como o espectro econômico (Wright *et al.* 2004, Reich 2014). Há evidências que esse espectro se manifeste também ao nível intraespecífico embora os resultados sejam difusos (Anderegg *et al.* 2018, Westerland *et al.* 2021). Foram observadas tanto respostas coordenadas do conjunto das características das funcionais ao gradiente ambiental (Emilio *et al.* 2021), como respostas desacopladas (Baraloto *et al.* 2010, Garcia *et al.* 2021) sendo estas dependentes da amplitude do gradiente ambiental e da escala em que se analisa.

A hidrologia na Amazônia é fortemente determinada pela topografia. Nas partes mais altas, referidas como platôs, há maior distância do lençol freático, de modo que as plantas necessitam da precipitação para o abastecimento de água nas camadas superficiais do solo. Nas regiões mais baixas, referidas como baixios, o lençol freático é superficial, havendo grande abundância de água, podendo gerar situações de estresse por excesso hídrico durante o período mais chuvoso e como fator atenuante do déficit hídrico na seca (Costa *et al.* 2022). Estudos anteriores indicaram que a hidrologia local afeta várias características funcionais das espécies arbóreas (Cosme *et al.* 2017, Figueiredo *et al.* 2017, Garcia *et al.* 2021), mas há ainda uma lacuna no entendimento da variação funcional de ervas. Tendo as ervas uma menor profundidade de enraizamento que as árvores (Weemstra *et al.* 2016), potencialmente que limita a aquisição de água nos platôs durante a estação seca, pode-se esperar efeitos ainda mais pronunciados da hidrologia local sobre suas características funcionais.

Além da hidrologia, outras propriedades ambientais co-variam ao longo da topografia, como a textura e a química do solo (Chauvel *et al.* 1987, Luizao *et al.*

2004). A quantidade de luz que chega até o sub-bosque, já referida como o principal impulsionador da variabilidade intraespecífica (Burton *et al.* 2017), varia de modo difuso ao longo do gradiente topográfico. Embora não seja possível separar os efeitos correlacionados de solo e hidrologia em um estudo observacional, é possível inferir os principais fatores direcionadores de acordo com os efeitos esperados das propriedades ambientais sobre as características funcionais. Estas expectativas derivam da associação entre a oferta de recursos (água, nutrientes, luz) e a expressão de características para melhor lidar com esta oferta, ao longo do espectro aquisitivo-conservativo. Dentro do paradigma dos espectros funcionais, maior oferta de recursos seleciona características aquisitivas, em que a planta consome rapidamente os recursos através da construção de tecidos com baixo investimento estrutural e, portanto, baixa longevidade, o oposto ocorrendo quando a oferta de recursos é baixa.

Desvendar os padrões de variação das características funcionais ao longo de gradientes hidrológicos é fundamental para prever a resposta das plantas em condições climáticas extremas (Esteban *et al.* 2021). Desse modo, o objetivo deste estudo foi responder às seguintes questões: (1) Há ajuste funcional de uma espécie herbácea ao longo do gradiente hidrológico e de luz? (2) Esse ajuste difere nas distintas medidas funcionais? (3) Existe um espectro econômico da planta associado aos gradientes estudados? Respondendo a estas perguntas, este estudo procura identificar os mecanismos de ajuste funcionais de uma erva de sub-bosque amplamente distribuída para sobreviver à variação na disponibilidade de água em uma floresta de terra firme da Amazônia.

Material e Métodos

Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido na Reserva Florestal Ducke (RFD), administrada pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A RFD fica a 26 km ao Norte de Manaus (2°55'47.8"S; 59°58'30.3"W) (**Fig 1 a**), sua área abriga 10.000 ha de floresta ombrófila densa de terras baixas (IBGE, 2004), com vegetação preservada (Ribeiro *et al.* 1999) e coberta por um sistema de 18 trilhas nas direções Norte e Sul e Leste e Oeste. A RFD tem clima tropical úmido, Am na escala de Köppen-Geiger, a

precipitação média anual de 2.500 mm e 1-2 meses secos com <100 mm de precipitação nos últimos 53 anos (Costa *et al.* 2020). A topografia varia de 40 a 140 m s.n.m (Ribeiro *et al.* 1999) sendo bastante ondulada e demarcada por uma ampla rede de drenagem. As regiões mais baixas são conhecidas como baixios e as mais altas e planas, platôs. A distância horizontal entre baixios e platôs pode ser relativamente curta, menos de 100 m, enquanto a variação altitudinal é de 20 a 50 m (Chauvel *et al.* 1987). Nos baixios, há maior disponibilidade hídrica, pois nesta região estão os corpos d'água e o lençol freático é superficial, podendo variar, normalmente, de uma profundidade de 0,1 a 2 m (Hodnett *et al.* 1997). Nos platôs há menor disponibilidade hídrica e o lençol freático fica a profundidades próximas a 30 m podendo chegar a 36,9 m na estação seca (Cuartas *et al.* 2012). Em conjunto com a topografia varia também o tipo de solo: o teor de areia é maior nos baixios e nos platôs prepondera a argila (Luizão *et al.* 2004). Ao longo de toda a reserva os solos são ácidos e pobres em fósforo, cálcio, magnésio, sódio e potássio e, em geral, o teor de alumínio é alto (Chauvel *et al.* 1987). Algumas propriedades do solo, como a granulometria e a disponibilidade de alguns nutrientes, estão fortemente correlacionados com a elevação do terreno (Costa *et al.* 2005).

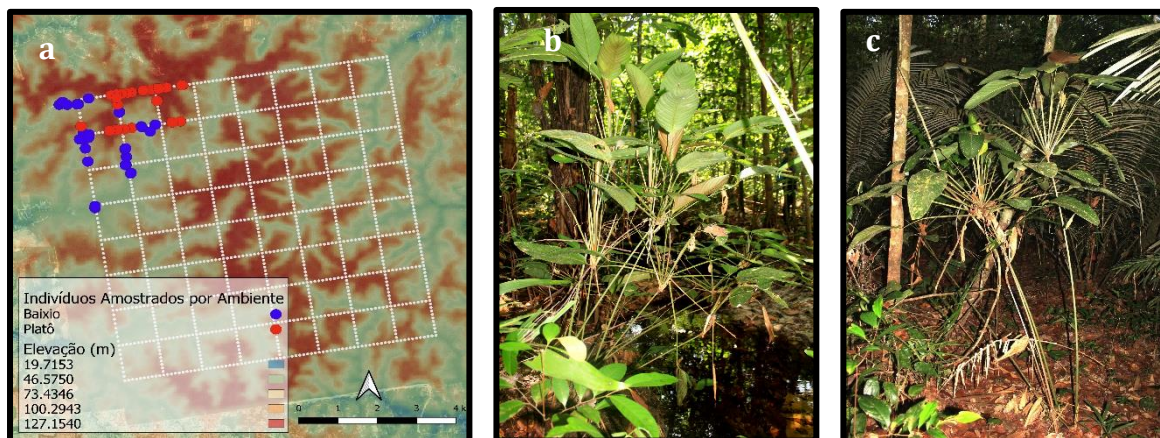


Figura 1. a) Mapa da Reserva Ducke com os pontos de coleta. b) Indivíduo de arumã no baixio. c) Indivíduo de arumã no platô.

Espécie de estudo

Ischnosiphon arouma (Aubl.) Körn. é uma erva de sub-bosque monocotiledônea da família Marantaceae (**Fig. 1 b c**), de fácil identificação (Aristizábal *et al.* 2020). Ela pode alcançar até 3,5 m de altura, possui caule ereto, folhas compridas e com lâmina larga, 19-45 cm de comprimento e 7,8-25 cm de largura, que ficam dispostas no ápice do caule, em uma inserção similar a um guarda-chuva (Costa, Espinelli, e Figueiredo 2008). Seu rizoma fica entre 0,1 e 0,5 m abaixo do solo (Andersson 1977). É uma espécie amplamente distribuída ao longo de toda a Bacia Amazônica, América Central e Guianas (Costa *et al.* 2008). A espécie tem ocorrência registrada ao longo de todo o gradiente topográfico da RFD, mas com maior abundância nos baixios (Santana 2017).

Coletas

Todas as amostras foram coletadas entre agosto e setembro de 2019 nas proximidades das trilhas da RFD (**Fig. 1a**). Todos os indivíduos foram georreferenciados com o auxílio de um GPS portátil e tiveram a sua localização descrita em relação aos piquetes que demarcam as trilhas. A área total das coletas é de 6 km² e foi calculada através de um mínimo polígono convexo com o auxílio do Geo CAT (Bachman *et al.* 2011).

Características funcionais

Características morfológicas

O número de caules e altura total da planta foram medidos em 73 indivíduos. O número de caules foi considerado como todas as hastes brotando do mesmo ponto de enraizamento. Caules distantes a mais de 30 cm não foram contados. A altura foi mensurada no caule mais alto perpendicularmente ao solo desde a base da planta até a folha mais jovem totalmente estendida. A área foliar específica (SLA), conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) e espessura da folha (LT) foram calculadas em laboratório após a coleta em campo de duas folhas adultas e saudáveis de 68 indivíduos, que foram imediatamente acondicionadas em saco plástico com papel

toalha úmido. Todas as medidas foram realizadas seguindo uma adaptação do protocolo de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2016). Para medir a espessura foliar (LT mm), foi utilizado um micrômetro na porção mediana da folha, em ambos os lados da nervura central e em 2 folhas, foi posteriormente calculada a média das medidas. Para SLA e LDMC, foram cortados 2 quadrados da porção mediana da folha em cada um dos lados da nervura central, os quadrados foram pesados em balança de precisão (max = 420 g, min = 0,02 e = 0,01 g, d = 0,001 g), escaneados, secos a 70° por 72 h e novamente pesados. A área dos quadrados foi mensurada utilizando o programa Image J 1.35g (Schneider *et al.* 2012). A SLA foi calculada a partir da média da divisão da área (cm²) pelo peso seco (g) dos quadrados e o LDMC a partir da média da divisão do peso seco (mg) pelo peso fresco (g).

Características anatômicas

As características estomáticas foram medidas em 24 indivíduos. As amostras da região mediana da folha foram fixadas em solução de formaldeído-acético-álcool (FAA) 70%. Para dissociar a epiderme, as amostras foram colocadas em solução de Franklin (peróxido de hidrogênio e ácido acético, 1:1) durante 24 h em estufa a 60°C. As epidermes foram dissociadas com auxílio de pincel, desidratadas em série de etanol, coradas em solução de safranina (5%), montadas em lâmina e a face abaxial fotografada em fotomicroscópio. Para densidade estomática (SD mm²), foi feita a média do número de estômatos presentes em 5 fotos no aumento de 200x do mesmo indivíduo, e o valor foi extrapolado para 1 mm². O comprimento estomático (SL µm) foi também estimado como a média de pelo menos cinco fotos do mesmo indivíduo com aumento de 40x, onde se mediu o comprimento de uma extremidade de ligação entre as células-guarda até a outra extremidade.

Para as características do limbo foliar, as amostras foram fixadas em solução de Trump (McDowell & Trump 1976), removemos o fixador com tampão fosfato e iniciamos a desidratação em uma série de etanol para incorporarmos as amostras em historesina Leica (Leica Microsystems Inc., Heidelberg, Alemanha), conforme as recomendações do fabricante. Cortes transversais (5 µm) foram feitos usando um micrótomo rotativo, coradas com 0,05% de azul de toluidina e montados em verniz incolor Acrilex. Todas as imagens foram adquiridas usando um fotomicroscópio (modelo Zeiss Axiophoto 2). Foram fotografados, em média, 3 cortes de cada

indivíduo em aumento de 200x e medidos 3 pontos em cada um dos cortes nas porções correspondentes a 25%, 50% e 75% do comprimento total do corte. Para os indivíduos em que não foi possível obter pelo menos três fotos, verificamos que o desvio padrão das medidas não diferia dos indivíduos que tinham mais medidas e os mantivemos nas análises. Mensuramos a espessura da epiderme abaxial, da hipoderme abaxial, do mesófilo, do parênquima esponjoso, do parênquima paliçádico, da hipoderme adaxial, da epiderme adaxial e da espessura total do corte. Todas as medidas foram sumarizadas em uma média por indivíduo, totalizando 23 indivíduos analisados. A fim de remover o efeito da espessura da folha sobre as demais características dos cortes transversais, dividimos todas as medidas pela espessura total. Todas as medidas foram realizadas utilizando o programa Image J 1.35g (Schneider *et al.* 2012).

Variáveis independentes

Os indivíduos foram classificados segundo o ambiente de coleta, baixo ou platô (**Fig.1**). Como variável contínua, utilizamos a elevação do terreno como um substituto para o acesso à água subterrânea, já que a topografia é seu principal determinante em escala local (Costa *et al.* 2022). A fim de ter dados mais acurados para a pequena escala espacial, utilizamos a elevação do terreno medida com teodolito por um topógrafo profissional, no ponto mais próximo da trilha. Para medirmos a incidência de luz solar na planta utilizamos o índice de iluminação da copa, que estabelece diferentes classes de iluminação baseadas na abertura do dossel (*crown illumination index* de Dawkins, H.C., Field, D.R.B., 1978, definido por Clark e Clark e adaptado por Keeling and Phillips 2007).

Análise de dados

Para descrever a variação intraespecífica das características funcionais, calculamos o coeficiente de variação (CV %) geral sobre todas as amostras e por ambiente hidrológico. Para determinar se a variabilidade intraespecífica das características funcionais está associada à variação ambiental, testamos a relação entre cada uma das características e os preditores ambientais (elevação do terreno e índice de iluminação) com regressões múltiplas lineares. Para sumarizar todas as

características medidas e visualizar possíveis padrões de ajuste funcional aos ambientes hidrológicos e iluminação, utilizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA). Para testar se há diferenciação significativa nos eixos PCA que descrevem a variação no conjunto das características funcionais, em função dos ambientes hidrológicos e índice de iluminação, utilizamos uma análise multivariada de variância (MANOVA) e análise de variância (ANOVA).

Para determinar se há autocorrelação espacial na distribuição dos valores funcionais ou ambientais, testamos os resíduos das regressões múltiplas das características funcionais e os resíduos dos eixos da MANOVA em função das coordenadas de cada indivíduo. Apenas as características LT, espessura da epiderme e hipoderme abaxial apresentaram autocorrelação espacial. Desta forma desconsideramos a autocorrelação espacial nas regressões múltiplas. Nos eixos das MANOVAS, encontramos autocorrelação espacial entre as características anatômicas em ambos os eixos, em uma distância de 1 e 2 km. Entre as características morfológicas encontramos autocorrelação espacial no eixo 1 em uma distância de 1 km.

As análises foram feitas utilizando o pacote `vegan` e `pgirmess` e os gráficos foram construídos com os pacotes `ggplot2`, `ggfortify`, `ggforce`, `factoextra` e `PerformanceAnalytics`. Todas as análises foram rodadas em ambiente estatístico R 4.1.2 e os mapas foram gerados no QGIS 3.16.6.

Resultados

As medidas funcionais dos indivíduos de *I. arouma* possuem baixo coeficiente de variação entre si (CV) (**Fig. 2**). À exceção do número de caules (60% CV) e da altura (22.5% CV), as demais características variaram menos de 15%, sendo LT a que variou menos (8.1% CV). Quanto a variação relativa entre ambientes, calculado como a diferença entre os coeficientes de variação do baixio e platô para cada característica, o CV não apresenta valores muito maiores que 3%, quando há, essas as características são mais variáveis nos baixios. Sendo o número de caules a característica que mais apresentou variação nos baixios (**Fig. 2b**).

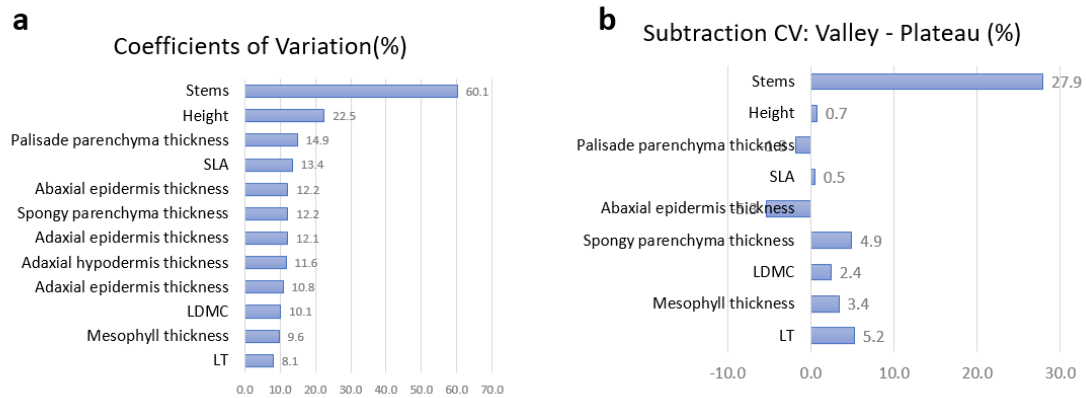


Figura 2. a) Coeficientes de variação (CV %) de cada uma das características. b) Variação relativa entre ambientes calculado a partir da subtração do coeficiente de variação do baixio pelo platô.

Os resultados evidenciam que os indivíduos de *I. arouma* apresentam ajuste funcional em função dos ambientes hidrológicos e de luz, tanto em características individuais (**Fig. 3; Tab. 1**) como nas estratégias produzidas pelo conjunto destas características (**Fig 4**). O SLA (**Fig. 3a**) foi maior em locais com maior disponibilidade hídrica e menor iluminação, enquanto LDMC (**Fig. 3b**) e LT (**Fig. 3c**) apresentaram padrão oposto, sendo que LT não esteve associado à luz. As características relacionadas ao crescimento, como altura da planta e número de caules mostraram padrões diferentes entre si. A altura aumentou com o índice de iluminação e não esteve associada à elevação (**Fig. 3d**) e o número de caules diminuiu com a elevação e não esteve associada ao índice de iluminação (**Fig. 3e**).

Sumarizando as características funcionais morfológicas em uma PCA (**Fig. 4 a,b**), obtivemos 67.9% da variação explicada nos dois primeiros eixos de ordenação. A MANOVA indicou haver diferença significativa nos escores dos eixos de PCA entre os ambientes hidrológicos e conforme o índice de iluminação (ambiente hidrológico: Pillai = 0.33, $F_{\text{approx.}} = 15.4$, $P \ll 0.0001$; luz: Pillai = 0.15, $F_{\text{approx.}} = 5.6$, $P < 0.05$), o que indica que ambientes hidrológicos e índices de iluminação distintos induzem a expressão de diferentes combinações de valores de características funcionais. O primeiro eixo de ordenação é formado principalmente por três características com maior peso: SLA, LDMC e LT e está associado principalmente ao índice de iluminação (ANOVA = $F = 9.7$, $P = 0.003$), mas também ao ambiente hidrológico ($F = 3.8$, $P = 0.057$). Ao longo dele observamos as diferentes estratégias em cada ambiente: em direção ao baixo e aos menores índices de iluminação temos maiores valores de SLA; em direção ao platô e com maiores valores de iluminação, temos maiores valores de LDMC e LT. No segundo eixo de ordenação, as características que apresentam maiores pesos são número de caules e altura da planta. Este eixo está associado principalmente ao ambiente hidrológico (ANOVA = ambiente: $F = 25.8$, $P \ll 0.0001$) e não esteve associado à luz ($F = 2.3$, $P = 0.13$). A distinção entre ambientes hidrológicos em função da combinação entre valores de características fica ainda mais evidente, indicando haver maior crescimento nos baixios, refletida na produção de mais unidades vegetativas (caules).

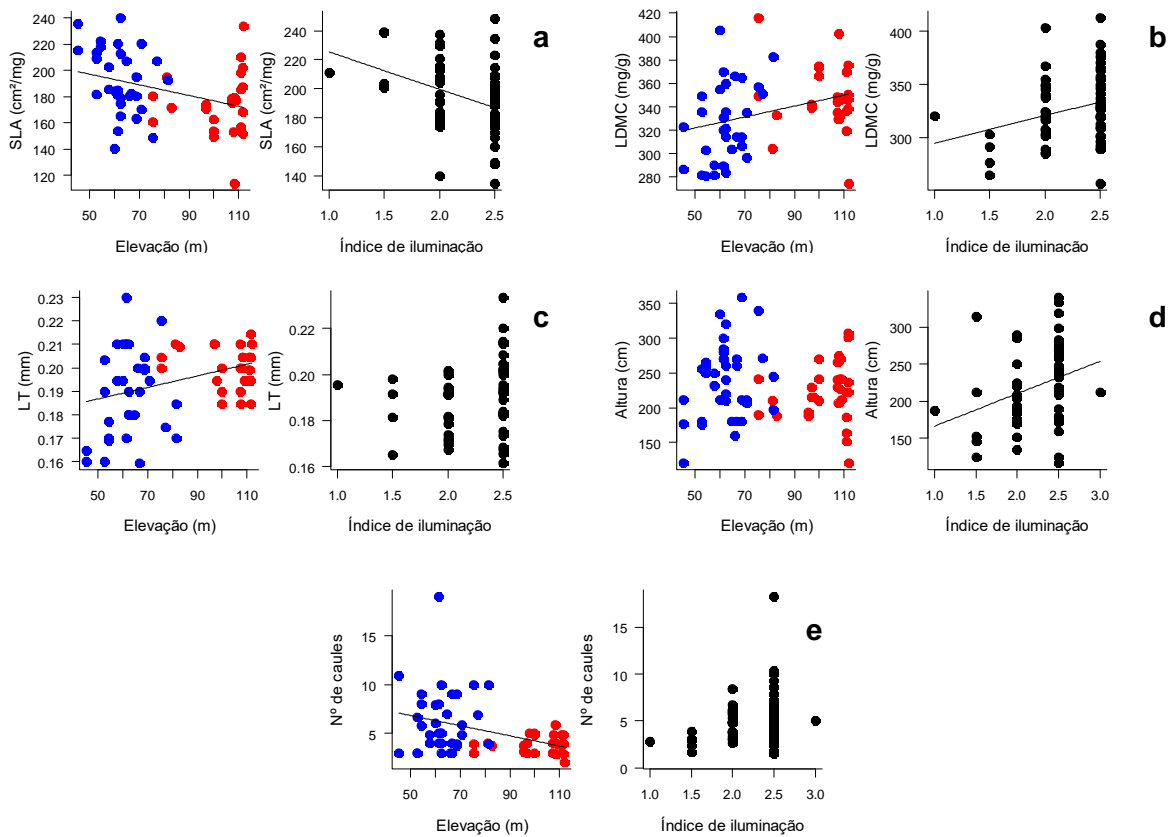


Figura 3. Gráficos parciais das regressões múltiplas entre as características morfológicas de *Ischnosiphon arouma* e os gradientes de elevação e iluminação na Reserva Ducke. A linha de tendência indica se a relação foi significativa, a cor dos pontos representa o ambiente, azul – baixio, vermelho – platô. a) SLA, área foliar específica, N = 58; b) LDMC, conteúdo de matéria seca foliar, N = 60; c) LT, espessura da folha, N = 62; d) Altura da planta, N = 67, e) Número de Caules, N = 67.

Tabela 1. Estatísticas das regressões múltiplas: representando a característica, valor do coeficiente angular (elevação e luz), o valor de p, sendo: 0 (***) , 0.001 (**), 0.01 (*), 0.05 (.), 0.1 (), o coeficiente de determinação ajustado (R² ajustado) e o p do modelo indicado ().

Característica	Coef. Angular Elevação (p)	Coef. Angular Luz (p)	R² ajustado (p - modelo)
SLA	-0.41 (**)	-25.68 (**)	0.19(**)
LDMC	0.45 (*)	25.05 (*)	0.12 (*)
LT	2.365 e-04 (**)	8.613e-03	0.11 (*)
Nº. de Caules	-0.05 (***)	1.76 ()	0.21 (***)
Altura	-0.13 ()	43.70 (*)	0.07 (.)

Tanto as características estomáticas como as características anatômicas dos cortes transversais não apresentaram relação significativa com os gradientes de luz e de elevação quando analisadas individualmente (Material Suplementar 1 a - Apêndice). Sumarizando as características anatômicas medidas nos cortes transversais dos limbos foliares com uma PCA (**Fig. 4c, d**), os dois primeiros eixos contêm 67.1% da variação original. A **Figura 4d**, indica o quanto cada uma das características contribuiu para a formação dos primeiros eixos de ordenação. Para a formação do primeiro eixo, temos maior contribuição da espessura do mesófilo e em sentido oposto, da hipoderme abaxial. Existe uma tendência de ajuste das características anatômicas em função do ambiente hidrológico (**Fig. 4c**), com indivíduos dos platôs concentrados na porção inferior-direita do espaço multivariado, indicando uma tendência para maior espessura de mesófilo e dos mesófilos esponjoso e paliçádico, e menores espessuras de epiderme e hipoderme. Esta segregação de características em função do ambiente não foi significativa de acordo com uma MANOVA (ambiente hidrológico: Pillai = 0.18, $F_{\text{approx.}} = 2$, $P = 0.16$; luz: Pillai = 0.01, $F_{\text{approx.}} = 0.13$, $P = 0.89$), o que pode ser resultado do baixo número de indivíduos analisado.

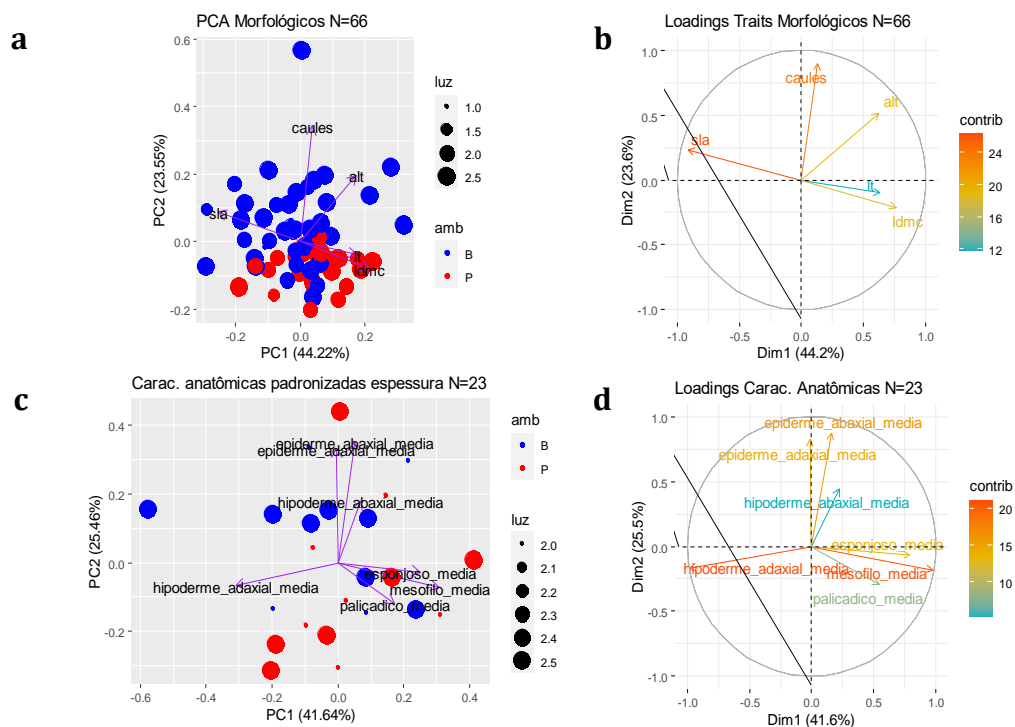


Figura 4. a) Projeção dos eixos 1–2 de uma PCA das 5 características funcionais morfológicas de 64 indivíduos de *Ischnosiphon arouma* localizados na Reserva Ducke. A cor

dos pontos representa o ambiente, azul – baixo, vermelho – platô, e o tamanho dos pontos o índice de iluminação. Abreviaturas, Alt: altura da planta, Caules: número de caules; Idmc = conteúdo de matéria seca foliar, sla = área foliar específica. b) PCA indicando os pesos de cada característica para a formação dos eixos, quanto mais avermelhada a seta, maior a contribuição da característica para a formação de um dos eixos. c) Projeção dos eixos 1–2 de uma PCA das 7 características anatômicas, padronizadas pela espessura média do limbo em 23 indivíduos de *Ischnosiphon arouma* localizados na Reserva Ducke. d) PCA indicando os pesos de cada característica para a formação dos eixos, quanto mais avermelhada a seta, maior a contribuição da característica para a formação de um dos eixos.

A sumarização das características anatômicas que tiveram maior contribuição para a formação dos dois primeiros eixos na **Figura 4 c,d**, em conjunto com número de caules, SLA e as características estomáticas podem ser conferidas no Material Suplementar 2 (Apêndice). Pode-se observar uma tendência de aquisição e conservação que se mantém em função dos ambientes, mesmo com as características morfológicas e anatômicas mescladas. Avaliando as características morfológicas, em conjunto com as características do limbo, vê-se que é a morfologia estrutura o primeiro eixo de ordenação, de modo que SLA e espessura do mesófilo covariam perpendicularmente, ou seja, de modo independente, sendo as características morfológicas as que segregam os ambientes. Avaliando as características estomáticas em conjunto com as morfológicas, observa-se que número de caules e densidade estomática estrutura o primeiro eixo e segrega os ambientes hidrológicos, no segundo eixo, SLA e LDMC covariam em sentidos opostos, indicando um espectro conservativo-aquisitivo.

Discussão

Neste estudo, buscou-se entender se existe ajuste funcional de uma erva amazônica em função de um gradiente hidrológico local. Para isso, foram estudados dois ambientes contrastantes, os baixios, com solos arenosos e alta disponibilidade hídrica, e os platôs, com solos argilosos e baixa disponibilidade hídrica (Chauvel *et al.* 1987, Hodnett *et al.* 1997, Luizao *et al.* 2004, Costa *et al.* 2020), ao longo dos quais esperava-se encontrar um ajuste nas características funcionais em função do ambiente hidrológico. Como as condições de luz também afetam as características foliares (Westerband *et al.* 2021), esta variação também foi controlada nas análises. Os resultados demonstraram haver ajuste funcional em função da variação ambiental em *I. arouma*. Esse ajuste se dá principalmente nas características morfológicas (**Fig. 3**), sendo possível detectar estratégias diferenciadas em conjunto no espaço multivariado (**Fig. 4 a**). Por outro lado, as características anatômicas do limbo foliar demonstraram um padrão fraco em função dos ambientes e da luz e as estratégias não ficam claras quando observadas as relações simples ou no espaço multivariado

(**Fig. 4 c**). Assim, pode-se sugerir que a capacidade de ajuste em função do ambiente é maior em algumas características do que em outras.

A baixa variação no coeficiente de variação (**Fig. 2**) das características indica que toda a extensão do gradiente de luz e hidrológico seleciona características dentro de uma mesma faixa, ou que fatores ontogenéticos ou genealógicos os mantêm com baixa variação. Ao contrário do que é referido na literatura, não há maior variação de características morfológicas, como SLA, do que características anatômicas (Westerband *et al.* 2021). As características que mais variaram foram as relacionadas ao crescimento, como altura e número de caules, o que pode indicar que o ambiente não seleciona uma faixa de crescimento única ao longo de todo o gradiente, mas, como é o nosso caso, o número de caules ligados à aquisição é selecionado para um dos extremos dos gradientes, o que fica evidente na subtração do coeficiente de variação do baixo pelo platô (**Fig. 2 b**).

Na análise multivariada, os ajustes morfológicos intraespecíficos seguem um padrão semelhante ao espectro de economia da planta, porém, de modo desacoplado. As características foliares estruturam o primeiro eixo, que está estatisticamente associado principalmente à luz, já as características de planta inteira estruturam o segundo eixo, associado principalmente aos ambientes hidrológicos. Um padrão semelhante de desacoplamento de estratégias foi observado no nível intraespecífico para espécies de árvores no local do estudo (Garcia *et al.* 2021). Entretanto, as análises das características individuais e a posição relativa dos indivíduos no espaço multivariado indicam um gradiente de mudanças dos valores das características funcionais ao longo do gradiente hidrológico. Essa mudança acompanha o espectro econômico: nos platôs há maiores valores de LT e LDMC, que são geralmente associados a um padrão lento de crescimento e de conservação de estruturas, enquanto nos baixios há maiores valores de SLA, sugerindo uma estratégia de crescimento rápido associado às características morfológicas que permitem maior aquisição de recursos (Reich 2014; Wright *et al.* 2004).

Maior número de caules e SLA estão associados à uma rápida aquisição de recursos e maior crescimento de modo geral (Lambers *et al.* 2008). Ambas as características tendem a ser maiores nos baixios (**Fig. 4a**); contudo, não há associação entre ambas (Material Suplementar 1). Possivelmente, porque os maiores

valores de SLA estão associados a menores índices de luminosidade e o número de caules não está significativamente associado à luz nas regressões múltiplas. As plantas utilizam diferentes estratégias para captar luz (Valladares *et al.* 2002, Niinemets & Sack 2006, Niinemets 2010). Os resultados sugerem que o número de caules é um reflexo da taxa de crescimento e que a maior SLA pode permitir maior crescimento nos baixios, embora outros componentes da equação de crescimento (taxa de assimilação de carbono e proporção de área foliar por massa total da planta, Lambers & Poorter 1992) devam intervir no resultado final.

Padrões semelhantes de aquisição e conservação em função da disponibilidade hídrica têm sido observados comumente em árvores no nível interespecífico e intragenérico (Cosme *et al.* 2017, Fontes *et al.* 2020). Porém, ainda há pouca evidência no nível intraespecífico, sendo que alguns estudos encontraram um padrão distinto do observado neste estudo. Um estudo em escala global, incluindo ervas, demonstrou que características funcionais do espectro econômico da folha responderam de modos diferentes em função do mesmo gradiente ambiental que englobava variáveis climáticas e de umidade do solo (Anderegg *et al.* 2018). Outro estudo, que inclui gramíneas e um gradiente de umidade no solo, também encontrou uma tendência de características aquisitivas e conservativas, mas esse espectro de economia não estava relacionado aos gradientes estudados, indicando que fatores ontogenéticos podem influenciar na existência desse espectro (Gorné *et al.* 2020). Outros estudos revelaram padrões semelhantes aos que foram relatados aqui em ervas; por exemplo, árvores e palmeiras demonstraram ajuste intraespecífico de características, principalmente SLA, LMA, LDMC e LT, em função de gradientes hidrológicos; entretanto, este não é um padrão comum a todas as espécies de uma mesma comunidade (Tomimatsu *et al.* 2009, Jung *et al.* 2010, Schmitt *et al.* 2020, Emilio *et al.* 2021, Garcia *et al.* 2021). As diferentes respostas das espécies, em função dos gradientes ambientais, reforçam que generalizar conclusões a partir do estudo de uma única espécie é temerário, principalmente para avaliar cenários de mudança climática.

Apesar da relação fraca e não significativa entre as características anatômicas e o gradiente hidrológico, é possível observar algumas tendências de compensação estrutural entre anatomia e morfologia em função dos ambientes (**Fig. 4**). Nas plantas

do baixo há, em média, maior altura, número de caules e SLA. Nos platôs, a maior LT e LDMC indica um rearranjo anatômico, que pode ser observada com uma leve e não significativa tendência de maior espessura dedicada ao mesófilo, o que aumentaria a capacidade fotossintética. Entretanto, esta compensação estrutural não parece ser suficiente para permitir a mesma taxa de crescimento e investimento em reprodução vegetativa, como observado nos baixios. É possível que isso decorra do fato de que as maiores espessuras de parede celular, geralmente associadas às maiores densidades de tecido por área dificultam a difusão de gases, resultando em menores taxas fotossintéticas (Poorter *et al.* 2009, Onoda *et al.* 2017, Evans 2020). Ainda que haja evidências de relações diretas entre a anatomia da folha, produtividade e integração com outras características funcionais foliares (Bachle & Nippert 2021), elas ainda são difusas. Geralmente, quanto mais integradoras são as características, maior a tendência da associação delas com o ambiente, pois não são características pontuais que estão sob seleção, mas características que mais diretamente afetam a performance (Marks 2007, Dias *et al.* 2019, Westerland *et al.* 2021). Portanto, mesmo com o baixo número de indivíduos amostrados para anatomia, é possível que as características anatômicas não estejam sob seleção.

Se há uma relação entre luz e anatomia, não foi detectável no nosso estudo, o que pode se dar pelo tamanho da amostra, ou porque não há relação direta entre as variáveis ambientais, principalmente luz, e as características (Dias *et al.* 2018), ou ainda porque as características afetadas pela luz não foram estudadas.

Propriedades do solo como bases trocáveis, acidez, granulometria, macro ou micronutrientes também influenciam a variabilidade intraespecífica (Siefert *et al.* 2014, Dong 2020, Westerland *et al.* 2021). Mesmo não tendo dados referentes ao solo para os indivíduos de *I. arouma*, sabe-se que na RFD e região algumas propriedades do solo, como a granulometria e a disponibilidade de alguns nutrientes, estão fortemente associadas com a elevação do terreno (Costa *et al.* 2005) de modo que nas regiões mais elevadas há maior disponibilidade de bases trocáveis e nitrogênio que as regiões mais baixas (Luizão *et al.* 2004). Logo, a fertilidade do solo e a disponibilidade hídrica variam em sentidos opostos. Características aquisitivas demandam maior suprimento de recursos (Reich 2014); portanto, se houvesse maior influência da fertilidade do solo do que a disponibilidade hídrica sobre as

características funcionais, esperaríamos observar um padrão oposto ao que observamos. Desse modo, a luz e, principalmente, a disponibilidade hídrica parecem ser as principais variáveis que estruturam o ajuste intraespecífico de *I. arouma*.

Os baixios da RFD podem ser caracterizados pela alta disponibilidade hídrica, de modo que o lençol freático é tão superficial que o solo permanece boa parte do tempo saturado em água (Hodnett *et al.* 1997; Cuartas *et al.* 2012) e, por isso, é possível que as plantas do baixio estejam em condições de estresse por alagamento. Afinal, tais condições frequentes geram situações de hipóxia e anóxia, que podem propiciar o acúmulo de substâncias tóxicas e um ambiente redutor, onde a abasorção de nutrientes é dificultada (Patrick & Mahapatra 1968, Parent *et al.* 2008, Costa *et al.* 2022). Porém, nessas condições, os indivíduos do baixio parecem ter um melhor desempenho no crescimento (indicado pelas plantas maiores) que os indivíduos do platô. Falta investigar, portanto, quais mecanismos propiciam esse melhor desempenho. É possível que esses mecanismos estejam relacionados com características abaixo do solo, como rizomas e raízes, através de aerênquima, raízes jovens que seriam mais eficientes para absorver água e nutrientes, mudanças no córtex das raízes ou ajustes metabólicos (Parent *et al.* 2008). Por hora, sabemos que os maiores valores SLA ao nível intraespecífico observados nos baixios podem estar relacionados também com o alagamento, pois aumentam a difusão de gases na folha (Mommer *et al.* 2006, Poorter *et al.* 2009, Jung *et al.* 2010).

O principal resultado deste estudo foi um padrão de ajuste intraespecífico em uma escala estritamente local (6 km²). A variabilidade intraespecífica (ITV) tende a diminuir com o aumento da escala espacial (Siefert *et al.* 2014) e a heterogeneidade ambiental potencializa os efeitos da ITV na escala local (Westerband *et al.* 2021); contudo, ajustes intraespecíficos em uma escala tão pequena quanto a nossa, são inéditos na literatura. Essa capacidade de ajuste em uma escala local é um mecanismo que pode permitir a ampla distribuição da espécie em toda a Amazônia e, poderia, em princípio, fornecer a capacidade necessária para ajustes funcionais frente às mudanças climáticas (Jung *et al.* 2013, Valladares *et al.* 2014, Garcia *et al.* 2021, Westerband *et al.* 2021).

Referências

- ANDEREGG, L. D. L., L. T. BERNER, G. BADGLEY, M. L. SETHI, B. E. LAW, and J. HILLERISLAMBERS. 2018. Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecol. Lett.* 21: 734–744.
- ANDERSSON, L. 1977. The genus *Ischnosiphon*.
- ARISTIZÁBAL, M. A. B., F. O. G. DE FIGUEIREDO, and T. ANDRÉ. 2020. Accommodating trait overlap and individual variability in species diagnosis of *Ischnosiphon* (Marantaceae). 1–11.
- BACHLE, S., and J. B. NIPPERT. 2021. Microanatomical traits track climate gradients for a dominant C4 grass species across the Great Plains, USA. *Ann. Bot.* 127: 451–459.
- BACHMAN, S., J. MOAT, A. W. HILL, J. DE LATORRE, and B. SCOTT. 2011. Supporting red list threat assessments with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. *Zookeys* 150: 117–126.
- BARALOTO, C., C. E. T. PAINE, L. POORTER, J. BEAUCHENE, D. BONAL, A. M. DOMENACH, B. HÉRAULT, S. PATIÑO, J. C. ROGGY, and J. CHAVE. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecol. Lett.* 13: 1338–1347.
- BURTON, J. I., S. S. PERAKIS, S. C. MCKENZIE, C. E. LAWRENCE, and K. J. PUETTMANN. 2017. Intraspecific variability and reaction norms of forest understorey plant species traits. *Funct. Ecol.* 31: 1881–1893.
- CHAUVEL, A. ., Y. LUCAS, and R. BOULET. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus. *Experientia* 43: 234–241.
- COSME, L. H. M., J. SCHIETTI, F. R. C. COSTA, and R. S. OLIVEIRA. 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytol.* 215: 113–125.
- COSTA, F. R. C., F. P. ESPINELLI, and F. O. G. FIGUEIREDO. 2008. Guia de marantáceas da Reserva Ducke e da Reserva Biológica do Uatumã. Manaus.
- COSTA, F. R. C., W. E. MAGNUSSON, and R. C. LUIZÃO. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *J. Ecol.* 93: 863–878.
- COSTA, F. R. C., J. SCHIETTI, S. C. STARK, and M. N. SMITH. 2022. The other side of tropical forest drought: do shallow water table regions of Amazonia act as large-scale hydrological refugia from drought? *New Phytol.*
- COSTA, F. R. C., J. A. S. ZUANON, F. B. BACCARO, J. S. DE ALMEIDA, J. DA S. MENDER, J. L. P. SOUZA, G. C. BORBA, E. J. L. ESTEBAN, V. M. BERTIN, C. S. GEROLAMO, A. NOGUEIRA, and C. V. DE CASTILHO. 2020. Effects of climate change on central amazonian forests: A two decades synthesis of monitoring tropical biodiversity. *Oecologia Aust.* 24: 317–335.
- DIAS, A. N., A. I. SIQUEIRA-SILVA, J. P. SOUZA, K. N. KUKI, and E. G. PEREIRA. 2018. Acclimation responses of macaw palm seedlings to contrasting light environments. *Sci. Rep.* 8: 1–13.
- DIAS, A. T. C., B. H. P. ROSADO, F. DE BELLO, N. PISTÓN, and E. A. DE MATTOS. 2019. Alternative plant designs: consequences for community assembly and ecosystem functioning. *Ann. Bot.* 1–8.
- DONG, N. P. 2020. Commentary News on intra-specific trait variation , species sorting , and optimality theory for functional biogeography and beyond. 6–10.
- EMILIO, T., H. P. JR, F. R. C. COSTA, N. SMITH, K. R. CARTER, and E. J. WARD. 2021. Intraspecific Variation on Palm Leaf Traits of Co-occurring Species — Does Local Hydrology Play a Role ? 4: 1–12.
- ESTEBAN, E. J. L., C. V. CASTILHO, K. L. MELGAÇO, and F. R. C. COSTA. 2021. The other side of droughts: wet extremes and topography as buffers of negative drought effects in an Amazonian forest. *New Phytol.* 229: 1995–2006.
- EVANS, J. R. 2020. Mesophyll conductance: walls, membranes and spatial complexity. *New Phytol.*

- FIGUEIREDO, F. O. G., F. R. C. COSTA, H. BASLEV, and F. BORCHSENIUS. 2017. PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS, FUNCIONAIS E EVOLUTIVOS SOB O CONTROLE DE FILTROS GEOQUÍMICOS E CLIMÁTICOS NA AMAZÔNIA.
- FONTES, C. G., P. V. A. FINE, F. WITTMANN, P. R. L. BITTENCOURT, M. T. F. PIEDADE, N. HIGUCHI, J. Q. CHAMBERS, and T. E. DAWSON. 2020. Convergent evolution of tree hydraulic traits in Amazonian habitats: implications for community assemblage and vulnerability to drought. *New Phytol.* 228: 106–120.
- GARCIA, M. N., J. HU, T. F. DOMINGUES, P. GROENENDIJK, R. S. OLIVEIRA, and F. R. C. COSTA. 2021. Local hydrological gradients structure high intraspecific variability in plant hydraulic traits in two dominant central Amazonian tree species. *J. Exp. Bot.*
- GORNÉ, L. D., S. DÍAZ, V. MINDEN, Y. ONODA, K. KRAMER, C. MUIR, S. T. MICHALETZ, S. LAVOREL, J. SHARPE, S. JANSEN, M. SLOT, E. CHACON, and G. BOENISCH. 2020. The acquisitive–conservative axis of leaf trait variation emerges even in homogeneous environments. *Ann. Bot.* 1–14.
- HODNETT, M. G., I. VENDRAME, A. D. O. M. FILHO, M. D. OYAMA, and J. TOMASELLA. 1997. Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath forest in central Amazonia: I. Comparisons between plateau, slope and valley floor. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 1: 265–227.
- JUNG, V., H. ALBERT, C. VIOLLE, G. KUNSTLER, G. EGORY LOUCOUGARAY, and T. SPIEGELBERGER. 2013. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events.
- JUNG, V., C. VIOLLE, C. MONDY, L. HOFFMANN, and S. MULLER. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *J. Ecol.* 98: 1134–1140.
- KINUPP, V. F., and W. E. MAGNUSSON. 2019. Spatial patterns in the understorey shrub genus *Psychotria* in central Amazonia : effects of distance and topography. 363–374.
- LAMBERS, H., F. S. C. CHAPIN III, and T. L. PONS. 2008. *Plant Physiological Ecology*.
- LAMBERS, H., and H. POORTER. 1992. Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Adv. Ecol. Res.* 23: 187–261.
- LUIZAO, R. C. C., F. J. LUIZAO, R. Q. PAIVA, T. F. MONTEIRO, L. S. SOUSA, and B. KRUIJT. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Glob. Chang. Biol.* 10: 592–600.
- MARKS, C. O. 2007. The causes of variation in tree seedling traits: The roles of environmental selection versus chance. *Evolution (N. Y.)*. 61: 455–469.
- MOMMER, L., J. P. M. LENSSEN, H. HUBER, E. J. W. VISSER, and H. DE KROON. 2006. Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: A comparative study of seven plant families. *J. Ecol.* 94: 1117–1129.
- NICOTRA, A. B., O. K. ATKIN, S. P. BONSER, A. M. DAVIDSON, E. J. FINNEGAN, U. MATHESIUS, P. POOT, M. D. PURUGGANAN, C. L. RICHARDS, F. VALLADARES, and M. VAN KLEUNEN. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci.* 15: 684–692. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>.
- NIINEMETS, Ü. 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecol. Res.* 25: 693–714.
- NIINEMETS, Ü., and L. SACK. 2006. Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials.
- ONODA, Y., I. J. WRIGHT, J. R. EVANS, K. HIKOSAKA, K. KITAJIMA, Ü. NIINEMETS, H. POORTER, T. TOSENS, and M. WESTOBY. 2017. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytol.* 214: 1447–1463.
- PARENT, C., N. CAPELLI, A. BERGER, M. CRÉVECOEUR, and J. DAT. 2008. An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress* 2: 20–27.
- PATRICK, W. H., and I. C. MAHAPATRA. 1968. Transformation and Availability to Rice of Nitrogen and Phosphorus in Waterlogged Soils. *Adv. Agron.* 20: 323–359.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. ET AL. 2016. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 64: 715.

- PITMAN, N. C. A., M. R. SILMAN, and J. W. TERBORGH. 2013. Oligarchies in Amazonian tree communities : a ten-year review. 114–123.
- POORTER, H., Ü. NIINEMETS, L. POORTER, I. J. WRIGHT, and R. VILLAR. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytol.* 182: 565–588.
- REICH, P. B. 2014. The world-wide ‘ fast – slow ’ plant economics spectrum : a traits manifesto. 275–301.
- RIBEIRO, J. E. L. S., M. J. G. HOPKINS, A. VICENTINI, C. A. SOTHERS, C. M. A. S., J. M. BRITO, M. A. D. SOUZA, L. H. MARTINS, L. G. LOHMANN, P. A. ASSUNÇÃO, and E. AL. 1999. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Manaus.
- SANTANA, F. D. 2017. 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. Available at: <https://bdtd.inpa.gov.br/handle/tede/2578>.
- SCHIETTI, J., T. EMILIO, C. D. RENNÓ, D. P. DRUCKER, F. R. C. COSTA, A. NOGUEIRA, F. B. BACCARO, F. FIGUEIREDO, C. V. CASTILHO, V. KINUPP, J. L. GUILLAUMET, A. R. M. GARCIA, A. P. LIMA, and W. E. MAGNUSSON. 2014. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecol. Divers.* 7: 241–253.
- SCHMITT, S., B. HÉRAULT, É. DUCOURET, A. BARANGER, N. TYSKLIND, M. HEUERTZ, É. MARCON, S. O. CAZAL, and G. DERROIRE. 2020. Topography consistently drives intra- and inter-specific leaf trait variation within tree species complexes in a Neotropical forest. *Oikos* 129: 1521–1530.
- SCHNEIDER, C. A., W. S. RASBAND, and K. W. ELICEIRI. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods* 9: 671–675. Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/nmeth.2089>.
- SHIPLEY, B., F. DE BELLO, J. H. C. CORNELISSEN, E. LALIBERTÉ, D. C. LAUGHLIN, and P. B. REICH. 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180: 923–931.
- SIEFERT, A., J. D. FRIDLEY, and M. E. RITCHIE. 2014. Community functional responses to soil and climate at multiple spatial scales: When does intraspecific variation matter? *PLoS One* 9.
- TOMIMATSU, H., J. I. HOSODA, and Y. HORI. 2009. Differences in the structure, growth and survival of *Parasenecio yatabei* ramets with contrasting water relations on the slope of a stream bank. *Plant Species Biol.* 24: 83–91.
- VALLADARES, F., S. MATESANZ, F. GUILHAUMON, M. B. ARAÚJO, L. BALAGUER, M. BENITO-GARZÓN, W. CORNWELL, E. GIANOLI, M. VAN KLEUNEN, D. E. NAYA, A. B. NICOTRA, H. POORTER, and M. A. ZAVALA. 2014. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecol. Lett.* 17: 1351–1364.
- VALLADARES, F., J. B. SKILLMAN, and R. W. PEARCY. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: A case of morphological compensation. *Am. J. Bot.* 89: 1275–1284.
- VIOLLE, C., M.-L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU, C. FORTUNEL, I. HUMMEL, and E. GARNIER. 2007. Let the concept of trait be functional! *Cyrille. Oikos* 1–11.
- WEBB, C. O., D. D. ACKERLY, M. A. MCPEEK, and M. J. DONOGHUE. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 475–505.
- WEEMSTRA, M., L. MOMMER, E. J. W. VISSER, J. VAN RUIJVEN, T. W. KUYPER, G. M. J. MOHREN, and F. J. STERCK. 2016. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytol.* 211: 1159–1169.
- WESTERBAND, A. C., J. L. FUNK, and K. E. BARTON. 2021. Intraspecific trait variation in plants: a renewed focus on its role in ecological processes. *Ann. Bot.* 127: 397–410.
- WRIGHT, I. J., P. B. REICH, M. WESTOBY, D. D. ACKERLY, Z. BARUCH, F. BONGERS, J. CAVENDER-BARES, T. CHAPIN, J. H. C. CORNELISSEN, M. DIEMER, J. FLEXAS, E. GARNIER,

P. K. GROOM, and J. GULIAS. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.

Apêndice

Material Suplementar 1. Matriz de correlação entre as variáveis independentes e características funcionais. O asterisco indica que a relação foi significativa e o número equivale ao coeficiente de correlação de Pearson (r). De cima para baixo as siglas significam – amb (ambiente: baixio, platô); luz (índice de iluminação); elev (elevação do terreno; alt (altura da planta); caules (número de caules da planta), lt (espessura da folha); sla (área foliar específica); ldmc (conteúdo de matéria seca foliar); sl (comprimento estomático); sd (densidade estomática); epiderme abaxial, hipoderme abaxial, mesófilo, parênquima esponjoso, parênquima paliçádico, hipoderme adaxial e epiderme adaxial. As espessuras médias de características anatômicas do limbo foliar foram padronizadas pela espessura média do limbo.

Material Suplementar 2 a) projeção de nos eixos 1–2 de uma PCA realizada com 4 características funcionais que contribuíram mais para a formação dos eixos de ordenação na figura 4. A PCA foi feita com 22 indivíduos de *Ischnosiphon arouma* localizados na Reserva Ducke. As características são: número de caules (caules), área foliar específica (SLA) e a espessura dos seguintes tecidos foliares, padronizados pela espessura média do limbo foliar - epiderme abaxial (epi.aba) e mesófilo (meso). A cor dos pontos representa o ambiente, azul – baixo, vermelho – platô, e o tamanho dos pontos a altura da planta. B) projeção de nos eixos 1–2 de uma PCA realizada com 5 características funcionais que, mais contribuíram na formação dos eixos da figura 4 a e características estomáticas medidas, de 24 indivíduos de *Ischnosiphon arouma* localizados na Reserva Ducke. As características são: área foliar específica (SLA), conteúdo de matéria seca foliar (LDMC), número de caules (caules) e características estomáticas, comprimento (SL) e densidade (SD). A cor dos pontos representa o ambiente, azul – baixo, vermelho – platô, e o tamanho dos pontos a altura da planta.

