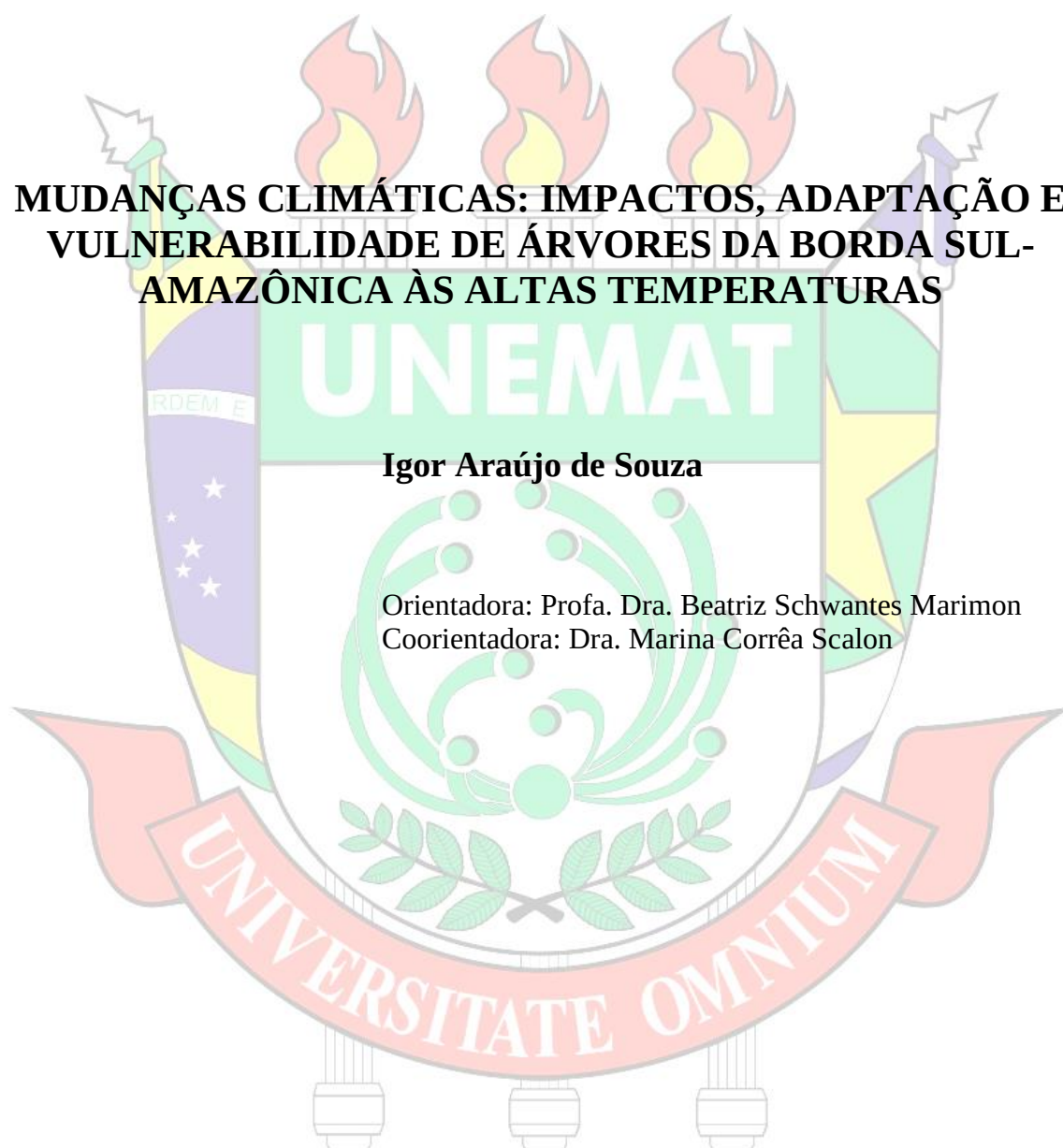


SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

MUDANÇAS CLIMÁTICAS: IMPACTOS, ADAPTAÇÃO E VULNERABILIDADE DE ÁRVORES DA BORDA SUL- AMAZÔNICA ÀS ALTAS TEMPERATURAS

Igor Araújo de Souza

Orientadora: Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon
Coorientadora: Dra. Marina Corrêa Scalon



Nova Xavantina-MT
Março, 2020

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**MUDANÇAS CLIMÁTICAS: IMPACTOS, ADAPTAÇÃO E
VULNERABILIDADE DE ÁRVORES DA BORDA SUL-
AMAZÔNICA ÀS ALTAS TEMPERATURAS**

Igor Araújo de Souza

Orientadora: Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon

Coorientadora: Dra. Marina Corrêa Scalon

Nova Xavantina-MT
Março, 2020

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

This study was partially funded by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazilian Ministry of Education) - Finance Code 001.

Luiz Kenji Umeno Alencar CRB 1/2037

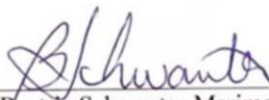
S719m	SOUZA, Igor Araújo De. Mudanças Climáticas: Impactos, Adaptação e Vulnerabilidade de Árvores da Borda Sul-Amazônica às Altas Temperaturas / Igor Araújo de Souza - Nova Xavantina, 2020. 89 f.; 30 cm. (ilustrações) Il. color. (sim) Trabalho de Conclusão de Curso (Dissertação/Mestrado) - Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Mestrado Acadêmico) Ecologia e Conservação, Faculdade de Ciências Agrárias Biológicas e Sociais Aplicadas, Câmpus de Nova Xavantina, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2020. Orientador: Dra. Beatriz Schwantes Marimon Coorientador: Dra. Marina Corrêa Scalon 1. Trees. 2. Climate Change. 3. Phenotypic Plasticity. 4. Tropical Region. 5. Thermal Tolerance. I. Igor Araújo de Souza. II. Mudanças Climáticas: Impactos, Adaptação e Vulnerabilidade de Árvores da Borda Sul-Amazônica às Altas Temperaturas: . CDU 551.583(811)
-------	--

TERMO DE APROVAÇÃO**MUDANÇAS CLIMÁTICAS: IMPACTOS, ADAPTAÇÃO E
VULNERABILIDADE DE ÁRVORES DA BORDA SUL-
AMAZÔNICA ÀS ALTAS TEMPERATURAS****Igor Araújo de Souza**

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Aprovado em 02 de Março de 2020.

Banca Examinadora:



Prof. Dra. Beatriz Schwantes Marimon (Orientadora)
Universidade do Estado de Mato Grosso (UNEMAT)

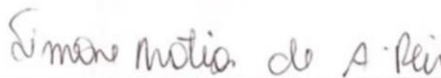


Prof. Dr. David Roberto Galbraith (Membro titular-Externo)
University of Leeds



Prof. Dr. Paulo Sérgio Morandi (Membro titular)
Universidade do Estado de Mato Grosso (UNEMAT)

Prof. Dr. Ben Hur Marimon Junior (Membro suplente)
Universidade do Estado de Mato Grosso (UNEMAT)



Dra. Simone Matias de Almeida Reis (Membro suplente)
University of Oxford

*Dedico este estudo à minha mãe, Ivone
Araújo, grande incentivadora.
Meu amor eterno.*

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL.....	2
CAPÍTULO 1- Risco de mortalidade de árvores da borda Sul-Amazônica às altas temperaturas.....	5
1. INTRODUÇÃO	7
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	9
2.1. Área de estudo e espécies	9
2.2. Medições do curso diário de condutância estomática (g_s), parâmetros microclimáticos e atributos morfoanatômicos foliares.....	10
2.3. Medições da temperatura	12
2.4. Ensaios de tolerância térmica foliar	12
2.5. Parâmetros de tolerância térmica	13
2.6. Estimativas das margens de segurança térmica e temperaturas foliares absolutas	13
2.7. Análises estatísticas.....	1Erro! Indicador não definido.
3. RESULTADOS	14
3.1. Parâmetros microclimáticos, condutância estomática, temperatura foliar máxima e atributos morfoanatômicos foliares.....	14
3.2. Rendimento quântico máximo do PSII e tolerância térmica	17
3.3. Margens de segurança térmica e temperaturas foliares absolutas em simulações de aumento de temperatura	18
4. DISCUSSÃO	19
4.1. Implicações da condutância estomática e atributos funcionais foliares em resposta à temperatura das folhas	20
4.2. Rendimento quântico máximo do PSII em árvores de savanas e floresta.....	22
4.3. Implicações futuras do aquecimento global nas margens de segurança térmica e temperaturas foliares absolutas	23
5. CONCLUSÃO	224
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	24
7. APÊNDICES	34

CAPÍTULO 2 - A plasticidade fenotípica pode contribuir com a sobrevivência de árvores sob condições climáticas futuras.....	49
1. INTRODUÇÃO	50
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	53
2.1. <i>Área de estudo e descrição das espécies</i>	53
2.2. <i>Parâmetros morfológicos e anatômicos foliares</i>	54
2.3. <i>Estimativas de atributos de crescimento e medições de parâmetros microclimáticos</i>	56
2.4. <i>Análises estatísticas</i>	56
3. RESULTADOS	56
3.1. <i>Variáveis microclimáticas</i>	56
3.2. <i>Atributos funcionais de árvores da transição Amazônia-Cerrado</i>	57
3.3. <i>Variabilidade dos atributos funcionais das espécies avaliadas em diferentes níveis organizacionais</i>	58
3.4. <i>Comparações intraespecíficas dos atributos funcionais</i>	59
4. DISCUSSÃO	63
5. CONCLUSÃO	67
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	68
7. APÊNDICES	79

AGRADECIMENTOS

Pode parecer “clichê” mas não existe outra palavra que possa expressar o que eu sinto nesse momento a não ser “Gratidão” a tudo e a todos que me ajudaram nessa jornada.

Eu sou imensamente grato a todos vocês.

Agradeço a Deus por transmitir força, foco e fé.

Agradeço a Universidade do Estado de Mato Grosso que me acolheu e oportunizou a realização de mais um sonho.

Agradeço a professora Beatriz Schwantes Marimon, por suas sugestões, paciência e confiança. Eu fico sem palavras para descrever o quão incrível você é, além de ser impecável como profissional se tornou uma boa amiga. Você sempre permitiu que eu fosse eu, e isso foi maravilhoso, obrigado por ter me acolhido, cuidado e puxado a orelha sempre que preciso rsrs. Eu sou grato a Deus por ter colocado você no meu caminho, meu muito obrigado.

Agradeço a minha DJ, Marina Corrêa Scalon, amiga e parceira.

Agradeço em especial a Sophie Fauset e Emanuel Gloor, vocês são excelentes e foram fundamentais no desenvolvimento desse estudo. Foi ótimo ter a oportunidade de trabalhar com vocês e sinceramente espero ter mais chances como essa. Meu muito obrigado.

Agradeço a Tiffani Carla da Silva Vieira, você é surreal, amiga, parceira de tudo rsrrs e paciente. Eu sou imensamente grato a você e sempre que precisar estou aqui. Estamos juntos.

Agradeço a todos do laboratório de Ecologia Vegetal (LABEV) vocês são e foram companheiros e essenciais nesse processo.

Agradeço aos projetos que financiaram essa pesquisa, Biomes of Brasil: Resilience, Recovery and Diversity (Projeto BioRed) e For a Climate Resilient Amazon: FORAMA.

Agradeço a minha família por ter me dado suporte e ter me suportado nesse período, eu sei que não foi fácil, mas vocês sobreviveram e eu também rsrs. Amo vocês.

Agradeço também aos brasileiros que pagam seus impostos e, indiretamente, ajudaram a financiar esta pesquisa por meio das instituições públicas de ensino.

Lute por aquilo que sonha....

RESUMO

As mudanças climáticas em curso têm gerado alterações drásticas e inesperadas em indivíduos e ecossistemas provocando perdas globais na biodiversidade, no estoque de carbono e nos serviços ecossistêmicos. Nesse contexto, aumentou a preocupação de como as espécies lidarão com as condições climáticas futuras. Assim, nossa pesquisa está formatada em dois capítulos, no primeiro investigamos a termotolerância foliar, as estratégias de regulação da temperatura das folhas e as possíveis respostas ao aquecimento futuro de espécies de árvores coocorrentes (*Qualea parviflora* Mart., *Pseudobombax longiflorum* (Mart.) A. Robyns, *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne e *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke.) em formações savânicas (cerrado rupestre e cerrado típico) e uma floresta (cerradão) na borda sul-amazônica. No segundo, investigamos as diferenças intraespecíficas dos atributos funcionais das referidas espécies e mostramos quais pressões seletivas estão atuando na diversidade morfológica, anatômica e estrutural das mesmas. Verificamos que os indivíduos que crescem em savanas, mesmo apresentando maior eficiência na dissipação de calor das folhas, são mais vulneráveis às condições extremas de altas temperaturas e, portanto, mais propensos a serem afetados negativamente pelo aquecimento global. Algumas das espécies avaliadas, como *P. longiflorum* e *Q. parviflora*, estão próximas das temperaturas máximas experimentadas (42,7 °C), o que pressupõe que poderão ser severamente afetadas pelo aumento da temperatura global. Verificamos ainda que as espécies avaliadas apresentam plasticidade em seus atributos funcionais e que os indivíduos crescendo em formações savânicas investem em atributos (e.g. densidade de estômatos e diâmetro do caule) que contribuem para garantir maior eficiência no uso da água e alocação de recursos e os indivíduos das mesmas espécies que vivem em floresta investem em atributos (e.g. área foliar específica e comprimento do pecíolo) para garantir maior aquisição de recursos e produtividade. Árvores das mesmas espécies crescendo em distintas vegetações sofrem diferentes pressões seletivas, as quais promovem uma divergência funcional e a alteração das estratégias ecológicas.

Palavras-chave: árvores; alterações climáticas; plasticidade fenotípica; região tropical; tolerância térmica.

ABSTRACT

The current climate changes generated drastic and unexpected changes in individuals and ecosystems causing global losses in biodiversity, carbon stocks and ecosystem services. In this context, concern about how species will deal with future climatic conditions has increased. Thus, our research is formatted in two chapters, in the first we investigated the leaf thermotolerance, strategies for regulating the leaves temperature and possible responses to the future heating over trees of coocurrent species (*Qualea parviflora* Mart., *Pseudobombax longiflorum* (Mart.) A. Robyns, *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne e *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke.) in savannas (rocky cerrado and typical cerrado) and a forest (cerradão) on the southern Amazon edge. In the second, we investigated the intraspecific differences in the functional attributes of these species and show which selective pressures are acting on their morphological, anatomical and structural diversity. We found that individuals growing in savannas, even with greater efficiency in dissipating heat from its leaves, are more vulnerable to extreme conditions of high temperatures and, therefore, more likely to be negatively affected by global warming. Some of the species evaluated, such as *P. longiflorum* and *Q. parviflora*, are close to the maximum temperatures experienced (42.7 °C), which assumes that they may be severely affected by the increase in global temperature. We also verified that the species evaluated show plasticity in their functional attributes and that individuals growing in savanna formations invest in attributes (e.g. stoma density and stem diameter) that contribute to ensure greater water use efficiency and allocation of resources, and individuals of the same species growing in the forest invest in attributes (e.g. specific leaf area and petiole length) to ensure greater resources acquisition and productivity. Trees of the same species growing in different vegetation are subject to different selective pressures, which promote a functional divergence and the change of ecological strategies.

Keywords: trees; climate change; phenotypic plasticity; tropical region; thermal tolerance.

1. INTRODUÇÃO GERAL

As alterações climáticas atuais têm gerado mudanças inesperadas em diferentes níveis funcionais de várias formas de vida da vegetação resultando em diferentes impactos nos ecossistemas (Buckeridge et al., 2007), expondo as plantas a diferentes condições climáticas e ambientais às quais estão habituadas (Shaw & Etterson, 2012) e colocando em risco a sua sobrevivência (Becklin et al., 2016). Desta forma, esperamos que a aptidão das árvores em promover respostas evolutivas mais rápidas aumente sua persistência em nosso planeta no futuro (Alberto et al., 2013).

É previsto que as mudanças climáticas influenciem diferentes níveis organizacionais desde indivíduos até ecossistemas e promovam perdas globais na biodiversidade, no estoque de carbono e nos serviços ecossistêmicos (Allen et al., 2010; Collins et al., 2013; Law, 2014; IPCC, 2019). Além disso, é esperado que os riscos de mortalidade de árvores em diversas regiões do planeta aumentem (Van Mantgem et al., 2007; Phillips et al., 2009; Peng et al., 2011; McDowell, 2018), visto que elas são sensíveis ao clima atual e poderão ser ainda mais vulneráveis no futuro. Eventos climáticos extremos têm se tornado o foco principal de pesquisas recentes (Bussotti et al., 2015; Fontes et al., 2018), as quais buscam compreender as respostas e estratégias de animais (Jenouvrier et al., 2019) e vegetais (Stovall et al., 2019) frente às mudanças climáticas contemporâneas (Anderson et al., 2012). Nesse cenário surgem preocupações ainda maiores como, por exemplo, a capacidade das espécies de se adaptarem às mudanças climáticas futuras (Burrows et al., 2011; Dawson et al., 2011; Hoffmann & Sgrò, 2011), principalmente para as árvores, que são sésseis (Nicotra et al., 2010).

Desta maneira, a plasticidade fenotípica, pode ser crucial para auxiliar as espécies a sobreviver sob condições climáticas futuras (Valladares et al., 2006). Nesse caso, os padrões de plasticidade fenotípica serão fundamentais para prever as mudanças na distribuição das espécies, na composição das comunidades e na produtividade das culturas agrícolas (Van Kleunen & Fischer, 2007; Lande, 2009; Nicotra et al., 2010). Além de ser um fator importante para evitar declínios populacionais (Chevin & Lande, 2010), a plasticidade fenotípica também interfere na tolerância a fatores ambientais e gera distintas respostas que permitem as espécies viverem em diferentes ambientes (Ackerly, 2000).

Levando em consideração as mudanças climáticas em curso, essa pesquisa foi formatada em dois capítulos. Para o primeiro analisamos dados sobre a temperatura das folhas e a tolerância térmica de algumas espécies tropicais localizadas concomitantemente em um gradiente de formações savânicas e florestal, sujeitas à ondas de calor e localizadas na

transição Amazônia-Cerrado na região central do Brasil. Esse capítulo foi elaborado seguindo as normas da Nature Communications. O segundo capítulo foi elaborado para submissão ao periódico Plant Biology e avaliamos dados sobre os fatores ambientais que afetam as características funcionais de árvores da borda sul-amazônica, bem como dados sobre a diversidade morfológica, anatômica e estrutural de espécies coocorrentes em um gradiente savana-floresta entre a maior e mais diversa transição entre biomas do planeta, a Amazônia e o Cerrado.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL

- Ackerly, D. D., Dudley, S. A., Sultan, S. E., Schmitt, J., Coleman, J. S., Linder, C. R., Dawson, T. E. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions: new research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *Bioscience*, 50(11), 979-995.
- Alberto, F. J., Aitken, S. N., Alía, R., González-Martínez, S. C., Hänninen, H., Kremer, A., Whetten, R. (2013). Potential for evolutionary responses to climate change—evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19(6), 1645-1661.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Hogg, E. T. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259(4), 660-684.
- Anderson, J. T., Panetta, A. M., & Mitchell-Olds, T. (2012). Evolutionary and ecological responses to anthropogenic climate change: update on anthropogenic climate change. *Plant physiology*, 160(4), 1728-1740.
- Becklin, K. M., Anderson, J. T., Gerhart, L. M., Wadgymar, S. M., Wessinger, C. A., & Ward, J. K. (2016). Examining plant physiological responses to climate change through an evolutionary lens. *Plant physiology*, 172(2), 635-649.
- Buckeridge, M. S., Mortari, L. C., & Machado, M. R. (2007). Respostas fisiológicas de plantas às mudanças climáticas: alterações no balanço de carbono nas plantas podem afetar o ecossistema. Rego, GM, Negrelle. RR B & Morellato, LP C. *Fenologia-Ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos.-Colombo, PR: Embrapa Florestas. Cap, 12, 213-230.*

- Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Buckley, L. B., Moore, P., Poloczanska, E. S., Brander, K. M., Halpern, B. S. (2011). The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, 334(6056), 652-655.
- Bussotti, F., Pollastrini, M., Holland, V., & Brueggemann, W. (2015). Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental botany*, 111, 91-113.
- Chevin, L. M., & Lande, R. (2010). When do adaptive plasticity and genetic evolution prevent extinction of a density-regulated population? *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(4), 1143-1150.
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J. L., Fichet, T., Friedlingstein, P., Krinner, G. (2013). Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility *Climate Change 2013-The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 1029-1136): Cambridge University Press.
- Dawson, T. P., Jackson, S. T., House, J. I., Prentice, I. C., & Mace, G. M. (2011). Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science*, 332(6025), 53-58.
- Fontes, C. G., Dawson, T. E., Jardine, K., McDowell, N., Gimenez, B. O., Anderegg, L., Araújo, A. C. (2018). Dry and hot: the hydraulic consequences of a climate change–type drought for Amazonian trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1760), 20180209.
- Hoffmann, A. A., & Sgro, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479-485.
- IPCC. (2019). Land Degradation: IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land 5 Degradation, Sustainable Land Management, Food Security, and 6 Greenhouse gas fluxes in Terrestrial Ecosystems. *Sciences*, 1-43.
- Jenouvrier, S., Holland, M., Iles, D., Labrousse, S., Landrum, L., Garnier, J., Ji, R. (2019). The Paris Agreement objectives will likely halt future declines of emperor penguins. *Global Change Biology*.
- Lande, R. (2009). Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of evolutionary biology*, 22(7), 1435-1446.
- Law, B. E. (2014). Regional analysis of drought and heat impacts on forests: current and future science directions. *Global Change Biology*, 20(12), 3595-3599.

- McDowell, N. G. (2018). Deriving pattern from complexity in the processes underlying tropical forest drought impacts. *New Phytologist*, 219(3), 841-844.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Valladares, F. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science*, 15(12), 684-692.
- Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., Zhou, X. (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 1(9), 467-471.
- Phillips, O. L., Aragão, L. O. C., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., López-González, G., Quesada, C. A. (2009). Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, 323(5919), 1344-1347.
- Shaw, R. G., & Etterson, J. R. (2012). Rapid climate change and the rate of adaptation: insight from experimental quantitative genetics. *New Phytologist*, 195(4), 752-765.
- Stovall, A. E. L., Shugart, H., & Yang, X. (2019). Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature communications*, 10(1), 1-6.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., & Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94(6), 1103-1116.
- Van Kleunen, M., & Fischer, M. (2007). Progress in the detection of costs of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 176(4), 727-730.
- Van Mantgem, P. J., J., P., & Stephenson, N. L. (2007). Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology letters*, 10(10), 909-916.

CAPÍTULO 1 – RISCO DE MORTALIDADE DE ÁRVORES DA BORDA SUL-AMAZÔNICA ÀS ALTAS TEMPERATURAS

A ser submetido para publicação no periódico: *Nature Communications*

RESUMO

Conhecer os limites de tolerância das folhas das plantas às temperaturas é essencial em um planeta em aquecimento, para prevermos as mudanças na biodiversidade, no estoque de carbono e nas interações entre a vegetação e o clima. Estudos avaliando a termotolerância de espécies arbóreas nativas são raros, o que limita a capacidade de avaliarmos os riscos ligados ao aquecimento global. Aqui investigamos a termotolerância foliar, as estratégias de regulação da temperatura das folhas e as possíveis respostas ao aquecimento futuro de espécies de árvores coocorrentes (*Qualea parviflora* Mart., *Pseudobombax longiflorum* (Mart.) A. Robyns, *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne e *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke.) em savanas (cerrado rupestre e cerrado típico) e uma floresta (cerradão) na borda sul-amazônica. Quantificamos a perda de 50% da função do fotossistema II, a temperatura foliar máxima e sua variação, a temperatura do ar, a condutância estomática e atributos funcionais foliares. Para avaliar os impactos do aquecimento futuro, quantificamos as margens de segurança térmica atual e futuras e temperaturas foliares absolutas futuras. A termotolerância variou de 46,7 °C a 50,9 °C entre as espécies, e foi maior para os indivíduos da floresta. Indivíduos com menor temperatura foliar máxima apresentaram maior termotolerância e condições ambientais distintas determinam valores de termotolerância diferentes. Os indivíduos que crescem em savanas, mesmo apresentando maior eficiência na dissipação de calor das folhas, são mais vulneráveis às condições extremas de altas temperaturas e, portanto, mais propensos a serem afetados negativamente pelo aquecimento global. Os limites térmicos de algumas espécies tropicais estão próximos das temperaturas máximas experimentadas, o que pressupõe que essas espécies poderão ser severamente afetadas pelo aumento da temperatura global. Essa vulnerabilidade poderá levar a mudanças inesperadas e drásticas na composição, na estrutura, na distribuição e na interação das espécies que ocorrem em diferentes ambientes.

Palavras-chave: estresse térmico; rendimento quântico máximo do PSII; temperaturas extremas; transição Amazônia-Cerrado.

ABSTRACT

Understanding the temperature tolerance limits of plant leaves is essential on a warming planet, especially to predict changes in biodiversity, carbon stock, and interactions between vegetation and climate. Studies assessing the thermotolerance of native tree species are rare, which limits the ability to assess the risks associated with global warming. Here we investigated the leaf thermotolerance, strategies of leaves temperature regulation and possible responses to future warming of coocurrent tree species (*Qualea parviflora* Mart., *Pseudobombax longiflorum* (Mart.) A. Robyns, *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne e *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke.) in savannas (rocky cerrado and typical cerrado) and a forest (cerradão) on the southern amazonian border. We quantified the 50% loss of photosystem II function, maximum leaf temperature and its variation, air temperature, stomatal conductance and leaf functional attributes. To assess the impacts of future warming, we quantify the current thermal safety margin and future absolute leaf temperatures. Thermotolerance ranged from 46.7 °C to 50.9 °C between species, and was higher for forest individuals. Individuals with lower maximum leaf temperature presented higher thermotolerance, and we observed that different environmental conditions determine different thermotolerance values. We highlight that savanna-grown individuals, even though they have greater efficiency in leaf heat dissipation, are more vulnerable to extreme high-temperature conditions and therefore more likely to be negatively affected by global warming. We observed that thermal limits of some tropical species are near to the maximum temperatures experienced, which presupposes that these species may be severely affected by rising global temperatures. This vulnerability could lead to unexpected and drastic changes in species composition, structure, distribution and interactions that occur in different environments.

Keywords: thermal stress; maximum PSII quantum yield; extreme temperatures; Amazonia-Cerrado transition.

1. INTRODUÇÃO

O aumento da frequência de eventos climáticos extremos, como secas e ondas de calor, é esperado como uma consequência das mudanças climáticas previstas no cenário futuro (Meehl & Tebaldi, 2004; Collins et al., 2013). Ondas de calor são definidas como um período de alguns dias consecutivos com temperaturas extremamente elevadas (Perkins & Alexander, 2013), que tem a capacidade de afetar negativamente o desempenho e a sobrevivência das plantas. Esperamos que essas tensões abióticas extremas e pontuais desempenhem pressões seletivas com maior impacto na aptidão dos organismos do que alterações graduais nos níveis climáticos médios (Gutschick & BassiriRad, 2003; Parmesan, 2006; Reyer et al., 2013).

As mudanças no clima, observadas atualmente, têm provocado alterações na fisiologia de muitas espécies de árvores e resultado em diversos impactos no funcionamento dos ecossistemas terrestres (Buckeridge et al., 2007), provocando a exposição das árvores a condições ambientais fora dos limites fisiológicos aos quais estão adaptadas (Shaw & Etterson, 2012) e afetando sua persistência ao longo do tempo (Becklin et al., 2016). Assim, acreditamos que a aptidão das espécies em gerar respostas evolutivas mais rápidas nos seus processos fisiológicos determinará quais permanecerão e ocuparão nosso planeta no futuro (Alberto et al., 2013). Considerando que, a periodicidade, intensidade e extensão das ondas de calor estão aumentando em algumas regiões (Coumou & Robinson, 2013; Seneviratne et al., 2014), vem sendo apontado um alerta de impacto negativo severo sobre a persistência dos organismos, a biodiversidade e a manutenção das funções ecossistêmicas.

A exposição de longo prazo a temperaturas excessivamente altas pode afetar a aptidão das árvores em múltiplas escalas (Aspinwall et al., 2019). Na medida em que a temperatura das folhas se eleva acima da temperatura ótima para a realização da fotossíntese, ocorre a redução da fotossíntese líquida (Lin et al., 2012), bem como a diminuição da condutância estomática, o aumento da respiração mitocondrial (Peñuelas & Llusà, 2002), a inibição e desativação da Rubisco (Hozain et al., 2009).

Estudos indicaram que em temperaturas acima de 35 °C as membranas dos tilacóides, no interior dos cloroplastos, passam por alterações estruturais (Gounaris et al., 1983, 1984) e quando a temperatura ultrapassa 40 °C, o fotossistema II pode ser desativado e a taxa de transporte de elétrons reduzida (Allakhverdiev et al., 2008), o que provoca danos térmicos irreversíveis que podem levar a morte do indivíduo. Em regiões tropicais,

já foram demonstrados danos térmicos que ocorreram a 52 °C nas folhas de algumas árvores (Krause et al., 2010) e o impacto na fotossíntese pode ser ainda mais intenso quando as tensões abióticas atuam em conjunto (Murata et al., 2007; Martinez et al., 2018). A atuação de diferentes tensões abióticas é mais facilmente observada em estudos experimentais (Mu et al., 2018; Aspinwall et al., 2019), justamente pelas condições controladas e manipuladas, porém, em áreas naturais são raros (Martinez et al., 2016).

Um fator que deve ser considerado ao avaliarmos as respostas das plantas à eventos extremos de seca e ondas de calor, é a capacidade intrínseca das espécies em tolerar essas tensões. Assim, esperamos que espécies com ampla distribuição geográfica lidarão melhor com as alterações climáticas quando comparadas àquelas com menor distribuição (Pacifici et al., 2015; González-Orozco et al., 2016), visto que as primeiras apresentam tolerâncias ambientais com maior amplitude, possibilitando ocupar uma maior gama de habitats (Slatyer et al., 2013).

Sabemos que as árvores aclimatam suas taxas fotossintéticas e respiratórias em resposta ao aquecimento (Slot & Kitajima, 2015; Aspinwall et al., 2016), porém ainda não está claro como as árvores responderão a um clima futuro, provavelmente mais quente, mais seco e com alta radiação solar (IPCC, 2019). Até o momento, a capacidade intrínseca térmica das espécies, que pode permitir maior tolerância térmica às elevadas temperaturas, é incompreendida para a maioria das espécies tropicais e nada sabemos para as espécies da zona de transição entre os dois maiores biomas brasileiros, a Amazônia e o Cerrado, uma região hiperdinâmica, de relevante interesse ecológico (Marimon et al., 2006, 2014), intensamente ameaçada pelo avanço da fronteira agrícola (Fearnside, 2005) e onde, para o último século, foram registradas mudanças nos padrões de precipitação e um aumento de temperatura de 1,6 °C, cerca de 100% acima da média de aquecimento registrada para o planeta (Coe et al., 2016; Hoegh-Guldberg et al., 2018).

Pela primeira vez disponibilizamos dados sobre a temperatura das folhas e a tolerância térmica de algumas espécies tropicais localizadas concomitantemente em um gradiente de formações savânicas e florestal, sujeitas à ondas de calor e localizadas na transição Amazônia-Cerrado. Acreditamos que outras regiões tropicais no planeta também poderão apresentar parâmetros similares que nos permitirão avaliar a resistência e a resiliência da vegetação às mudanças climáticas atuais e futuras. Assim, nossos objetivos foram (1) investigar as diferenças na termotolerância foliar entre espécies de árvores coocorrentes em ecossistemas savânicos e florestal; (2) compreender as estratégias de regulação da temperatura foliar; e (3) explorar as respostas das árvores ao aquecimento

futuro. Para elucidar como as árvores são capazes de lidar com as condições climáticas em curso, levantamos as perguntas: (A) Os indivíduos que crescem em savanas exibem condutância estomática mais baixa e atributos funcionais morfológicos e anatômicos mais eficientes para regular a temperatura foliar em comparação com aqueles (da mesma espécie) que crescem na floresta? (B) Os indivíduos nas savanas são mais tolerantes ao aumento de temperatura induzida nas folhas em comparação com os indivíduos (da mesma espécie) na floresta?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e espécies

Realizamos o estudo no Parque Municipal do Bacaba (PMB) (14°41'09" S e 52°20'09" W), uma unidade de conservação de 500 ha, em Nova Xavantina, estado de Mato Grosso, Brasil. O PMB está localizado na transição entre os biomas Cerrado e Amazônia e abriga formações savânicas e florestais, apresentando cerrado típico, cerrado rupestre, cerradão e floresta de galeria (Marimon-Junior & Haridasan, 2005). O clima da região apresenta marcante sazonalidade com dois períodos bem definidos, um chuvoso (outubro a março) e outro seco (abril a setembro), sendo do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen (Alvares et al., 2013), com pluviosidade anual de 1.500 mm e temperatura média anual de 25 °C (Marimon et al., 2010).

O cerrado rupestre é uma fitofisionomia savânica, ocorre em solos rasos e com afloramentos rochosos, do tipo Neossolos Litólicos. As árvores se fixam nas fendas entre as rochas, onde ocorre acúmulo e decomposição de matéria orgânica e deposição de areia resultante do intemperismo das rochas (Maracahipes et al., 2011). A flora nesta fitofisionomia é caracterizada basicamente pelas mesmas espécies do cerrado típico (Gomes et al., 2016). O cerrado típico também é uma fitofisionomia savânica, com árvores espaçadas entre si e com estrato herbáceo denso (Mews et al., 2011; Gomes et al., 2016). Ocorre sobre Latossolos e Neossolos Quartzarênicos profundos, bem drenados, distróficos, ácidos e álicos (Marimon-Junior & Haridasan, 2005). O cerradão é uma fitofisionomia florestal, com árvores de até 15 m, camada de serapilheira espessa (Reis et al., 2015) e ocorre em solo profundo e distrófico (Marimon & Haridasan, 2005). Essas três fitofisionomias, muito próximas entre si (< 900m), podem ser consideradas um “experimento climático a céu aberto” por estarem sob o mesmo clima e em habitats com

múltiplas tensões abióticas atuando em conjunto (Figura 1), essencial para compreendermos as respostas das árvores frente as mudanças climáticas em curso e sugerir como elas responderão a eventos climáticos extremos no futuro.

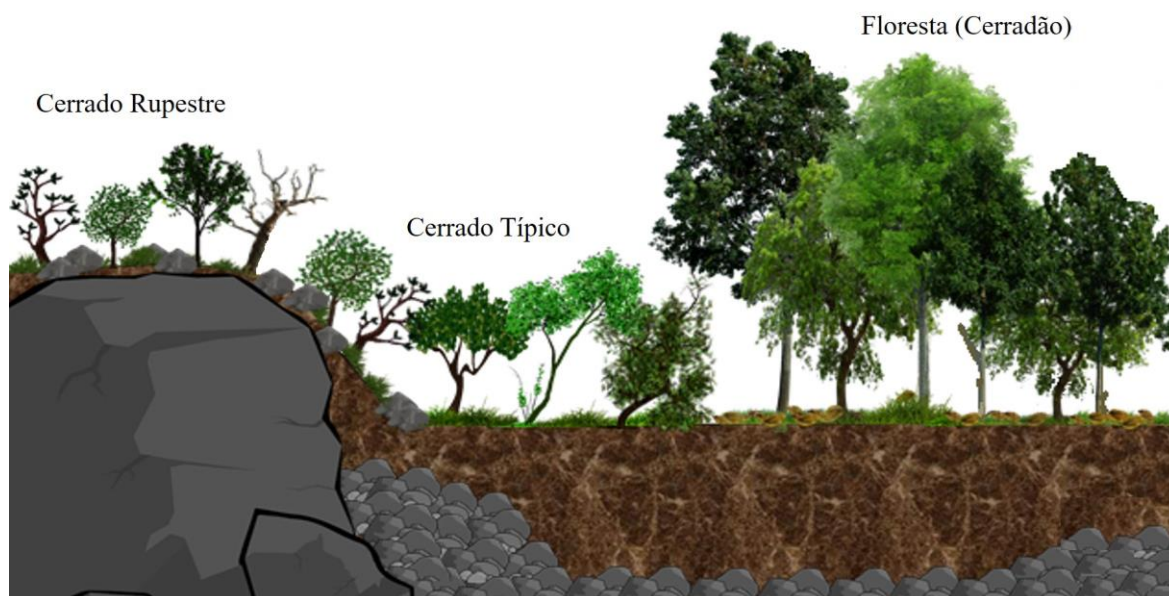


Figura 1. Perfil esquemático das áreas de estudo em savanas (cerrado rupestre e cerrado típico) e floresta (cerradão) no Parque Municipal do Bacaba, descrito nesse estudo como “experimento climático a céu aberto” em Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil.

Selecionamos quatro espécies que ocorrem concomitantemente em um cerrado rupestre (formação savânica, aberta e em solo raso), um cerrado típico (savânica, aberta e solo profundo) e um cerradão (florestal, fechada e solo profundo) no PMB, sendo elas *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae), *Pseudobombax longiflorum* (Mart.) A. Robyns (Malvaceae), *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne e *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke, ambas da família Fabaceae. Essas espécies apresentam ampla distribuição geográfica, representam três importantes famílias botânicas do Bioma Cerrado (Ratter et al., 2006) e estão entre as de maior densidade, frequência e dominância relativas nas fitofisionomias estudadas (Reis et al., 2015; Gomes et al., 2016). Além disso, essas espécies são excelentes modelos para estudar as respostas funcionais fisiológicas e morfoanatômicas, pois ocorrem sobre diferentes tipos de solos. Para cada espécie selecionamos 15 indivíduos, sendo cinco em cada fitofisionomia.

2.2 Medições do curso diário de condutância estomática (g_s), parâmetros microclimáticos e atributos morfoanatômicos foliares

Utilizamos um porômetro de difusão de estado estacionário (SC-1) para medir o curso diário da condutância estomática (g_s) no período chuvoso, às 8:00, 10:00, 12:00,

14:00 e 16:00 horas. Para cada horário, medimos a g_s de quatro folhas por indivíduo de cada espécie. Também usamos um medidor de variáveis microclimáticas (Kestrel 3500), o qual foi posicionado a uma distância aproximada de 20 cm de cada árvore, e medimos a temperatura do ar (T_A) e a umidade do ar (U_A).

Selecionamos cinco folhas completamente expandidas, em pleno sol e isentas de patógenos para a avaliação dos atributos morfológicos. Medimos a espessura das folhas, a área foliar específica e determinamos o conteúdo de massa de água das folhas com uma balança de precisão (Perez-Harguindeguy et al., 2016). Em seguida, acondicionamos as folhas em sacos de papel e secamos em estufa com circulação forçada de ar a 60 °C até atingir peso seco constante.

Para os atributos anatômicos selecionamos três folhas de cada indivíduo por espécie e empregamos o método de impressão da superfície foliar com silicone de condensação de alta tecnologia de moldagem (Speedex), como sugerido por Weyers & Johansen (1985). Em seguida, utilizamos esmalte incolor para imprimirmos o molde da folha em lâminas e analisamos em microscópio óptico com câmera acoplada, para visualização dos estômatos e tricomas. Realizamos as medidas estomáticas sob a amplificação de 10x e selecionamos aleatoriamente 10 campos por folha; posteriormente processamos as imagens com o *software* ImageJ (Abràmoff et al., 2004).

Calculamos a densidade estomática, para cada indivíduo, como sendo a média do número de estômatos contados nos mesmos campos de visão registrados anteriormente, e posteriormente estimamos a densidade, o comprimento e a largura estomática média por espécie, medindo 25 complexos estomáticos por indivíduo. Medimos o comprimento das células-guarda (L , em μm), a largura do par de células-guarda (W , em μm), o tamanho dos estômatos (S , estimado como $S = L * W$, conforme Franks et al., 2009, 2012) e a área máxima dos poros estomáticos (a_{max} , em μm^2). A área máxima do poro estomático foi calculada como $a_{max} = \alpha * S$, sendo $\alpha = 0,12$ (Franks et al., 2009). Medimos a densidade dos tricomas (quando presentes) como sendo a média do número de tricomas contados nos mesmos campos de visão e, em seguida, estimamos as densidades. Para avaliar a espessura da cutícula adaxial e da epiderme adaxial retiramos, de cada folha, uma amostra de 2 x 2 cm, da porção mediana do limbo e empregamos um corte transversal a mão livre, preparamos as lâminas e fotografamos, selecionando aleatoriamente 10 campos para cada folha com o aumento da objetiva de magnificação de 10x (Roeser, 1962).

2.3 Medições da temperatura

Para medirmos a diferença entre a temperatura da folha e a do ar ($\Delta T_{\max}$), também conhecida como “excesso de temperatura foliar” (Fauset et al., 2018), adotamos o modelo de termopar de duas junções, o qual permite medir a $\Delta T_{\max}$ com maior confiabilidade e precisão (Singsaas & Sharkey, 1998). Para isso, soldamos dois fios de cobre finos e longos (15 cm de comprimento e 0,07 mm de diâmetro) a cada extremidade de um fio fino e curto (3 cm comp. e 0,07 mm Ø). Os termopares produzem uma tensão proporcional à diferença de temperatura entre as junções e calibramos cada um individualmente, inserindo uma junção no solo, sob temperaturas controladas (TCBD-02, Cleaver Scientific, UK) e outra posicionada 2 cm acima do solo.

Após a calibração, instalamos os termopares em duas folhas para cada indivíduo por espécie nas três fitofisionomias e mantivemos durante uma semana. Selecionamos folhas completamente expandidas e maduras, isentas de patógenos. Para a medição da temperatura foliar máxima ($T_{F\max}$) fixamos a junção do termopar na superfície do mesofilo abaxial próximo à nervura central. Para a medição da temperatura do ar (T_A) mantivemos os sensores suspensos ao lado da folha, os quais, juntamente com os termopares, permaneceram conectados aos dataloggers. Realizamos medições a cada 10 segundos, controladas pelo programa Arduino e armazenadas em um cartão de memória.

2.4 Ensaios de tolerância térmica foliar

Entre janeiro e março de 2018 coletamos folhas completamente expandidas, posicionadas em pleno sol e isentas de qualquer agente patogênico. Para estimarmos a fluorescência da clorofila adaptada ao escuro (F_v/F_m) cortamos para cada folha, imersa em água para evitar anaerobiose (Harris & Heber, 1993), dois discos (0,8 cm de raio), sempre evitando cortar a nervura central. Envolvemos cada disco em papel toalha umedecido, colocamos em um saco plástico vedado e separamos em grupos de três discos por temperatura. Submergimos os sacos plásticos contendo os discos foliares em banho-maria sob diferentes temperaturas (30, 35, 40, 42, 44, 46, 48, 50, 52, 54, 56, 58, 60, 65 e 70 °C) por 15 min e os discos não submetidos ao ensaio foram tratados como controle. Após os discos foliares foram mantidos no escuro por 30 min antes da medição da fluorescência da clorofila (F_v/F_m) com o aparelho FluorPen FP100 (Photon System Instruments, Czech Republic).

2.5 Parâmetros de tolerância térmica

Medimos a resposta da fluorescência da clorofila adaptada ao escuro (F_v/F_m), uma estimativa de potencial máximo quântico do fotossistema II (PSII), à diferentes temperaturas. As reduções dos valores desse parâmetro são indicativas da perda da eficiência de PSII, amplamente relatada como fotoinibição (Guidi et al., 2019). A primeira medida importante derivada da curva de Kautsky foi a relação F_v/F_m (Krause et al., 1988) e, depois, tornou-se um indicador chave para detectar a fotoinibição do PSII induzida por estressores ambientais (Krause & Weis, 1991; Kalaji et al., 2017). Para determinar essa proporção aplicamos um feixe de medição modulado fraco para determinar o rendimento de fluorescência mínima numa folha adaptada ao escuro (F_0) e sobrepomos um *flash* de saturação para induzir o rendimento máximo de fluorescência de clorofila (F_m). A relação $F_v/F_m [(F_m - F_0) / F_m]$ representa um estimador da eficiência fotoquímica máxima do PSII e é utilizada para detectarmos a perda de função dos centros de reação do PSII (Öquist et al., 1992). Os valores de F_v/F_m normalmente variam entre 0,75 e 0,85 e são proporcionais ao rendimento quântico da reação fotoquímica (Kitajima & Butler, 1975). Posteriormente, estimamos a perda de 50% da função do fotossistema II (T_{50}) por meio de uma curva sigmóide de quatro parâmetros logísticos que foi ajustada aos valores de F_v/F_m ao longo do intervalo de temperaturas examinado, utilizando o pacote R 'drc' (Ritz et al., 2015). O modelo de quatro parâmetros com a menor assíntota definida como zero foi observado para gerar curvas apropriadas. As temperaturas nas quais a redução de F_v/F_m foi de 50% da assíntota superior (T_{50}) foram estimadas a partir destas curvas.

2.6 Estimativas das margens de segurança térmica e temperaturas foliares absolutas

Estimamos a margem de segurança térmica (T_{Sm}) para cada espécie nas condições climáticas atuais como sendo $T_{50} - (T_{Max_ar} + \Delta T_{Max})$, de modo a representar a potencial vulnerabilidade das espécies ao aquecimento global (Curtis et al., 2016; O'Sullivan et al., 2017). Para avaliarmos as margens de segurança térmica para condições simuladas de aumento de temperatura, criamos dois modelos com $T_{Sm}+2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ e $T_{Sm}+5\text{ }^{\circ}\text{C}$, adicionando esses aumentos à temperatura máxima atual ($T_{Max_ar}= 42,7\text{ }^{\circ}\text{C}$) registrada para a região (Sastry & Barua, 2017; O'Sullivan et al., 2017). Com os mesmos modelos de projeção calculamos as temperaturas foliares absolutas para cada espécie ($T_{Max_ar}+\Delta T_{Max}+2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ou $5\text{ }^{\circ}\text{C}$). Consideramos que nossas medidas foram conservadoras, pois de acordo com Vogel (2009)

as folhas conseguem regular as temperaturas mesmo sob condições de disponibilidade limitada de água e exposição a luz solar total, podendo atingir temperaturas entre 5 e 15 °C mais altas do que a temperatura do ar.

2.7 Análises estatísticas

Verificamos a normalidade e a homocedasticidade dos dados utilizando os testes de Shapiro-Wilk e Levene (Levene, 1961; Shapiro-Wilk, 1965). Para avaliar se g_s , T_{Fmax} , T_A , T_{50} e U_A diferiam entre as fitofisionomias, utilizamos uma análise de variância univariada (ANOVA) e testes *post-hoc* de Tukey para testar as diferenças nos modelos significativos. Os dados dos atributos foliares morfoanatômicos não atenderam às premissas de normalidade e homocedasticidade, assim usamos uma análise não paramétrica de Kruskal-Wallis e empregamos testes *post-hoc* de Dunn (Kruskal-Wallis, 1952; Dinno & Dinno, 2017), com o método de Bonferroni para verificar as diferenças nos modelos significativos, por meio do pacote *fsa* (Ogle et al., 2019). Todas as análises foram realizadas utilizando o programa *R*, versão 3.6.0 (R Core Team, 2019) com nível de significância de 5% e apresentamos todas as médias com $\pm$ desvio padrão.

3. RESULTADOS

3.1 Parâmetros microclimáticos, condutância estomática, temperatura foliar máxima e atributos morfoanatômicos foliares

Em geral, os valores da condutância estomática (g_s) foram maiores para os indivíduos das savanas, principalmente no cerrado rupestre ($P < 0,01$), sendo os valores similares entre o cerrado típico e a floresta ($P = 0,35$, Figura 2). Padrão similar observamos para a temperatura foliar máxima (T_{Fmax}), que diferiu significativamente entre os indivíduos das savanas e da floresta (T_{Fmax} : $P < 0,05$, Tabela S1, Mat. Sup.), mas similar entre as savanas (T_{Fmax} : $P = 0,41$, Tabela S1).

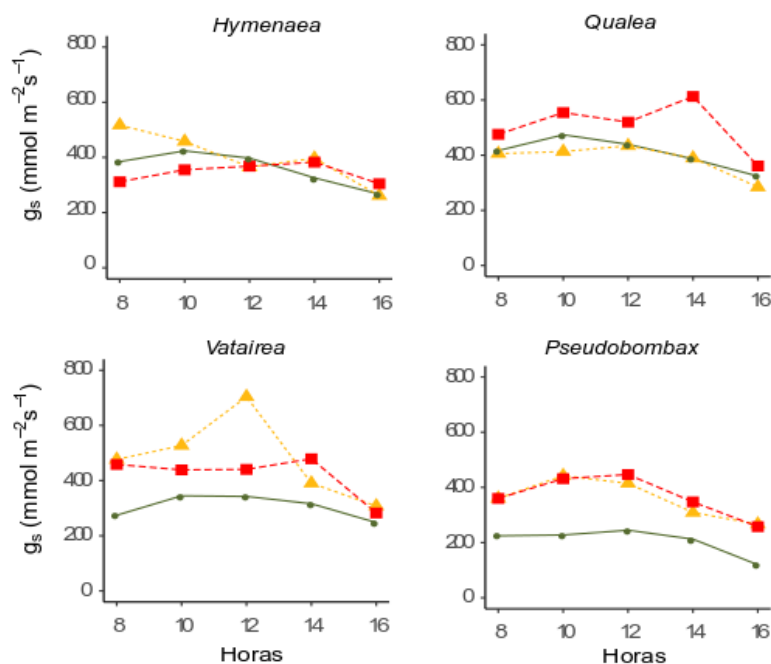


Figura 2. Variação da condutância estomática (g_s) de espécies coocorrentes em vegetações savânicas e floresta da transição Amazônia-Cerrado. Os símbolos referem-se aos diferentes tipos de vegetação: (▲) cerrado rupestre, (■) cerrado típico e (●) floresta.

Verificamos ainda que nas savanas os indivíduos apresentaram atributos anatômicos e morfológicos mais eficientes para regular a temperatura foliar quando comparados aos indivíduos da floresta (Tabela S2), sendo maiores na fitofisionomia mais aberta. Em contrapartida, a área foliar específica dos indivíduos da floresta foi o único atributo cujos valores foram maiores comparados aos indivíduos das savanas (Tabela S2). Os valores da temperatura do ar foram maiores no cerrado rupestre e menores na floresta (T_A : $P < 0,02$), entretanto não diferiram entre o cerrado típico e a floresta (T_A : $P = 0,21$, Figura 3). Em contrapartida, os valores da umidade do ar (U_A) foram maiores na floresta e menores nas savanas (U_A : $P < 0,001$, Figura 4).

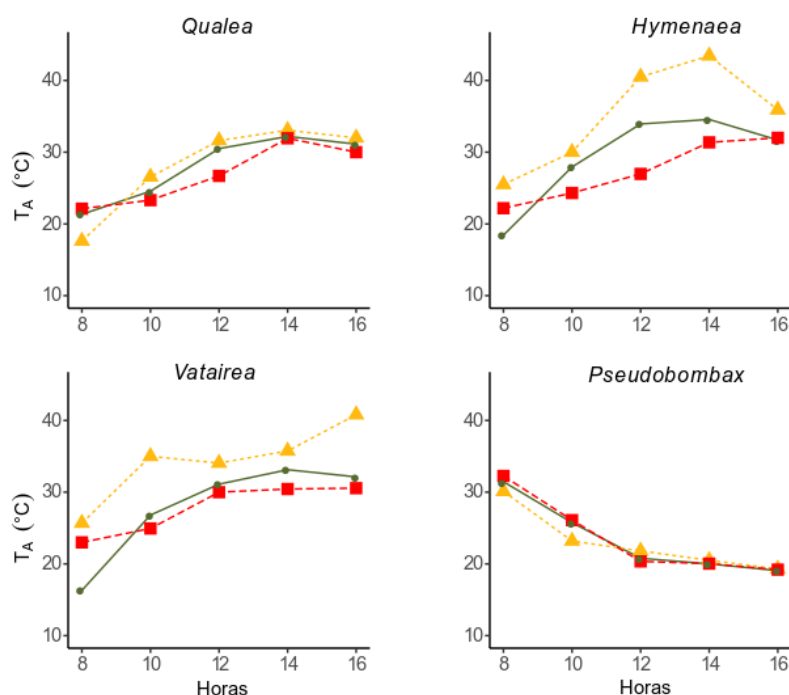


Figura 3. Variação diária dos valores de temperatura do ar nas vegetações savânicas e floresta da transição Amazônia-Cerrado. Os símbolos referem-se aos diferentes tipos de vegetação: (▲) cerrado rupestre, (■) cerrado típico e (●) floresta.

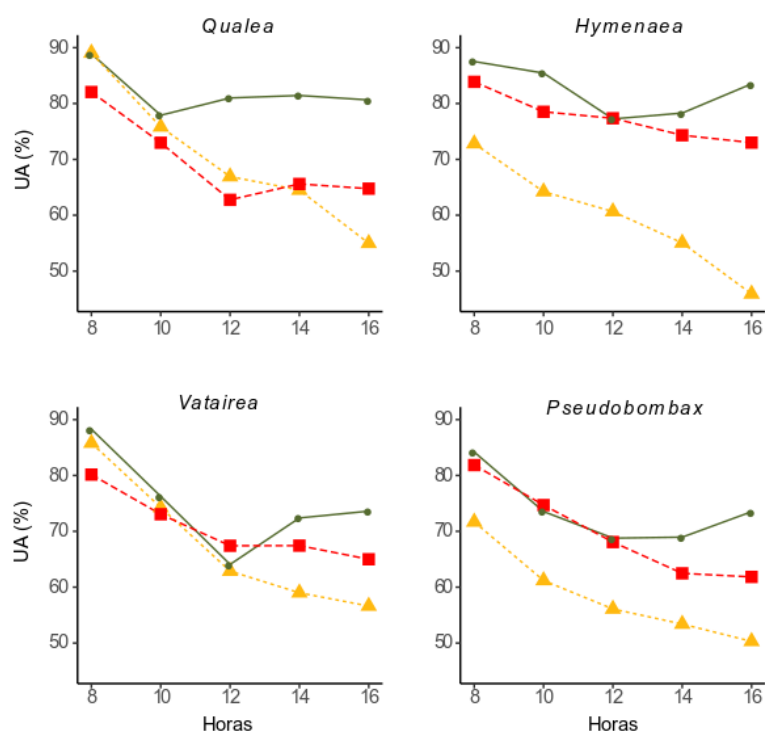


Figura 4. Variação diária da umidade do ar nas vegetações savânicas e floresta da transição Amazônia-Cerrado. Os símbolos referem-se aos diferentes tipos de vegetações: (▲) cerrado rupestre, (■) cerrado típico e (●) floresta.

3.2 Rendimento quântico máximo do PSII e tolerância térmica

Os valores da fluorescência de clorofila adaptada ao escuro (F_v/F_m) variaram muito entre os indivíduos das savanas e da floresta. Em alguns casos, a nível intraespecífico, a F_v/F_m apresentou mudanças sutis na faixa de temperatura. Por exemplo, para os indivíduos de *Qualea parviflora* das savanas a F_v/F_m variou entre 0,7 e 0,8 na temperatura controle (25 °C) e permaneceu inalterada entre 35 e 42 °C, enquanto nos indivíduos da floresta a F_v/F_m do controle permaneceu inalterada até 40 °C, diminuiu a 45 °C e chegou próxima de zero a 55 °C (Figuras S1, S2 e S3).

Para os indivíduos de *Hymenaea stigonocarpa* nas savanas, os valores da F_v/F_m se mantiveram constantes entre 40 e 45 °C, reduziram a 50 °C e alcançaram o ponto zero a 55 °C, sendo que na floresta o ponto zero foi alcançado a 60 °C (Figuras S4, S5 e S6). Para os indivíduos de *Vatairea macrocarpa* localizados nas savanas, os valores de F_v/F_m permaneceram inalterados entre 35 e 40 °C, diminuíram substancialmente a 45 °C e chegaram próximos a zero entre 50 e 55 °C. Em contrapartida, os valores de F_v/F_m dos indivíduos da floresta somente chegaram próximos a zero em 60 °C (Figuras S7, S8 e S9). Para *Pseudobombax longiflorum* os valores da F_v/F_m variaram entre 0,7 e 0,8 a 25 °C, permaneceram estáveis entre 35 e 45 °C e diminuíram progressivamente próximos a zero entre 50 e 55 °C (Figuras S10, S11 e S12).

A tolerância térmica (T_{50}) variou significativamente entre os indivíduos das savanas e da floresta e também entre as espécies (Tabela S3). Os indivíduos de todas as espécies da floresta apresentaram valores de tolerância térmica maiores comparados aos indivíduos das mesmas espécies nas savanas ($P < 0,0001$; Figura 5; Tabela S1). A nível intraespecífico, a T_{50} também variou significativamente, exceto para *Hymenaea stigonocarpa*. Os valores da T_{50} de *Qualea parviflora* foram maiores no cerrado típico e menores no cerrado rupestre e na floresta, ao passo que para *Vatairea macrocarpa* e *Pseudobombax longiflorum* os valores de T_{50} foram maiores na floresta e menores nas savanas (Tabela S4).

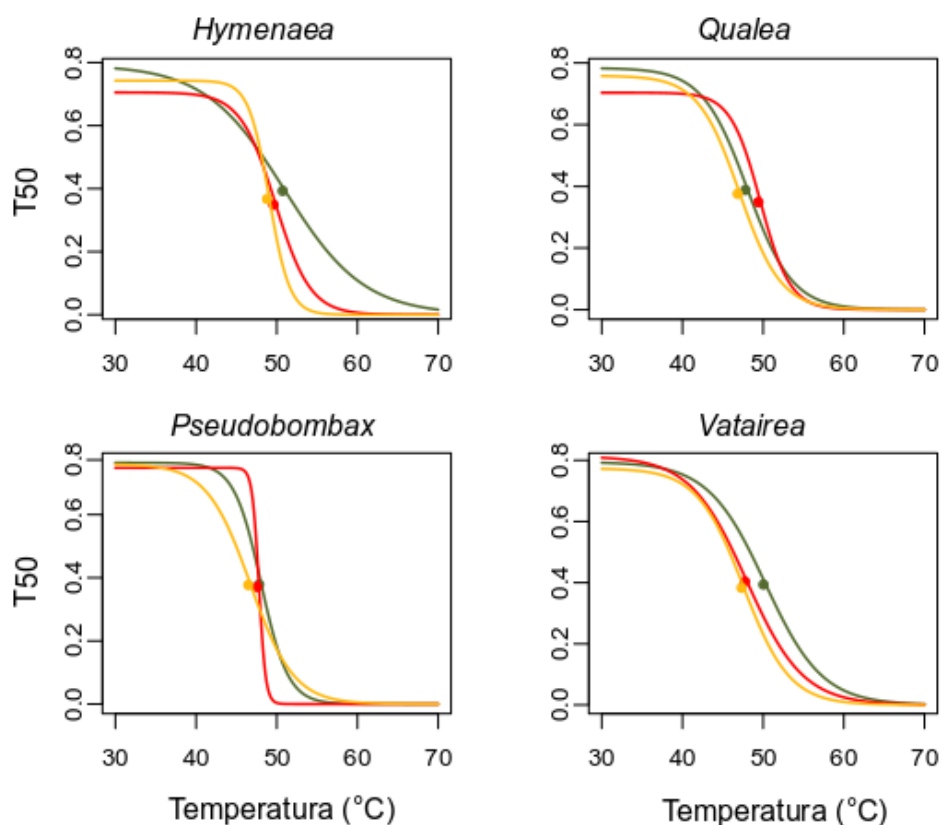


Figura 5. Variação da tolerância térmica (T_{50}) do fotossistema II de espécies coocorrentes em vegetações savânicas e florestal da transição Amazônia-Cerrado. Amarelo: Cerrado Rupestre, Vermelho: Cerrado Típico e Verde: Floresta.

3.3 Margens de segurança térmica e temperaturas foliares absolutas em simulações de aumento de temperatura

Verificamos que os valores atuais das margens de segurança térmica (T_{sm}) são maiores para os indivíduos da floresta (cerradão) (Tabela S1). Registramos duas exceções, para *H. stigonocarpa*, cujos valores da T_{sm} no cerrado rupestre e na floresta foram elevados, e para *Q. parviflora*, que apresentou valores de T_{sm} maiores no cerrado típico e na floresta, sendo que para *P. longiflorum* no cerrado rupestre a T_{sm} já está crítica.

Nossa projeção de aumento futuro de 2,5 °C mostrou que os indivíduos das savanas se tornariam ainda mais vulneráveis do que os da floresta (Figura 6). A projeção de aumento futuro em 5 °C levará *Q. parviflora* e *P. longiflorum* ao colapso térmico, tanto nas savanas quanto na floresta. Surpreendentemente, a tolerância térmica dos indivíduos de *H. stigonocarpa* e *V. macrocarpa* na floresta, conseguirão se manter com os aumentos de temperaturas estimados (Tabela S1). Quando consideramos a interação entre $T_{Max_ar} + \Delta T_{Max}$, observamos que as temperaturas ficam próximas da tolerância térmica para os indivíduos das savanas, sendo que para *P. longiflorum*, no cerrado rupestre, essa interação até ultrapassa a tolerância térmica. Com as projeções de aumento de temperatura

para climas futuros as temperaturas foliares absolutas $T_{+2,5\text{ °C}}$ e $T_{+5\text{ °C}}$ tenderão a exceder os limites térmicos foliares deixando as espécies altamente vulneráveis ao aquecimento global (Figura 6).

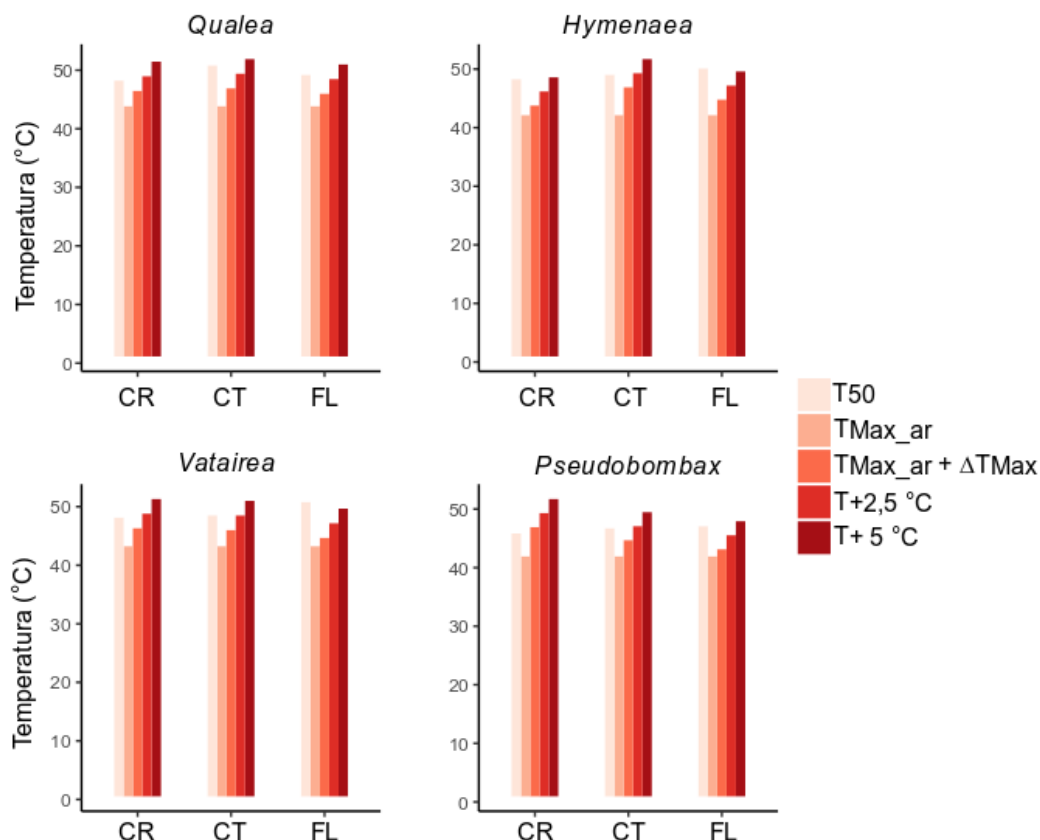


Figura 6. Projeção de temperatura para climas futuros das espécies coocorrentes nas vegetações savânicas e florestal da transição Amazônia-Cerrado. Perda de 50% da função do fotossistema II (T_{50}), temperatura máxima do ar = 42,7 °C (T_{Max_ar}), temperatura máxima do ar + temperatura foliar em excesso ($T_{Max_ar} + \Delta T_{Max}$), temperatura absoluta das folhas com aumento de 2,5 °C ($T_{+2,5\text{ °C}}$) e temperatura absoluta das folhas com aumento de 5 °C ($T_{+5\text{ °C}}$).

4. DISCUSSÃO

Esse é um estudo inédito que avaliou, pela primeira vez, a tolerância térmica e as respostas de algumas espécies neotropicais aos aumentos da temperatura foliar. Nossos resultados mostraram que, na borda sul-Amazônica, na transição com o Bioma Cerrado, onde o clima é marcadamente sazonal, árvores crescendo em formações savânicas são mais eficientes na regulação da temperatura foliar, pois apresentam uma gama de mecanismos adaptativos quando comparadas com as mesmas espécies crescendo na floresta. Entretanto,

mesmo os indivíduos das savanas apresentando maior regulação da temperatura das folhas, esse conjunto de mecanismos pode não ser suficiente para suportar aumentos de temperatura, uma vez que observamos que os indivíduos das savanas são mais vulneráveis do que os que ocorrem em uma floresta adjacente. Nosso estudo demonstrou que algumas espécies já podem ter alcançado os níveis críticos de temperatura tolerável para realizar importantes processos fisiológicos, podendo resultar em um colapso térmico se os aumentos de temperatura previstos se concretizarem.

4.1 Implicações da condutância estomática e atributos funcionais foliares em resposta à temperatura das folhas

As folhas dos indivíduos das savanas apresentaram maiores valores de condutância estomática (g_s) e atributos anatômicos e morfológicos mais eficientes para regular a temperatura, comparadas às folhas dos indivíduos, das mesmas espécies, na floresta. Devido a exposição das folhas dos indivíduos das savanas às condições de temperatura e radiação solar mais extremas ao longo do processo evolutivo, as espécies desenvolveram estratégias funcionais adaptativas capazes de tolerar à seca, armazenar recursos e dissipar calor de forma mais eficiente (Franco, 2002; Bieras & Sajo, 2009; Rossatto & Kolb, 2009). Os maiores valores da g_s registrados nos indivíduos das savanas provavelmente são resultantes da maior abertura dos estômatos durante o período chuvoso, período em que as medições foram realizadas no presente estudo, quando a água não é limitante e maior vapor de água é liberado via transpiração (Murchie et al., 2002; Caine et al., 2019). Além disso, a abertura dos estômatos permite maior arrefecimento da temperatura foliar através do resfriamento evaporativo (Urban et al., 2017) e, concomitantemente, é um benefício para alcançar maiores taxas fotossintéticas (Hill et al., 2015; Lin et al., 2017). Em ambientes com tensões abióticas similares às observadas em savanas, já foi reportado que as árvores tendem a aumentar a g_s durante o período de maior disponibilidade de água (Zhu & Cao, 2010).

Em contrapartida, os indivíduos da floresta estudada mantiveram a g_s mais baixa, visto que a temperatura e a radiação solar são menores em comparação às registradas nas savanas (Lin et al., 2017). Outro fator importante que pode ter contribuído para manter os valores da g_s mais baixos nos indivíduos da floresta são as propriedades físicas do solo, que nesse caso apresenta alta capacidade de campo e retém maior umidade (Marimon & Haridasan, 2005). Além disso, árvores sob condições de sombreamento, como ocorre na floresta estudada, normalmente apresentam menores valores de g_s quando comparadas às

árvores totalmente expostas ao sol (Slot et al., 2018), como no cerrado rupestre e no cerrado típico aqui avaliados.

Os atributos funcionais (maior g_s e atributos morfoanatômicos mais eficientes) observados para os indivíduos das savanas, não representam apenas um benefício para reduzir a temperatura das folhas, mas também podem contribuir com a segurança hídrica, fornecendo dupla garantia contra os danos causados por temperaturas elevadas (Lin et al., 2017; Poudyal et al., 2019).

Cabe ressaltar, que a temperatura também desempenha uma pressão importante sobre os atributos morfoanatômicos das folhas (Monteiro et al., 2016), sendo que plantas de áreas mais secas e áreas mais úmidas normalmente apresentam diferentes estratégias para regular a temperatura foliar (Lin et al., 2017). Tais ajustes funcionais morfoanatômicos normalmente são os principais meios para controlar as maiores temperaturas que incidem sobre as folhas, proporcionando maior eficiência na refletância, convecção e dissipação de calor (Yates et al., 2010; Ye et al., 2011; Leigh et al., 2012).

Para os indivíduos da floresta, verificamos que poucos atributos morfoanatômicos estão vinculados à dissipação de calor (Leigh et al., 2012), provavelmente devido às características intrínsecas dessa vegetação, de maior sombreamento (dossel mais fechado) e com solo mais profundo e mais úmido em comparação com as savanas (Marimon & Haridasan, 2005). Como os indivíduos da floresta apresentaram menores T_{Fmax} talvez não necessitem investir em estratégias para aumentar a eficiência na dissipação de calor, pois esses indivíduos não estão expostos às tensões extremas, como os das savanas. Além disso, na floresta os indivíduos estavam expostos à maior umidade do ar, o que favorece um maior limite de temperatura foliar para as árvores durante os horários com alta T_A .

No entanto, os atributos morfoanatômicos mais eficientes e a elevada g_s , que atuam na regulação da temperatura foliar (Urban et al., 2017; Lin et al., 2017), não são suficientes para que os indivíduos das savanas mantenham as temperaturas foliares mais baixas, pois eles estão expostos à múltiplas tensões abióticas (altas temperaturas e intensa radiação solar) e os altos valores de T_{Fmax} e T_A em ambientes onde a umidade do ar é mais baixa, podem deixar o aparato fotossintético mais vulnerável a danos por excesso de calor, se aproximando dos seus limites térmicos foliares (Allakhverdiev et al., 2008; Sharma et al., 2012; Rey-Sánchez et al., 2016).

4.2 Rendimento quântico máximo do PSII em árvores de savanas e floresta

Verificamos que as relações F_v/F_m das espécies avaliadas foram estáveis até um ponto máximo de temperatura e depois declinaram para níveis próximos de zero. Para os indivíduos das savanas as reduções do ponto máximo de temperatura e níveis próximos de zero foram mais críticos, e essa tendência na redução dos limites térmicos inferiores aumentam os riscos de efeitos de fotoinibição (Allakhverdiev et al., 2008). Nesse caso, os indivíduos das savanas estão sob múltiplas tensões abióticas e quando as folhas desses indivíduos foram submetidas a diferentes temperaturas o estresse térmico foi mais severo e suficiente para afetar a funcionalidade do PSII a partir de 40 °C.

Os indivíduos da floresta apresentaram maior tolerância térmica quando comparados aos indivíduos das mesmas espécies ocorrendo em savanas. Sabe-se que nas savanas normalmente as espécies experimentam temperaturas mais elevadas, o que compromete as $T_{F_{max}}$ e coloca o PSII em maior risco (Allakhverdiev et al., 2008; Sharma et al., 2012), portanto ficam mais vulneráveis aos danos causados por elevadas temperaturas (Baker, 2008; Rey-Sánchez et al., 2016). Além disso, quando o estresse térmico afeta o PSII, a aptidão dos indivíduos das savanas também é afetada (Poudyal et al., 2019). No futuro, se as previsões de climas mais extremos se concretizarem, em florestas mais abertas e fragmentadas a vulnerabilidade das plantas poderá aumentar, visto que a maior tolerância térmica, tal como observado nas espécies estudadas, parece ocorrer apenas em ambientes florestados e mais sombreados.

Acreditamos que as condições de estresse nas savanas já estão expondo as folhas das árvores à temperaturas próximas do limite, e após os eventos de estresse térmico ocorrem maiores danos nos centros de reação do PSII (Zhou et al., 2018; Shanker et al., 2019). Isso ocorre porque a redução da F_v/F_m é crítica sob elevadas temperaturas e radiação e também sob eventos extremos de seca (Sharma et al., 2012; Zhou et al., 2017), promovendo a inibição do PSII. Sabemos que a variação na termotolerância entre as espécies pode ser devido a contrastes filogenéticos ou a variações microambientais (Araújo et al., 2013; Curtis et al., 2016), porém a variação da termotolerância entre indivíduos da mesma espécie que ocorre em diferentes ambientes ainda não está completamente clara. No presente estudo mostramos que as espécies apresentam variação na termotolerância a nível intraespecífico entre as savanas e a floresta e acreditamos que o principal fator dessa variação pode ser a diferença de condições ambientais que as espécies estão expostas.

4.3 Implicações futuras do aquecimento global nas margens de segurança térmica e temperaturas foliares absolutas

Os baixos valores registrados para as margens de segurança térmica (T_{Sm}) atuais indicam que as mesmas espécies ocorrendo em savanas e floresta podem ser vulneráveis ao aumento de temperaturas no futuro. Entretanto, para os indivíduos que ocorrem em savanas a T_{Sm} foi mais crítica, especialmente para *Pseudobombax longiflorum*, que já está vivendo acima da sua capacidade térmica, sendo altamente vulnerável ao aquecimento atual e futuro. Isso está de acordo com o que foi mencionado para outros organismos tropicais, inclusive árvores (Deutsch et al., 2008; Doughty & Goulden, 2008), onde os indivíduos que ocorrem nas savanas podem estar operando próximos e até acima da T_{Max_ar} , sendo mais vulneráveis a danos no PSII, os quais podem levar as espécies à morte (Allakhverdiev et al., 2008).

Sabemos que as folhas das árvores podem tolerar temperaturas mais elevadas do que as habitualmente experimentadas (O'Sullivan et al., 2017), adaptando-se a altas temperaturas e elevando os limites térmicos da função foliar (Sastry & Barua, 2017; Zhou et al., 2018). Entretanto, o que observamos no presente estudo é que, em comparação com os indivíduos da floresta, os indivíduos das savanas apresentaram menores valores de tolerância térmica sendo mais vulneráveis às projeções futuras de aumento da temperatura que poderão reduzir as margens de segurança térmica e aumentar as temperaturas foliares absolutas, tornando os limites térmicos foliares ainda mais críticos.

O aumento projetado de 2,5 °C colocará em risco a margem de segurança térmica e a temperatura foliar absoluta das espécies, tanto nas savanas quanto na floresta, mas para os indivíduos das savanas a situação é mais crítica. Para o aumento de 5 °C projetamos uma situação catastrófica para metade das espécies avaliadas, exceto para os indivíduos de *Hymenaea stigonocarpa* e *Vatairea macrocarpa* da floresta, que poderiam ser menos impactadas no funcionamento do PSII e aumentar suas chances de sobrevivência. A exposição das espécies aos aumentos de temperatura compromete a funcionalidade do aparato fotossintético e esse risco pode ser ainda mais acentuado para os indivíduos que ocorrem em savanas, por estarem expostos a alta irradiância (Ameye et al., 2012; Bauweraerts et al., 2014; Gauthier et al., 2014) e sujeitos ao aumento da temperatura foliar.

Sob a projeção de climas futuros, sujeitos ao aumento da temperatura, nossos achados sugerem que as espécies podem estar potencialmente sob risco, podendo este ser agravado quando combinado com a seca (IPCC, 2019). Sugerimos que a exposição a temperaturas extremas terá implicações severas para as árvores, colocando as espécies

vulneráveis em risco, podendo resultar em extinções locais e/ou causando mudanças na composição florística, estrutura e funcionamento da vegetação (Allen et al., 2010; Law, 2014).

5. CONCLUSÃO

Nossos achados demonstram que os limites térmicos de algumas espécies tropicais estão próximos das temperaturas máximas experimentadas, o que pressupõe que essas espécies poderão ser severamente afetadas pelo aumento da temperatura global. Esperávamos que espécies de ampla distribuição e com a capacidade de ocorrer desde um ambiente savânico extremo até uma floresta, apresentariam tolerâncias ambientais com maior amplitude e estariam aptas a suportar maior pressão ambiental. Entretanto, não foi isso o que observamos, pois justamente os indivíduos sujeitos às maiores temperaturas e radiação solar foram os menos adaptados a sobreviver, indicando que já estão no seu limite máximo de tolerância térmica.

Ressaltamos que os indivíduos que crescem em savanas, mesmo apresentando maior eficiência na dissipação de calor das folhas, são mais vulneráveis às condições extremas de altas temperaturas e, portanto, mais propensos a serem afetados negativamente pelo aquecimento global. Essa vulnerabilidade poderá levar a mudanças inesperadas e drásticas na composição, na estrutura, na distribuição e na interação das espécies que ocorrem em diferentes ambientes.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abràmoff, M. D., P. J. Magalhães & S. J. Ram (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, 11, 36-42.
- Alberto, F. J., S. N. Aitken, R. Alía, S. C. González-Martínez, H. Hänninen, A. Kremer, F. Lefèvre, T. Lenormand, S. Yeaman & R. Whetten (2013) Potential for evolutionary responses to climate change—evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19, 1645-1661.
- Allakhverdiev, S. I., V. D. Kreslavski, V. V. Klimov, D. A. Los, R. Carpentier & P. Mohanty (2008) Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis research*, 98, 541.
- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears & E. T. Hogg (2010) A global overview of

drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259, 660-684.

Alvares, C. A., J. L. Stape, P. C. Sentelhas, G. de Moraes, J. Leonardo & G. Sparovek (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22, 711-728.

Ameye, M., T. M. Wertin, I. Bauweraerts, M. A. McGuire, R. O. Teskey & K. Steppe (2012) The effect of induced heat waves on *Pinus taeda* and *Quercus rubra* seedlings in ambient and elevated CO₂ atmospheres. *New Phytologist*, 196, 448-461.

Araújo, M. B., F. Ferri-Yáñez, F. Bozinovic, P. A. Marquet, F. Valladares & S. L. Chown (2013) Heat freezes niche evolution. *Ecology letters*, 16, 1206-1219.

Aspinwall, M. J., J. E. Drake, C. Campany, A. Vårhammar, O. Ghannoum, D. T. Tissue, P. B. Reich & M. G. Tjoelker (2016) Convergent acclimation of leaf photosynthesis and respiration to prevailing ambient temperatures under current and warmer climates in *Eucalyptus tereticornis*. *New Phytologist*, 212, 354-367.

Aspinwall, M. J., S. Pfautsch, M. G. Tjoelker, A. Varhammar, M. Possell, J. E. Drake, P. B. Reich, D. T. Tissue, O. K. Atkin & P. D. Rymer (2019) Range size and growth temperature influence *Eucalyptus* species responses to an experimental heatwave. *Global change biology*, 25, 1665-1684.

Baker, N. R. (2008) Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 89-113.

Bauweraerts, I., M. Ameye, T. M. Wertin, M. A. McGuire, R. O. Teskey & K. Steppe (2014) Water availability is the decisive factor for the growth of two tree species in the occurrence of consecutive heat waves. *Agricultural and forest meteorology*, 189, 19-29.

Becklin, K. M., J. T. Anderson, L. M. Gerhart, S. M. Wadgymar, C. A. Wessinger & J. K. Ward (2016) Examining plant physiological responses to climate change through an evolutionary lens. *Plant physiology*, 172, 635-649.

Bieras, A. C. & M. G. Sajo (2009) Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. *Trees*, 23, 451-471.

Buckeridge, M. S., L. C. Mortari & M. R. Machado (2007) Respostas fisiológicas de plantas às mudanças climáticas: alterações no balanço de carbono nas plantas podem afetar o ecossistema. Rego, G.M., R. R. B. Negrelle & L. P. C. Morellato *Fenologia: Ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos*. Colombo: Embrapa Florestas. Cap, 12, 213-230.

- Caine, R. S., X. Yin, J. Sloan, E. L. Harrison, U. Mohammed, T. Fulton, A. K. Biswal, J. Dionora, C. C. Chater & R. A. Coe (2019) Rice with reduced stomatal density conserves water and has improved drought tolerance under future climate conditions. *New Phytologist*, 221, 371-384.
- Coe, M. T., D. V. Silverio, M. Bustamante, M. Macedo, J. Shimbo & P. M. Brando. (2016) Feedbacks between land cover and climate changes in the Brazilian Amazon and Cerrado biomes. In AGU Fall Meeting Abstracts.
- Collins, M., R. Knutti, J. Arblaster, J. L. Dufresne, T. Fichefet, P. Friedlingstein, X. Gao, W. J. Gutowski, T. Johns & G. Krinner. (2013) Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility. In *Climate Change 2013-The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 1029-1136. Cambridge University Press.
- Coumou, D. & A. Robinson (2013) Historic and future increase in the global land area affected by monthly heat extremes. *Environmental Research Letters*, 8, 034018.
- Curtis, E. M., J. Gollan, B. R. Murray & A. Leigh (2016) Native microhabitats better predict tolerance to warming than latitudinal macro-climatic variables in arid-zone plants. *Journal of biogeography*, 43, 1156-1165.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak & P. R. Martin (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 6668-6672.
- Dinno, A. & M. A. Dinno (2017) Package ‘dunn. test’.
- Doughty, C. E. & M. L. Goulden (2008) Are tropical forests near a high temperature threshold? *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 113.
- Fauset, S., H. C. Freitas, D. R. Galbraith, M. J. P. Sullivan, M. P. M. Aidar, C. A. Joly, O. L. Phillips, S. A. Vieira & M. U. Gloor (2018) Differences in leaf thermoregulation and water use strategies between three co-occurring Atlantic forest tree species. *Plant, cell & environment*, 41, 1618-1631.
- Fearnside, P. M. (2005) Desmatamento na Amazônia brasileira: história, índices e consequências. *Megadiversidade*, 1, 113-123.
- Franks, P. J., P. L. Drake & D. J. Beerling (2009) Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, cell & environment*, 32, 1737-1748.
- Franco, A. C. (2002) Ecophysiology of woody trees. In: Oliveira OS (ed.) *The cerrados of Brazil*, Marquis RJ, 178-197.

- Franks, P. J., I. J. Leitch, E. M. Ruszala, A. M. Hetherington & D. J. Beerling (2012) Physiological framework for adaptation of stomata to CO₂ from glacial to future concentrations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367, 537-546.
- Gauthier, P. P. G., K. Y. Crous, G. Ayub, H. Duan, L. K. Weerasinghe, D. S. Ellsworth, M. G. Tjoelker, J. R. Evans, D. T. Tissue & O. K. Atkin (2014) Drought increases heat tolerance of leaf respiration in *Eucalyptus globulus* saplings grown under both ambient and elevated atmospheric [CO₂] and temperature. *Journal of Experimental Botany*, 65, 6471-6485.
- Gomes, L., L. Maracahipes, S. M. Reis, B. S. Marimon, B. H. Marimon-Junior & E. Lenza (2016) Dynamics of the woody vegetation of two areas of Cerrado sensu stricto located on different substrates. *Rodriguésia*, 67, 859-870.
- González-Orozco, C. E., L. J. Pollock, A. H. Thornhill, B. D. Mishler, N. Knerr, S. W. Laffan, J. T. Miller, D. F. Rosauer, D. P. Faith & D. A. Nipperess (2016) Phylogenetic approaches reveal biodiversity threats under climate change. *Nature Climate Change*, 6, 1110.
- Gounaris, K., A. P. R. Brain, P. J. Quinn & W. P. Williams (1983) Structural and functional changes associated with heat-induced phase-separations of non-bilayer lipids in chloroplast thylakoid membranes. *FEBS letters*, 153, 47-52.
- Gounaris, K., A. R. R. Brain, P. J. Quinn & W. P. Williams (1984) Structural reorganisation of chloroplast thylakoid membranes in response to heat-stress. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 766, 198-208.
- Guidi, L., M. Landi & E. Lo Piccolo (2019) Chlorophyll fluorescence, photoinhibition and abiotic stress: does it make any difference the fact to be a C₃ or C₄ species? *Frontiers in plant science*, 10, 174.
- Gutschick, V. P. & H. BassiriRad (2003) Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist*, 160, 21-42.
- Harris, G. C. & U. Heber (1993) Effects of anaerobiosis on chlorophyll fluorescence yield in spinach (*Spinacia oleracea*) leaf discs. *Plant physiology*, 101, 1169-1173.
- Hill, K. E., G. R. Guerin, R. S. Hill & J. R. Watling (2015) Temperature influences stomatal density and maximum potential water loss through stomata of *Dodonaea viscosa* subsp. *angustissima* along a latitude gradient in southern Australia. *Australian Journal of Botany*, 62, 657-665.

- Hoegh-Guldberg, O., D. Jacob, M. Taylor, M. Bindi, S. Brown, I. Camilloni, A. Diedhiou, R. Djalante, K. Ebi & F. Engelbrecht (2018) Impacts of 1.5 °C global warming on natural and human systems.
- Hozain, M. d. I., M. E. Salvucci, M. Fokar & A. S. Holaday (2009) The differential response of photosynthesis to high temperature for a boreal and temperate *Populus* species relates to differences in Rubisco activation and Rubisco activase properties. *Tree Physiology*, 30, 32-44.
- IPCC (2019) Land Degradation: IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land 5 Degradation, Sustainable Land Management, Food Security, and 6 Greenhouse gas fluxes in Terrestrial Ecosystems. *Sciences*, 1-43.
- Kalaji, H. M., G. Schansker, M. Brestic, F. Bussotti, A. Calatayud, L. Ferroni, V. Goltsev, L. Guidi, A. Jajoo & P. Li (2017) Frequently asked questions about chlorophyll fluorescence, the sequel. *Photosynthesis Research*, 132, 13-66.
- Kitajima, M. B. W. L. & W. L. Butler (1975) Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 376, 105-115.
- Krause, G. H. (1988) Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum*, 74, 566-574.
- Krause, G. H. & E. Weis (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual review of plant biology*, 42, 313-349.
- Krause, G. H., K. Winter, B. Krause, P. Jahns, M. García, J. Aranda & A. Virgo (2010) High-temperature tolerance of a tropical tree, *Ficus insipida*: methodological reassessment and climate change considerations. *Functional Plant Biology*, 37, 890-900.
- Kruskal, W. H. & W. A. Wallis (1952) Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American statistical Association*, 47, 583-621.
- Law, B. E. (2014) Regional analysis of drought and heat impacts on forests: current and future science directions. *Global change biology*, 20, 3595-3599.
- Leigh, A., S. Sevanto, M. C. Ball, J. D. Close, D. S. Ellsworth, C. A. Knight, A. B. Nicotra & S. Vogel (2012) Do thick leaves avoid thermal damage in critically low wind speeds? *New Phytologist*, 194, 477-487.
- Levene, H. (1961) Robust tests for equality of variances. *Contributions to probability and statistics. Essays in honor of Harold Hotelling*, 279-292.

- Lin, H., Y. Chen, H. Zhang, P. Fu & Z. Fan (2017) Stronger cooling effects of transpiration and leaf physical traits of plants from a hot dry habitat than from a hot wet habitat. *Functional Ecology*, 31, 2202-2211.
- Lin, Y. S., B. E. Medlyn & D. S. Ellsworth (2012) Temperature responses of leaf net photosynthesis: the role of component processes. *Tree Physiology*, 32, 219-231.
- Maracahipes, L., E. Lenza, B. S. Marimon, E. A. de Oliveira, J. R. R. Pinto & B. H. M. Junior (2011) Estrutura e composição florística da vegetação lenhosa em cerrado rupestre na transição Cerrado-Floresta Amazônica, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica*, 11, 1-9.
- Marimom-Junior, B. H. & M. Haridasan (2005) Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Bot. Brasilica*, 19, 913-926.
- Marimon, B. S., J. M. Felfili, E. S. Lima, W. M. G. Duarte & B. H. Marimon-Júnior (2010) Environmental determinants for natural regeneration of gallery forest at the Cerrado/Amazonia boundaries in Brazil. *Acta Amazonica*, 40, 107-118.
- Marimon, B. S., E. S. Lima, T. G. Duarte, L. C. Chierogatto & J. A. Ratter (2006) Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado–Amazonian Forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany*, 63, 323-341.
- Marimon, B. S., B. H. Marimon-Junior, T. R. Feldpausch, C. Oliveira-Santos, H. A. Mews, G. Lopez-Gonzalez, J. Lloyd, D. D. Franczak, E. A. de Oliveira & L. Maracahipes (2014) Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, 7, 281-292.
- Martinez, V., T. C. Mestre, F. Rubio, A. Girones-Vilaplana, D. A. Moreno, R. Mittler & R. M. Rivero (2016) Accumulation of flavonols over hydroxycinnamic acids favors oxidative damage protection under abiotic stress. *Frontiers in plant science*, 7, 838.
- Martinez, V., M. Nieves-Cordones, M. Lopez-Delacalle, R. Rodenas, T. C. Mestre, F. Garcia-Sanchez, F. Rubio, P. Nortes, R. Mittler & R. M. Rivero (2018) Tolerance to stress combination in tomato plants: New insights in the protective role of melatonin. *Molecules*, 23, 535.
- Meehl, G. A. & C. Tebaldi (2004) More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 305, 994-997.
- Mews, H. A., B. S. Marimon, L. Maracahipes, D. D. Franczak & B. H. Marimon-Junior (2011) Dinâmica da comunidade lenhosa de um Cerrado Típico na região Nordeste do Estado de Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica*, 11, 1-10.

- Monteiro, M. V., T. Blanuša, A. Verhoef, P. Hadley & R. W. F. Cameron (2016) Relative importance of transpiration rate and leaf morphological traits for the regulation of leaf temperature. *Australian Journal of Botany*, 64, 32-44.
- Mu, Z., J. Llusià, D. Liu, R. Ogaya, D. Asensio, C. Zhang & J. Peñuelas (2018) Seasonal and diurnal variations of plant isoprenoid emissions from two dominant species in Mediterranean shrubland and forest submitted to experimental drought. *Atmospheric environment*, 191, 105-115.
- Murata, N., S. Takahashi, Y. Nishiyama & S. I. Allakhverdiev (2007) Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1767, 414-421.
- Murchie, E. H., S. Hubbart, Y. Chen, S. Peng & P. Horton (2002) Acclimation of rice photosynthesis to irradiance under field conditions. *Plant Physiology*, 130, 1999-2010.
- O'sullivan, O. S., M. A. Heskell, P. B. Reich, M. G. Tjoelker, L. K. Weerasinghe, A. Penillard, L. Zhu, J. J. G. Egerton, K. J. Bloomfield & D. Creek (2017) Thermal limits of leaf metabolism across biomes. *Global Change Biology*, 23, 209-223.
- Öquist, G., W. S. Chow & J. M. Anderson (1992) Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II. *Planta*, 186, 450-460.
- Ogle, D. H., Wheeler, P., Dinno, A. (2019) FSA: Fisheries Stock Analysis. R package version 0.8.24, <https://github.com/droglenc/FSA>.
- Pacifici, M., W. B. Foden, P. Visconti, J. E. M. Watson, S. H. M. Butchart, K. M. Kovacs, B. R. Scheffers, D. G. Hole, T. G. Martin & H. R. Akcakaya (2015) Assessing species vulnerability to climate change. *Nature climate change*, 5, 215.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37, 637-669.
- Peñuelas, J. & J. Llusià (2002) Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus*. *New Phytologist*, 155, 227-237.
- Perez-Harguindeguy, N., S. Diaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine & D. E. Gurvich (2016) Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 64, 715-716.
- Perkins, S. E. & L. V. Alexander (2013) On the measurement of heat waves. *Journal of Climate*, 26, 4500-4517.

- Poudyal, D., E. Rosenqvist & C. O. Ottosen (2019) Phenotyping from lab to field—tomato lines screened for heat stress using Fv/Fm maintain high fruit yield during thermal stress in the field. *Functional plant biology*, 46, 44-55.
- Ratter, J. A., S. Bridgewater & J. F. Ribeiro. 2006. Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrado. In *Neotropical savannas and seasonally dry forests*, 46-81. CRC Press.
- R Core Team (2019) R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Reis, S. M., E. Lenza, B. S. Marimon, L. Gomes, M. Forsthofer, P. S. Morandi, M. Junior, H. B. Marimon-Junior, T. R. Feldpausch & F. Elias (2015) Post-fire dynamics of the woody vegetation of a savanna forest (Cerradão) in the Cerrado-Amazon transition zone. *Acta Botanica Brasilica*, 29, 408-416.
- Rey-Sánchez, A. C., M. Slot, J. M. Posada & K. Kitajima (2016) Spatial and seasonal variation in leaf temperature within the canopy of a tropical forest. *Climate Research*, 71, 75-89.
- Reyer, C. P. O., S. Leuzinger, A. Rammig, A. Wolf, R. P. Bartholomeus, A. Bonfante, F. De Lorenzi, M. Dury, P. Gloning & R. Abou Jaoudé (2013) A plant's perspective of extremes: terrestrial plant responses to changing climatic variability. *Global change biology*, 19, 75-89.
- Ritz, C., F. Baty, J. C. Streibig & D. Gerhard (2015) Dose-response analysis using R. *PloS one*, 10, e0146021.
- Roeser, K. R. (1962) Die Nadel der Schwarzkiefer-Massenprodukt und Kunstwert der Naturen. *Mikrokosmos*, 61, 31-36.
- Rossatto, D. R. & R. M. Kolb (2009) An evergreen neotropical savanna tree (*Gochnatia polymorpha*, Asteraceae) produces different dry-and wet-season leaf types. *Australian Journal of Botany*, 57, 439-443.
- Sastry, A. & D. Barua (2017) Leaf thermotolerance in tropical trees from a seasonally dry climate varies along the slow-fast resource acquisition spectrum. *Scientific reports*, 7, 11246.
- Seneviratne, S. I., M. G. Donat, B. Mueller & L. V. Alexander (2014) No pause in the increase of hot temperature extremes. *Nature Climate Change*, 4, 161.
- Shanker, A., R. A. Coe & X. Sirault (2019) Integrated high-resolution phenotyping, chlorophyll fluorescence induction kinetics and photosystem II dynamics under water stress and heat in Wheat (*Triticum aestivum*). *bioRxiv*, 510701.

- Shapiro, S. S. & M. B. Wilk (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52, 591-611.
- Sharma, D. K., S. B. Andersen, C. O. Ottosen & E. Rosenqvist (2012) Phenotyping of wheat cultivars for heat tolerance using chlorophyll a fluorescence. *Functional Plant Biology*, 39, 936-947.
- Shaw, R. G. & J. R. Etterson (2012) Rapid climate change and the rate of adaptation: insight from experimental quantitative genetics. *New Phytologist*, 195, 752-765.
- Singsaas, E. L. & T. D. Sharkey (1998) The regulation of isoprene emission responses to rapid leaf temperature fluctuations. *Plant, Cell & Environment*, 21, 1181-1188.
- Slatyer, R. A., M. Hirst & J. P. Sexton (2013) Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecology letters*, 16, 1104-1114.
- Slot, M. & K. Kitajima (2015) General patterns of acclimation of leaf respiration to elevated temperatures across biomes and plant types. *Oecologia*, 177, 885-900.
- Slot, M., G. H. Krause, B. Krause, G. G. Hernández & K. Winter (2018) Photosynthetic heat tolerance of shade and sun leaves of three tropical tree species. *Photosynthesis research*, 141, 119-130.
- Urban, J., M. W. Ingwers, M. A. McGuire & R. O. Teskey (2017) Increase in leaf temperature opens stomata and decouples net photosynthesis from stomatal conductance in *Pinus taeda* and *Populus deltoides* x *nigra*. *Journal of Experimental Botany*, 68, 1757-1767.
- Vogel, S. (2009) Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape. *New Phytologist*, 183, 13-26.
- Weyers, J. D. B. & L. G. Johansen (1985) Accurate estimation of stomatal aperture from silicone rubber impressions. *New phytologist*, 101, 109-115.
- Yates, M. J., G. A. Verboom, A. G. Rebelo & M. D. Cramer (2010) Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology*, 24, 485-492.
- Ye, C., M. Li, J. Hu, Q. Cheng, L. Jiang & Y. Song (2011) Highly reflective superhydrophobic white coating inspired by poplar leaf hairs toward an effective “cool roof”. *Energy & Environmental Science*, 4, 3364-3367.
- Zhou, R., L. Kong, Z. Wu, E. Rosenqvist, Y. Wang, L. Zhao, T. Zhao & C. O. Ottosen (2018) Physiological response of tomatoes at drought, heat and their combination followed by recovery. *Physiologia plantarum*, 165, 144-154.

- Zhou, R., X. Yu, C. O. Ottosen, E. Rosenqvist, L. Zhao, Y. Wang, W. Yu, T. Zhao & Z. Wu (2017) Drought stress had a predominant effect over heat stress on three tomato cultivars subjected to combined stress. *BMC plant biology*, 17, 24.
- Zhu, S. D. & K. F. Cao (2010) Contrasting cost–benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China. *Oecologia*, 163, 591-599.

7. APÊNDICES

Tabela S1. Análises térmicas de árvores coocorrentes em formações savânicas e florestal na transição Amazônia-Cerrado. Perda de 50% da função do PSII (T_{50}), Temperatura máxima da folha (T_{Fmax}), Temperatura excessiva das folhas (ΔT_{Max}), Margem de segurança térmica atual (T_{Sm}) e Margens de segurança térmica futuras ($T_{Sm+2,5\text{ }^{\circ}\text{C}}$ e $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$). CR= cerrado rupestre, CT= cerrado típico, FL= floresta (cerradão), dp= desvio padrão.

Espécies	Vegetações	T_{50} ($^{\circ}\text{C}$) Média (min e max)	T_{Fmax} ($^{\circ}\text{C}$) e dp	ΔT_{Max} ($^{\circ}\text{C}$) e dp	T_{Sm} ($^{\circ}\text{C}$)	$T_{Sm+2,5}$ $^{\circ}\text{C}$	$T_{Sm+5\text{ }^{\circ}\text{C}}$
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>							
	CR	49,06(47,2-51,40)	47,79 $\pm$ 2,96	1,71 $\pm$ 0,89	4,65	2,15	-035
	CT	49,84(46,9-51,3)	42,47 $\pm$ 2,43	4,94 $\pm$ 0,84	2,20	-0,30	-2,80
	FL	50,96(48,5-54)	36,99 $\pm$ 1,78	2,75 $\pm$ 0,26	5,51	3,01	0,51
<i>Vatairea macrocarpa</i>							
	CR	47,58(45,5-49,1)	41,40 $\pm$ 1,12	3,07 $\pm$ 0,49	1,81	-0,69	-3,19
	CT	47,96(44,3-52,7)	32,42 $\pm$ 0,52	2,76 $\pm$ 0,63	2,50	0	-2,5
	FL	50,24(47,6-52,8)	34,44 $\pm$ 0,70	1,43 $\pm$ 0,19	6,11	3,61	1,11
<i>Pseudobombax longiflorum</i>							
	CR	46,74(46,3-47,7)	44,80 $\pm$ 1,02	5,22 $\pm$ 2,57	-1,18	-3,68	-6,18
	CT	47,7(45,3-50,4)	43,67 $\pm$ 6,89	2,88 $\pm$ 0,40	2,12	-0,38	-2,88
	FL	48,06(47,6-48,4)	36,12 $\pm$ 0,98	1,27 $\pm$ 0,39	4,09	1,59	-0,91
<i>Qualea parviflora</i>							
	CR	47,08(45,1-48,6)	36,11 $\pm$ 1,57	2,62 $\pm$ 0,34	1,76	-0,74	-3,24
	CT	49,65(48-50,6)	34,16 $\pm$ 0,62	3,06 $\pm$ 0,12	3,89	1,39	-1,11
	FL	48,04(47,2-49,7)	31,11 $\pm$ 0,31	2,14 $\pm$ 1,32	3,20	0,70	-1,80

Tabela S2. Atributos funcionais morfológicos e anatômicos de espécies coocorrentes em formações savânicas (cerrado típico e cerrado rupestre) e florestal (cerradão) da transição Amazônia-Cerrado. Sendo: Conteúdo de massa de água foliar (MAF, mg g⁻¹), Área foliar específica (AFE, cm²g⁻¹), Espessura da cutícula adaxial (CAD, µm), Espessura da epiderme adaxial (EAD, µm), Densidade de tricomas (DET, mm⁻²), Densidade estomática (DEE, mm⁻²), Tamanho do estômato (TES, µm), Área máxima do poro estomático (AMA, µm²) e Espessura da folha (ESF, µm) e ausente (-).

Espécies	Atributos	CR Média±dp	CT Média±dp	FL Média±dp	Qui ²	P
<i>H. stigonocarpa</i>	MAF	24,15±9,56	11,92±3,06	16,88±5,70	8,08	0,01
	AFE	27,23±2,68	34,04±1,76	47,42±3,25	12,52	0,001
	CAD	7,72±0,70	5,27±0,73	2,78±0,45	12,52	0,001
	EAD	6,20±1,17	7,25±1,12	3,33±0,78	10,23	0,005
	DET	188,87±15,12	134,43±38,07	-	12,46	0,001
	DEE	21,58±3,65	20,92±2,89	15,52±6,38	9	0,02
	TES	82,89±6,89	47,03±5,34	93,96±23,02	9,5	0,008
	AMA	9,94±0,82	5,64±0,64	11,27±2,76	9,5	0,008
<i>Q. parviflora</i>	ESF	0,307±0,04	0,357±0,03	0,397±0,05	8,05	0,01
	MAF	6,21±1,91	3,36±1,83	2,09±0,99	9,09	0,01
	AFE	38,76±2,68	41,56±4,70	65,85±9,74	9,81	0,007
	CAD	7,18±0,67	3,71±0,24	2,82±0,39	12,65	0,001
	EAD	6,23±0,30	5,31±0,91	4,76±1,06	7,31	0,002
	DET	137,89±34,74	110,35±20,42	55,54±12,26	10,50	0,005
	DEE	36,40±4,28	30,36±5,65	25,08±3,14	8,43	0,01
	TES	83,19±12,89	22,57±16,99	48,10±32,72	11,20	0,003
<i>V. macrocarpa</i>	AMA	9,98±1,54	2,70±2,03	5,77±1,78	11,20	0,003
	ESF	0,273±0,02	0,307±0,02	0,350±0,02	12,00	0,002
	MAF	2,10±0,41	1,44±0,69	2,18±0,43	2,77	0,24
	AFE	32,88±6,36	33,17±0,46	55,95±10,77	9,58	0,008
	CAD	6,59±0,59	3,28±0,32	2,72±0,16	12,61	0,001
	EAD	7,37±0,26	4,87±0,41	3,27±0,36	12,61	0,001
	DET	134,19±38,12	127,31±31,77	76,48±19,05	7,94	0,01
	DEE	35,86±4,12	25,78±4,43	26,92±3,91	8,14	0,01
<i>P. longiflorum</i>	TES	28,17±2,00	12,90±1,86	46,58±15,57	12,02	0,002
	AMA	3,38±0,24	1,54±0,22	5,56±1,86	12,02	0,002
	ESF	0,281±0,03	0,326±0,01	0,336±0,01	8,21	0,01
	MAF	35,06±5,09	29,79±7,18	33,55±2,09	1,94	0,37
	AFE	22,04±15,31	37,41±13,78	38,40±4,39	3,66	0,16
	CAD	5,88±1,03	5,30±0,71	2,49±0,20	9,87	0,007
	EAD	6,81±0,82	6,88±0,84	3,14±0,24	9,74	0,007
	DET	60,06±20,82	56,36±21,73	-	9,76	0,007
<i>P. longiflorum</i>	DEE	13,86±2,43	12,74±0,99	16,82±3,08	4,27	0,11
	TES	71,97±26,25	88,58±36,54	125,06±29,37	5,18	0,07
	AMA	8,63±3,15	10,63±4,38	15,00±3,52	5,18	0,07
	ESF	0,314±0,02	0,279±0,01	0,348±0,02	12,34	0,001

Tabela S3. Variação na termotolerância (função T_{50} do PSII) das árvores na transição Amazônia-Cerrado. Resultados para uma ANOVA fatorial examinando a média de T_{50} para as espécies em três vegetações distintas da região de estudo.

Efeito	DF	MS	F	P
Vegetações	2	15,5	4,7	0,001
Espécies	3	15,2	4,6	0,001
Vegetações x Espécies	6	3,2	0,9	0,112
Erro	45	3,2		

Tabela S4. Variação na termotolerância (função T_{50} do PSII) para as espécies coocorrentes em vegetações de savanas e floresta na transição Amazônia-Cerrado. Resultados para o efeito das vegetações sobre a variação em T_{50} de ANOVAS realizadas separadamente para cada espécie.

Espécies	Efeito	DF	MS	F	P
<i>Q. parviflora</i>	Vegetação	2	7,3	4,8	0,01
<i>H. stigonocarpa</i>	Vegetação	2	4,5	1,0	0,36
<i>V. macrocarpa</i>	Vegetação	2	10,3	1,8	0,01
<i>P. longiflorum</i>	Vegetação	2	2,2	1,5	0,02

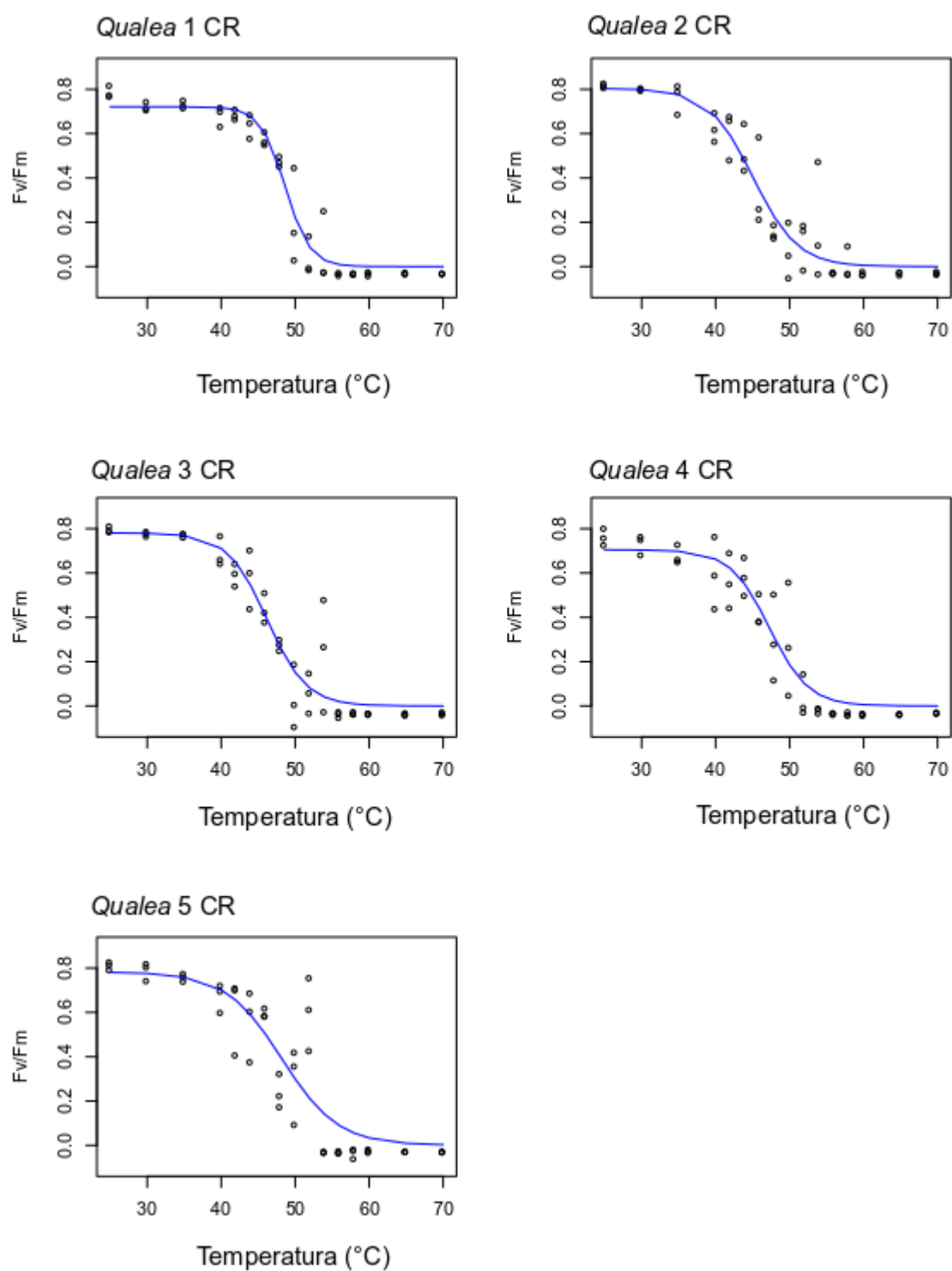


Figura S1. Variação da relação F_v/F_m de *Qualea parviflora* crescendo em um cerrado rupestre na transição Amazônia-Cerrado.

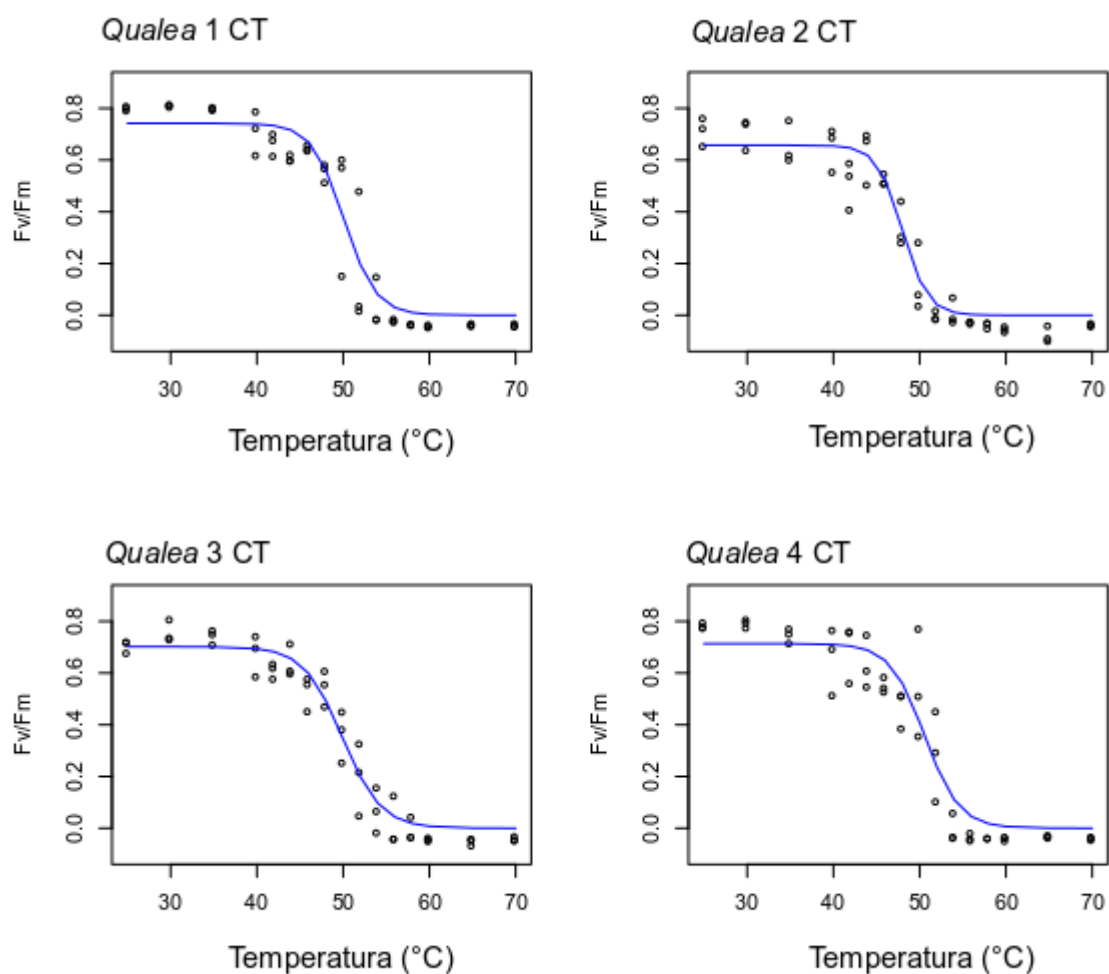


Figura S2. Variação da relação F_v/F_m de *Qualea parviflora* crescendo em um cerrado típico na transição Amazônia-Cerrado. Um dos indivíduos dessa espécie morreu durante o estudo.

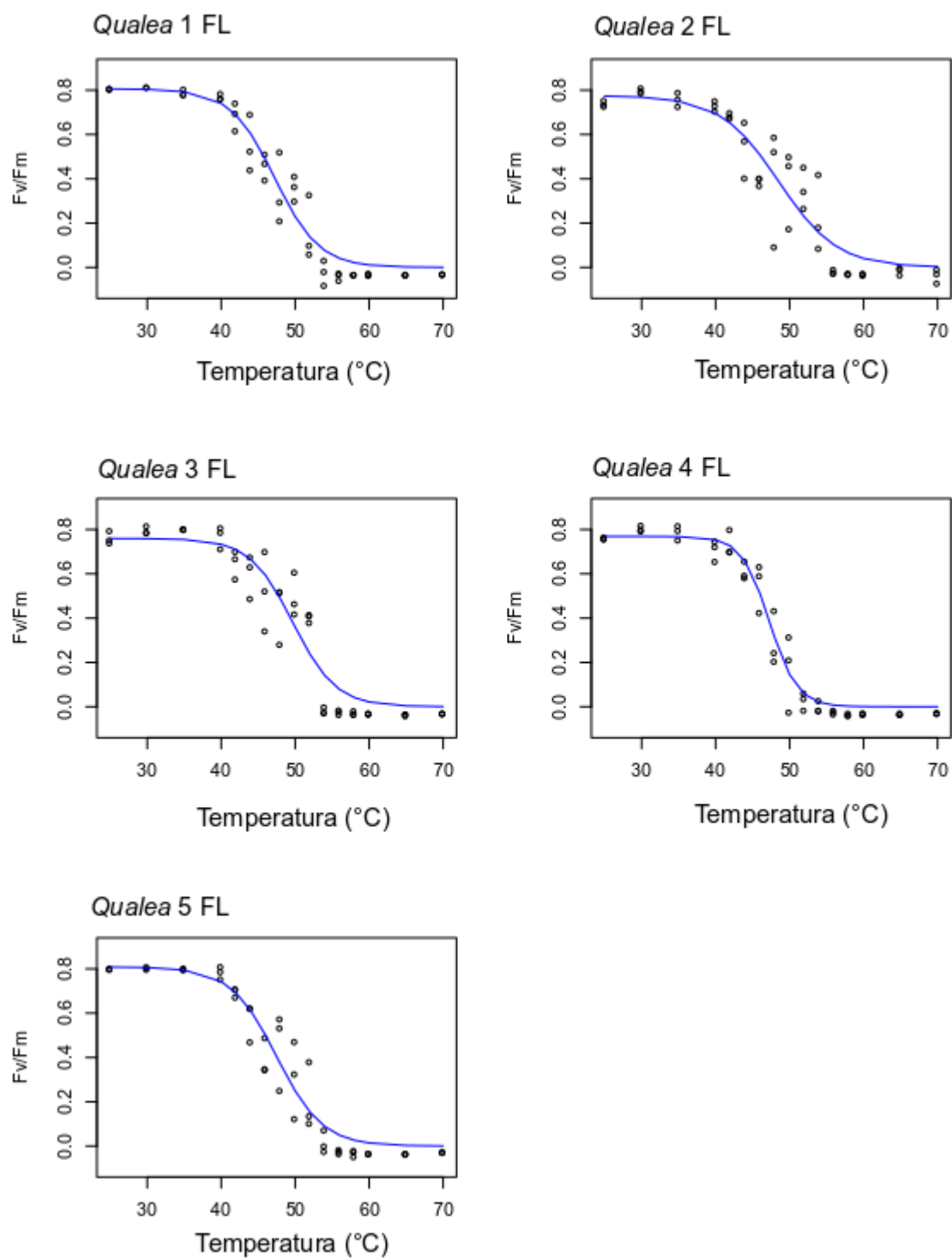


Figura S3. Variação da relação F_v/F_m de *Qualea parviflora* crescendo em uma floresta na transição Amazônia-Cerrado.

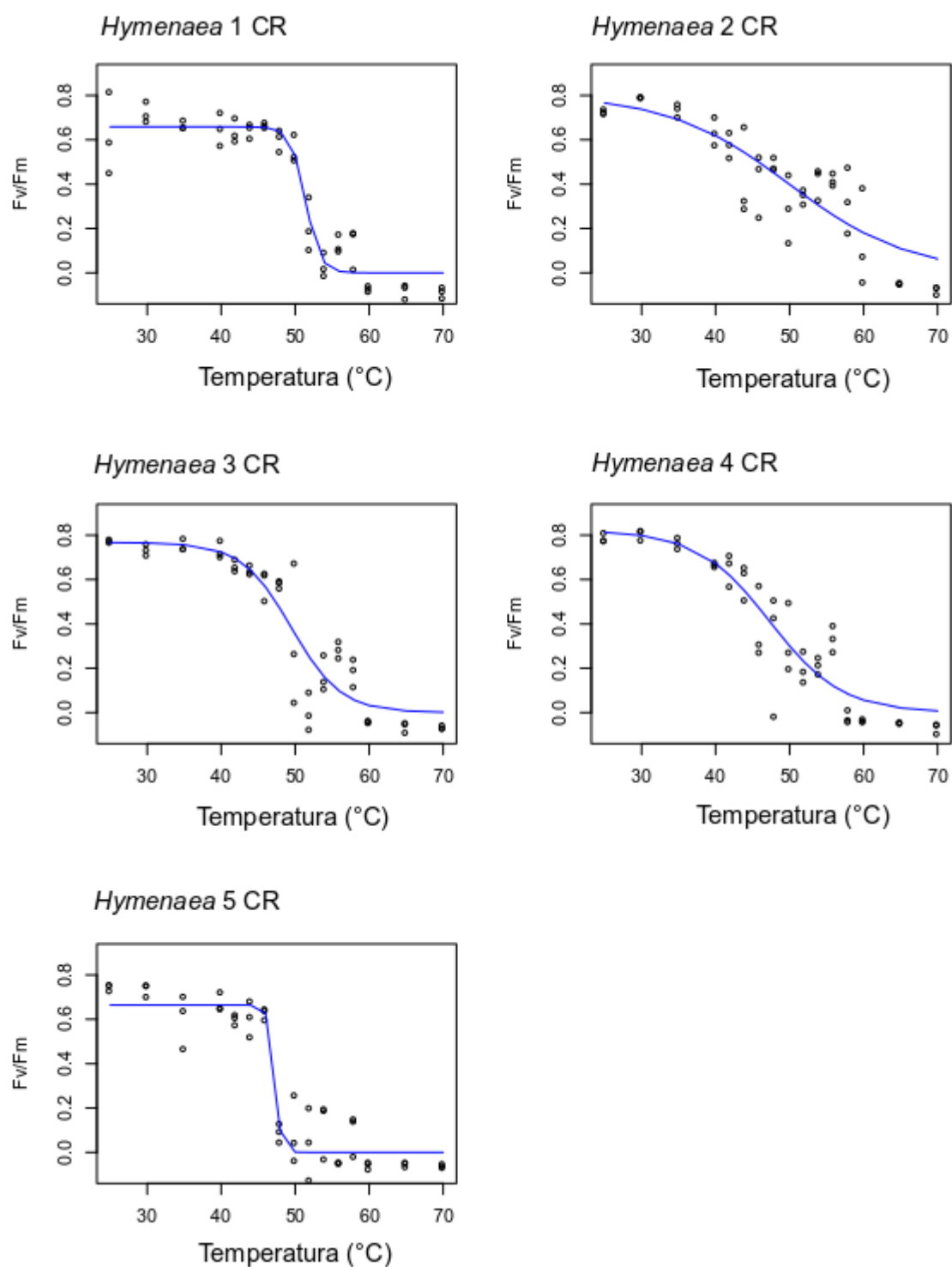


Figura S4. Variação da relação F_v/F_m de *Hymenaea stigonocarpa* crescendo em um cerrado rupestre na transição Amazônia-Cerrado.

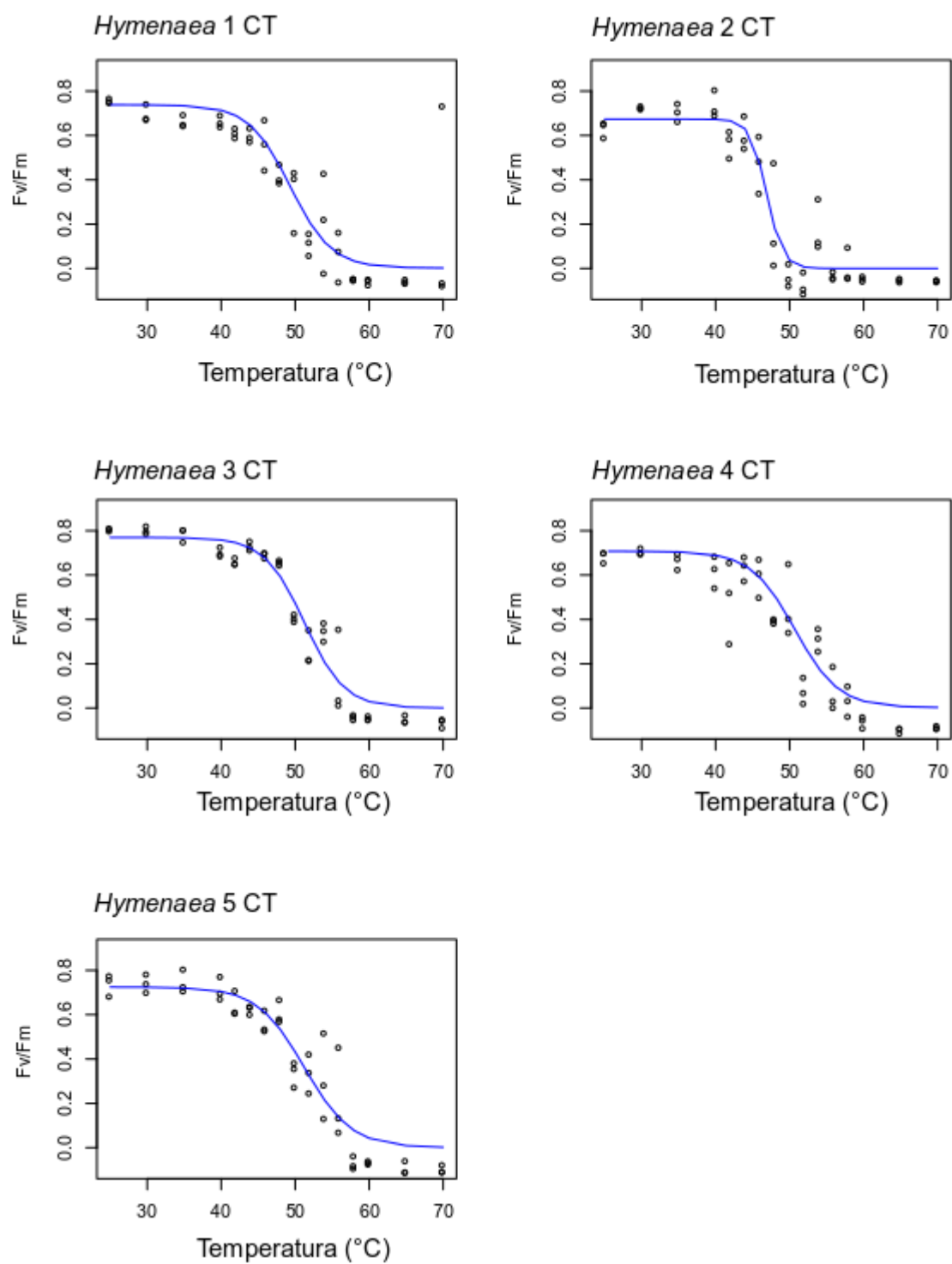


Figura S5. Variação da relação F_v/F_m de *Hymenaea stigonocarpa* crescendo em um cerrado típico na transição Amazônia-Cerrado.

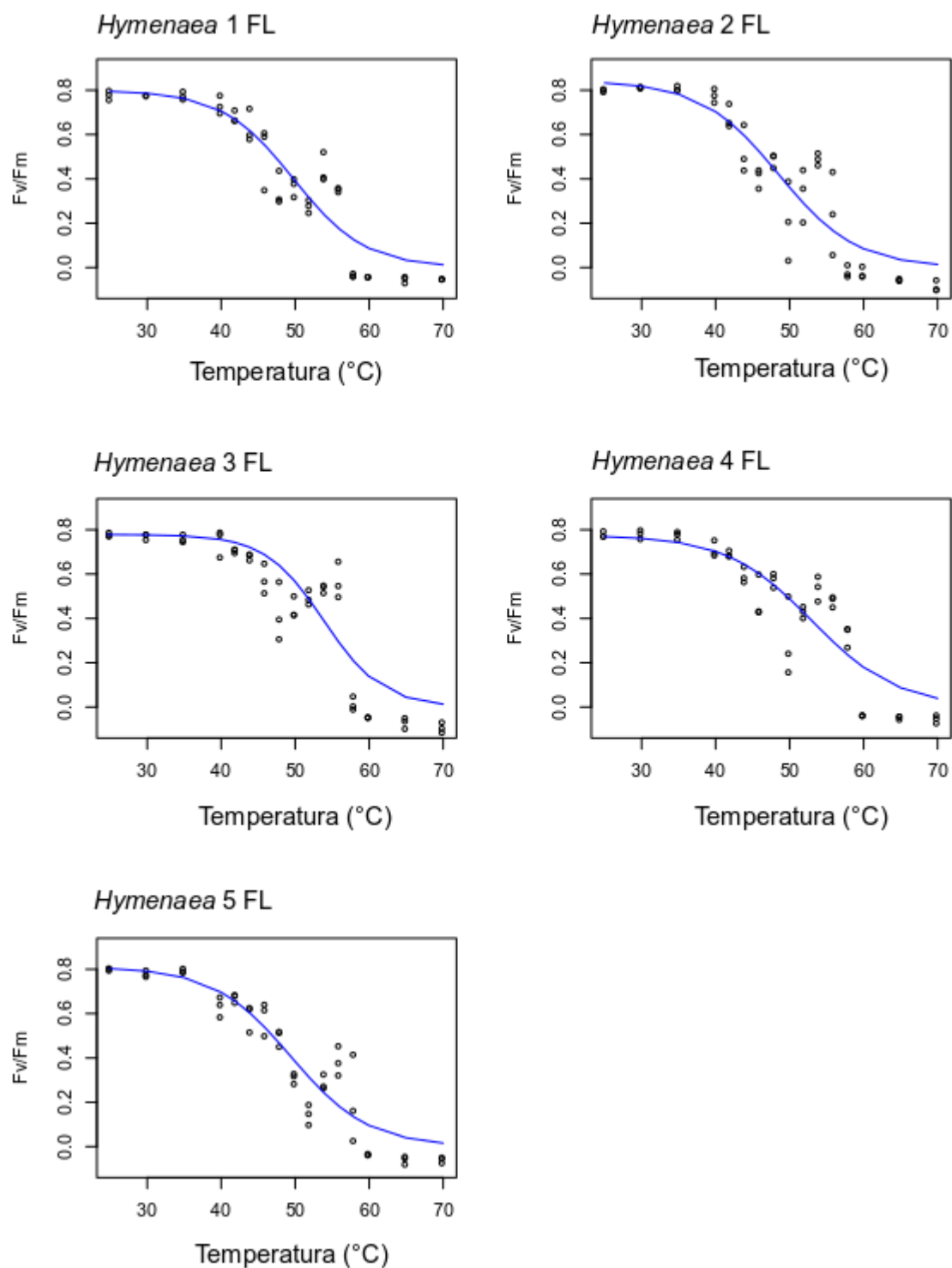


Figura S6. Variação da relação F_v/F_m de *Hymenaea stigonocarpa* crescendo em uma floresta na transição Amazônia-Cerrado.

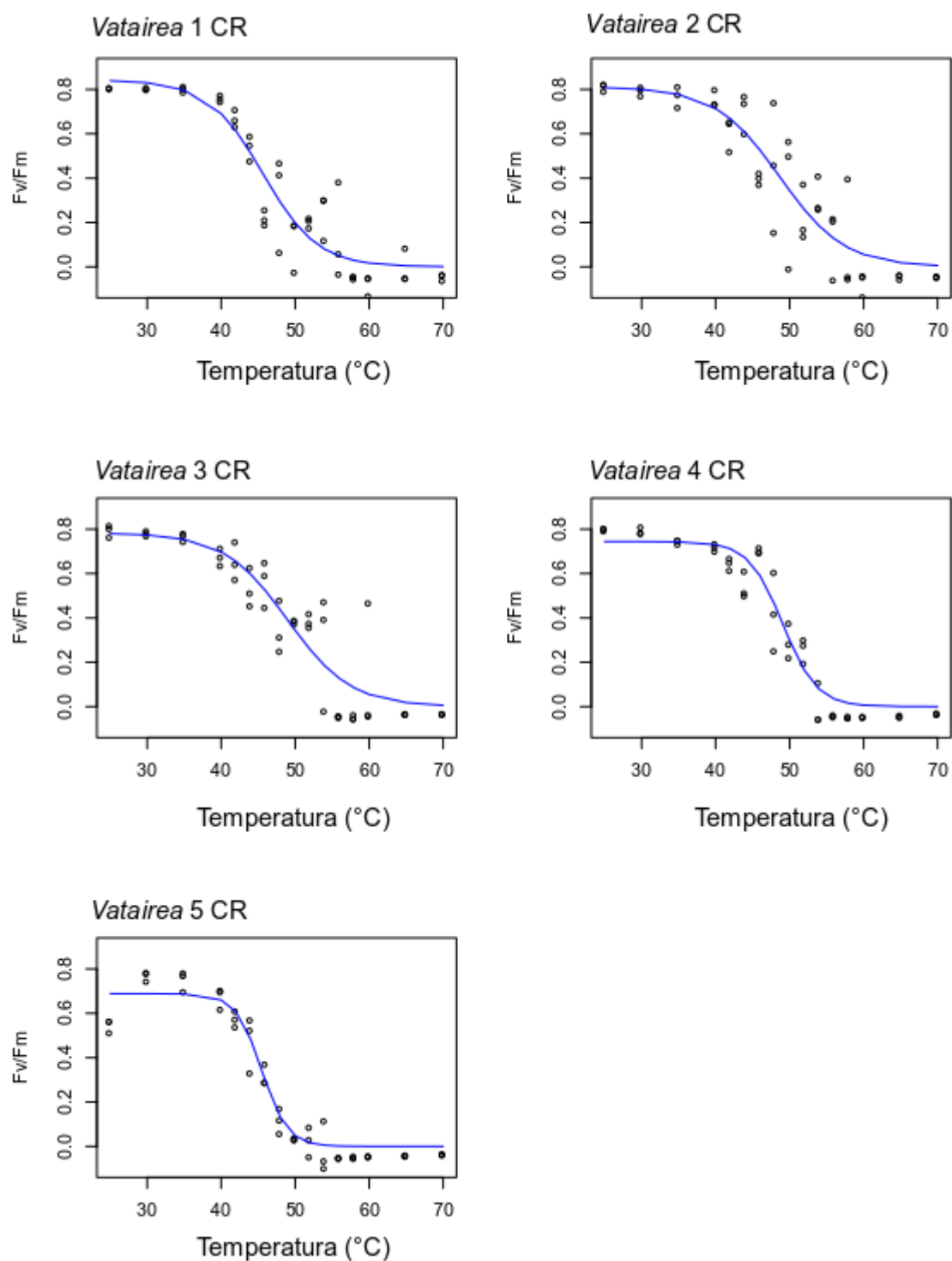


Figura S7. Variação da relação F_v/F_m de *Vatairea macrocarpa* crescendo em um cerrado rupestre na transição Amazônia-Cerrado.

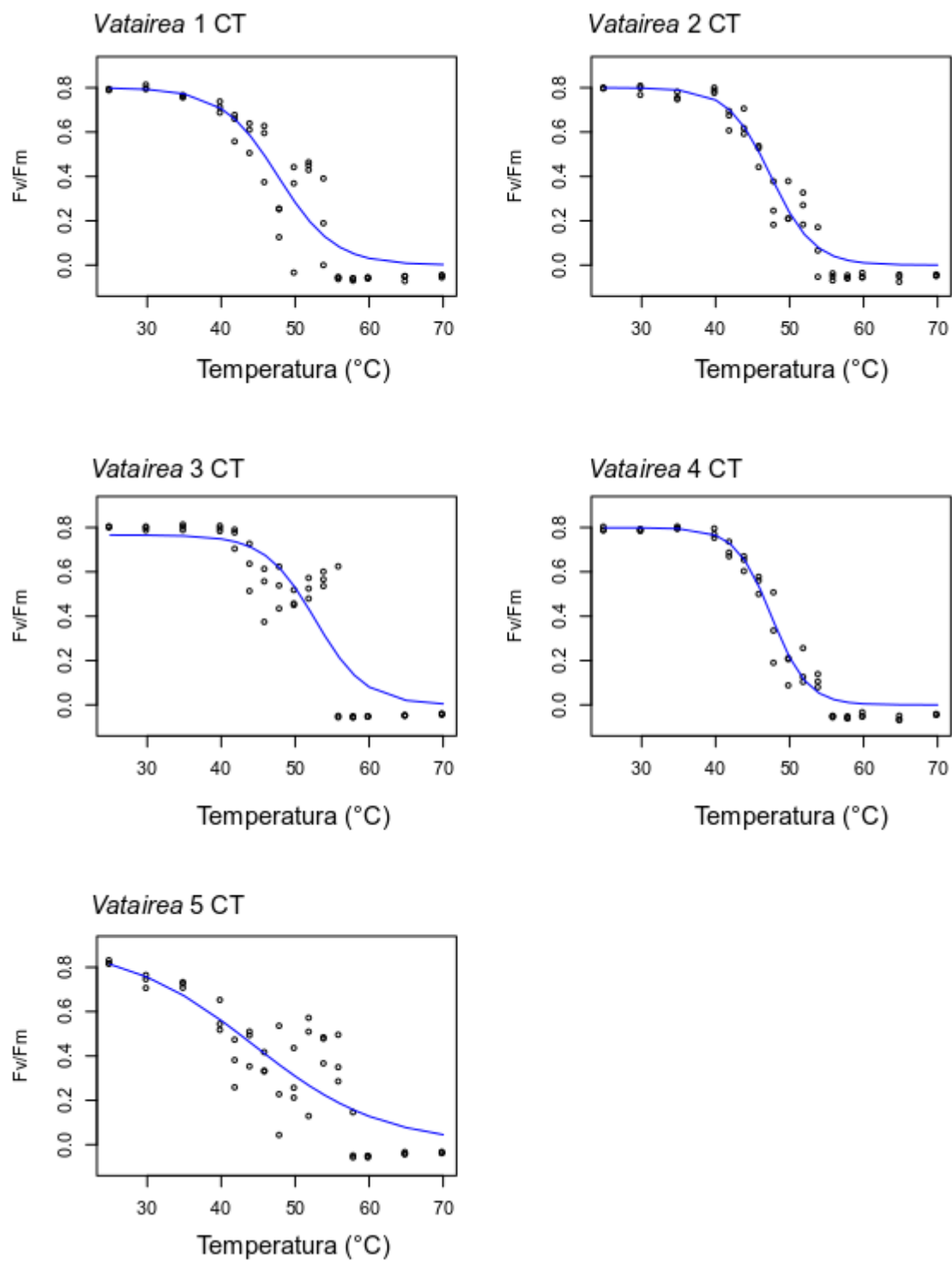


Figura S8. Variação da relação F_v/F_m de *Vatairea macrocarpa* crescendo em um cerrado típico na transição Amazônia-Cerrado.

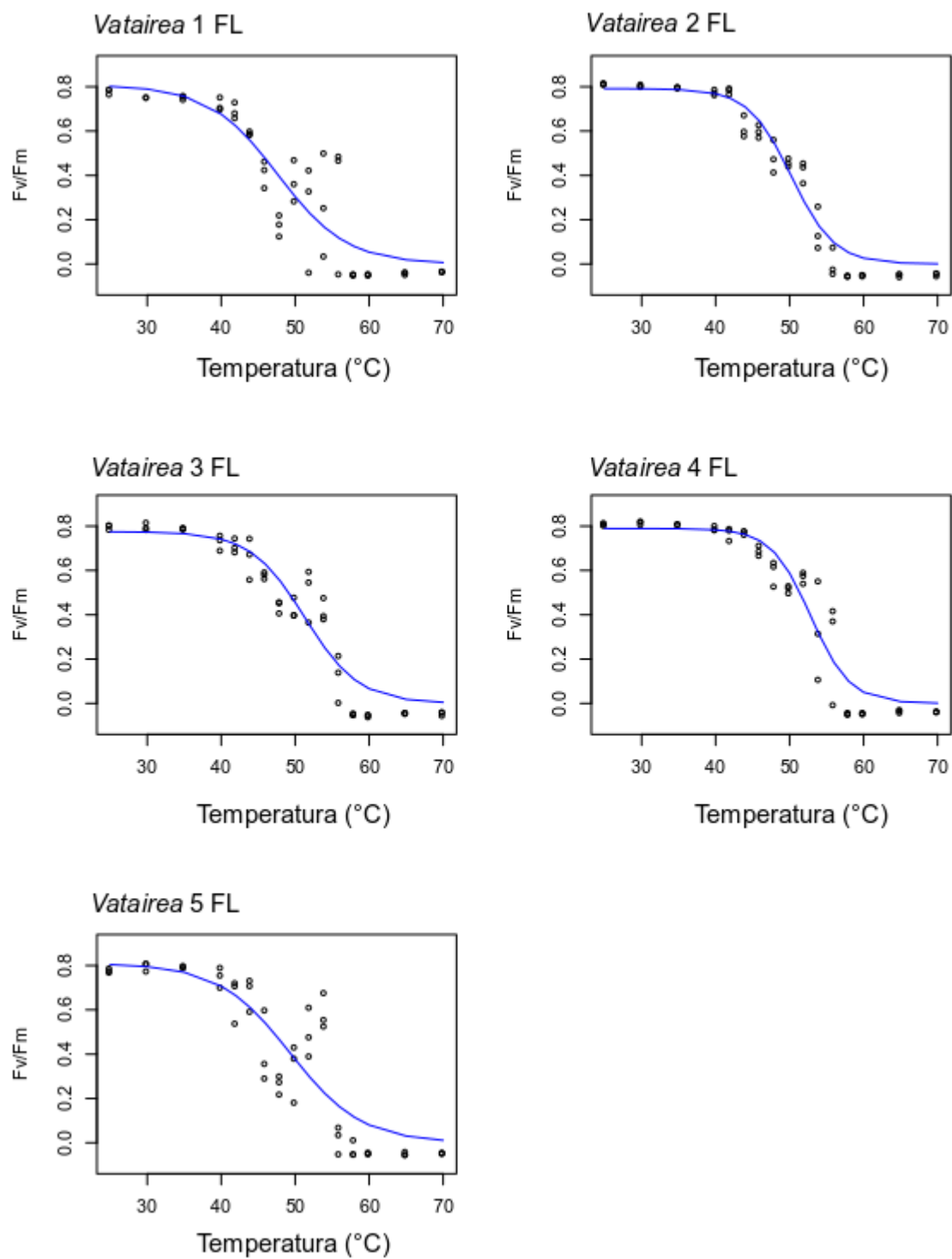


Figura S9. Variação da relação F_v/F_m de *Vatairea macrocarpa* crescendo em uma floresta na transição Amazônia-Cerrado.

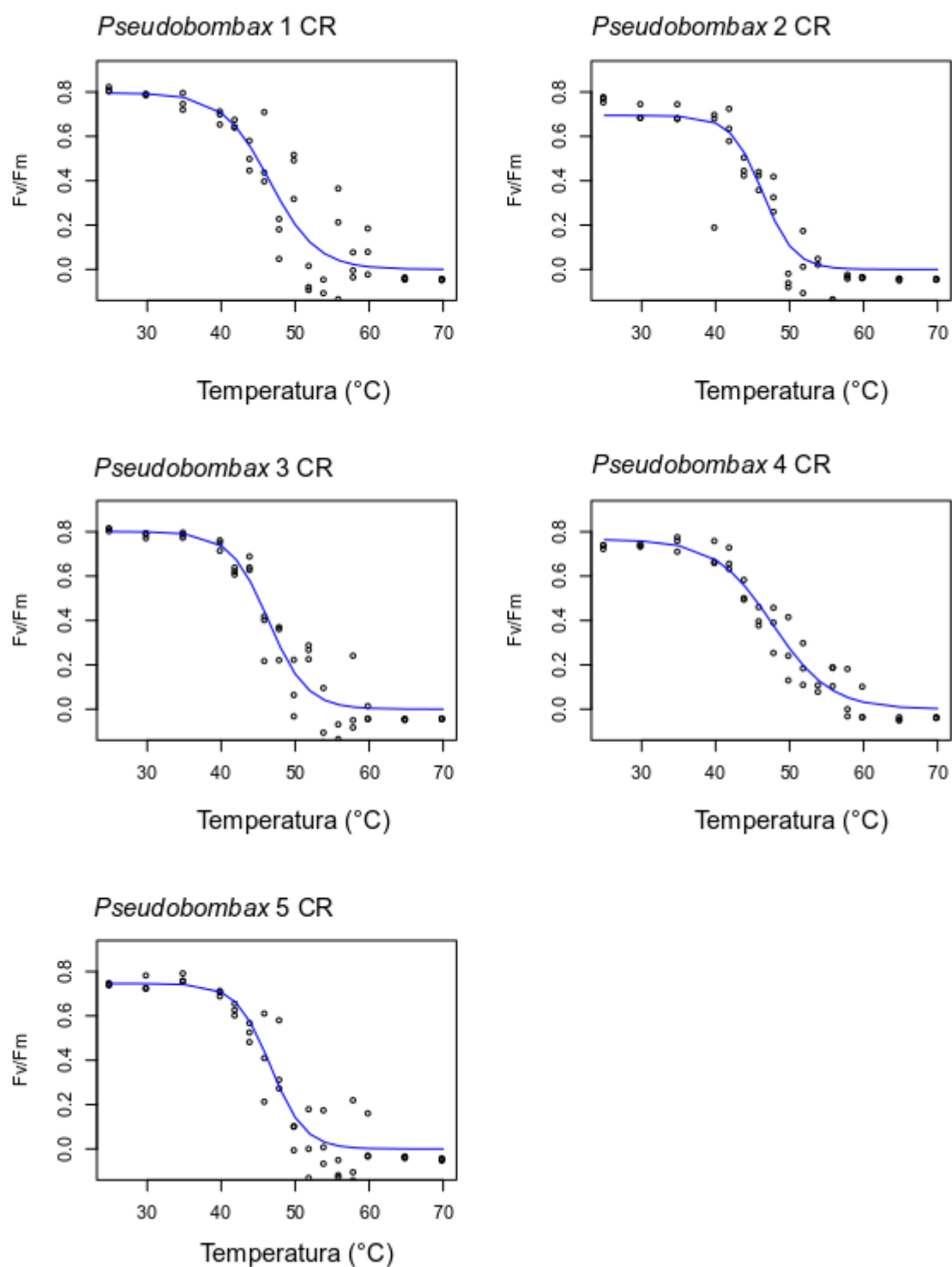


Figura S10. Variação da relação F_v/F_m de *Pseudobombax longiflorum* crescendo em um cerrado rupestre na transição Amazônia-Cerrado.

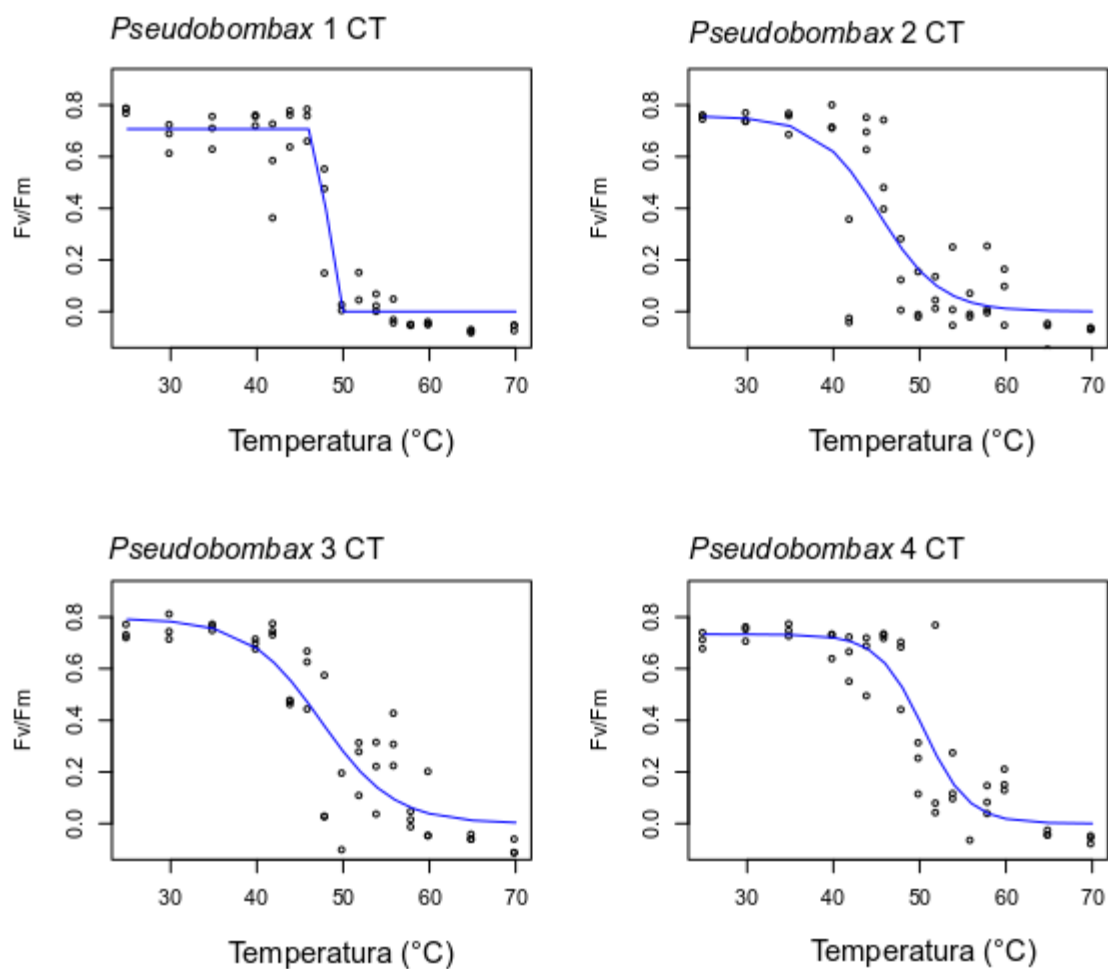


Figura S11. Variação da relação F_v/F_m de *Pseudobombax longiflorum* crescendo em um cerrado típico na transição Amazônia-Cerrado.

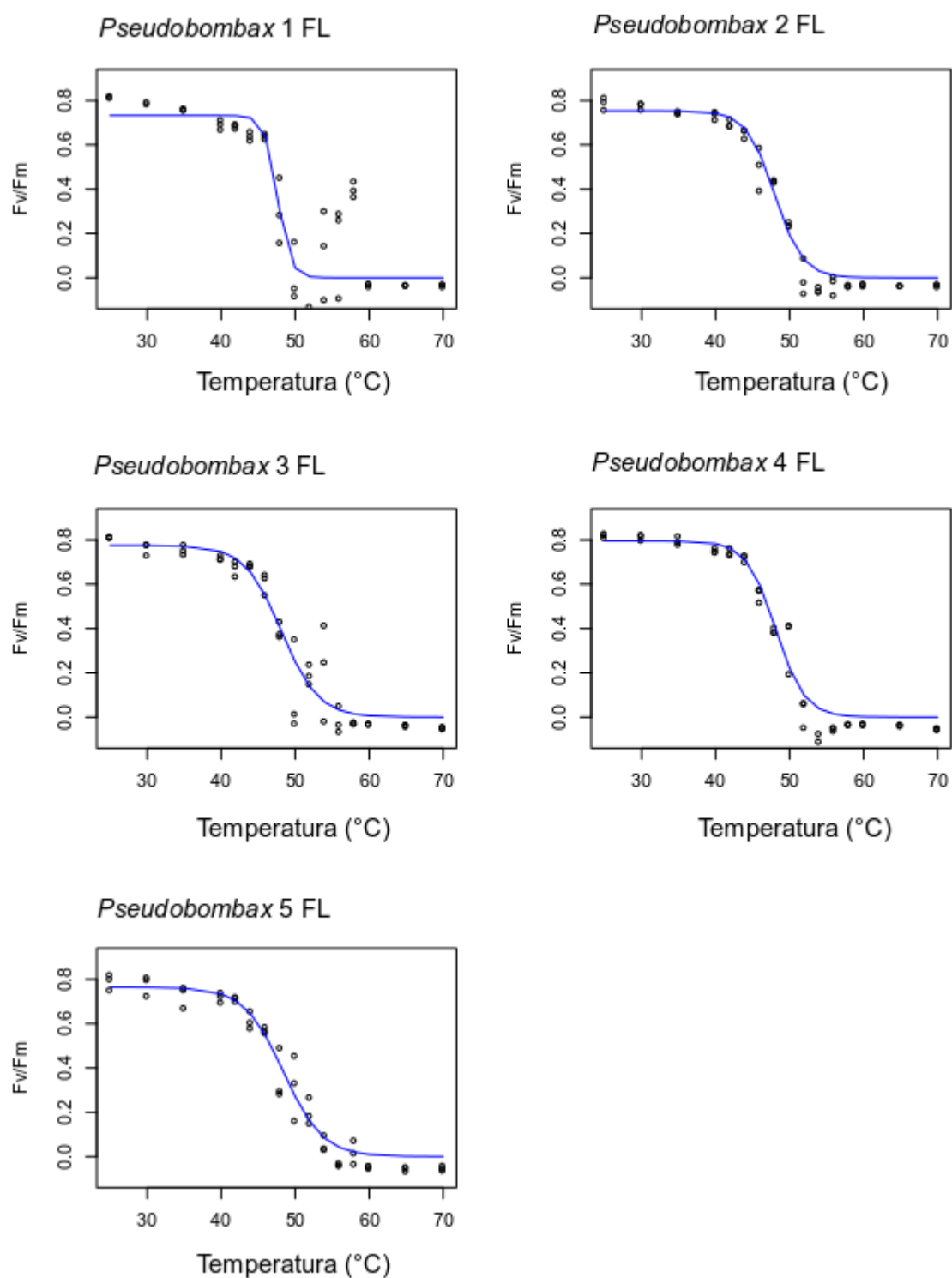


Figura S12. Variação da relação F_v/F_m de *Pseudobombax longiflorum* crescendo em uma floresta na transição Amazônia-Cerrado.

CAPÍTULO 2 - A PLASTICIDADE FENOTÍPICA PODE CONTRIBUIR COM A SOBREVIVÊNCIA DE ÁRVORES SOB CONDIÇÕES CLIMÁTICAS FUTURAS

A ser submetido para publicação no periódico: *Plant Biology*

RESUMO

Explorar os impactos das tensões abióticas sobre as árvores é importante para compreendermos os processos evolutivos que operam na biodiversidade e as implicações que as mudanças climáticas futuras representarão nos ecossistemas. A capacidade das espécies em ajustar seus atributos funcionais por meio da plasticidade fenotípica determinará seu sucesso em persistir e ocupar nosso planeta no futuro. Aqui investigamos as diferenças intraespecíficas nos atributos funcionais de espécies coocorrentes em três fitofisionomias na transição Amazônia-Cerrado e verificamos quais pressões seletivas estão atuando na diversidade morfológica, anatômica e estrutural dessas espécies. Indivíduos de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne, *Qualea parviflora* Mart., *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke. e *Pseudobombax longiflorum* (Mart.) A. Robyns foram avaliados em duas savanas neotropicais (cerrado rupestre e cerrado típico) e uma formação florestal (cerradão). Amostramos cinco indivíduos de cada espécie em cada área, coletamos mais de 400 amostras de folhas e avaliamos 14 atributos funcionais. Além disso, analisamos algumas variáveis microclimáticas nas vegetações. Verificamos que algumas espécies, como *H. stigonocarpa* e *Q. parviflora*, apresentam plasticidade em suas combinações de atributos funcionais, como o comprimento do pecíolo e as dimensões estomáticas, e apesar das áreas avaliadas serem muito próximas umas das outras, as árvores se mostraram capazes de se ajustar ao meio. Também evidenciamos que as árvores das mesmas espécies crescendo em distintas vegetações sofrem diferentes pressões seletivas, como temperatura e intensidade de luz, as quais promovem uma divergência funcional e alteração das estratégias ecológicas, onde indivíduos que crescem em savanas investiram em armazenar recursos, tolerar a seca e o aumento das temperaturas, enquanto aqueles localizados na floresta optaram em adquirir mais recursos para aumentar a produtividade.

Palavras-chave: atributos funcionais; condições ambientais; estratégias ecológicas; região tropical; mudanças climáticas; transição Amazônia-Cerrado.

Abstract

Exploring the impacts of abiotic stresses on trees is important to understand the evolutionary processes that operate on biodiversity and the implications that future climate change will represent in ecosystems. The ability of species to adjust their functional attributes through phenotypic plasticity will determine their success in persisting and occupying our planet in the future. Here we investigated the intraspecific differences in the functional attributes of coocurrent species in three phytophysionomies in the Amazon-Cerrado transition and verify which selective pressures are acting on the morphological, anatomical and structural diversity of these species. Individuals of *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne, *Qualea parviflora* Mart., *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke. e *Pseudobombax longiflorum* (Mart.) A. Robyns were evaluated in two neotropical savannas (rocky and typical cerrado) and a forest formation (cerradão). We sampled five individuals of each species in each area, collected more than 400 leaf samples and evaluated 14 functional attributes. In addition, we analyzed some microclimate variables in the vegetations. We found that some species, such as *H. stigonocarpa* and *Q. parviflora*, were plastic in their combinations of functional attributes, such as the length of the petiole and stomatal dimensions, and despite the evaluated areas are very close to each other, the trees were able to adjust to the environment. We also show that trees of the same species growing in different vegetation are subject to different selective pressures, such as temperature and light intensity, which promote functional divergence and generates changes in ecological strategies, where individuals growing in savannas invested in resources storage, tolerating drought and rising temperatures, while those located in the forest choose to acquire more resources to increase the productivity.

Keywords: functional attributes; environmental conditions; ecological strategies; tropical region; climate change; Amazonia-Cerrado transition.

1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas em curso e futuras são consideradas dentre as principais ameaças à conservação da biodiversidade (Yu et al. 2019), sendo esperado que seus impactos e consequências diretas levarão a perdas globais na biodiversidade, no estoque de carbono e nos serviços ecossistêmicos (Allen et al. 2010; Collins et al. 2013; Law, 2014; IPCC, 2019). A previsão é o aumento dos riscos de mortalidade de espécies tropicais,

boreais e temperadas (Van Mantgem et al. 2007; Phillips et al. 2009; Peng et al. 2011; McDowell 2018), que já são sensíveis ao clima atual e poderão ser ainda mais vulneráveis no futuro. O clima em mudança tem provocado alterações fora dos limites fisiológicos aos quais as plantas estão adaptadas (Shaw & Etterson 2012) e gerado efeitos negativos que comprometem a sobrevivência e a persistência ao longo do tempo (Becklin et al. 2016), causando, por exemplo, a redução da fotossíntese líquida (Lin et al. 2012), o aumento da respiração mitocondrial (Peñuelas & Llusà 2002), a inibição e desativação da Rubisco (Hozain et al. 2009), danos térmicos (Krause et al. 2010) e falhas na condutividade hidráulica (Klein et al. 2018).

A combinação de efeitos aditivos de eventos extremos de seca com aumentos de temperatura é a preocupação atual dos pesquisadores (Bussotti et al. 2015; Fontes et al. 2018) que buscam entender as respostas ecofisiológicas das espécies (Jenouvrier et al. 2019; Stovall et al. 2019) frente às mudanças climáticas antropogênicas (Anderson et al. 2012). Nesse contexto, surgem preocupações ainda maiores como, por exemplo, a capacidade das espécies de se adaptarem rapidamente às mudanças climáticas (Burrows et al. 2011; Dawson et al. 2011; Hoffmann & Sgrò 2011), especialmente para as plantas, que são organismos sésseis (Nicotra et al. 2010).

Desta forma, a plasticidade fenotípica, que é a capacidade das espécies em ajustar suas características funcionais face as diferentes condições ambientais (Valladares et al. 2006), pode ajudar as espécies a lidar com as alterações climáticas futuras. Além da plasticidade fenotípica, a adaptação (Nicotra et al. 2010; Matesanz & Valladares 2014) também pode contribuir com a persistência das espécies (Franks et al. 2014) e esses mecanismos poderão determinar quais espécies permanecerão e ocuparão nosso planeta no futuro (Alberto et al. 2013; Souza et al. 2018). Portanto, os padrões de plasticidade fenotípica serão essenciais para prevermos as alterações na distribuição das espécies, composição da comunidade e produtividade das culturas frente à novas condições climáticas (Van Kleunen & Fischer 2007; Lande 2009; Nicotra et al. 2010). Além disso, a plasticidade fenotípica representa um fator preponderante para evitar declínios populacionais (Chevin & Lande 2010), visto que essa característica interfere na tolerância a fatores ambientais e gera distintas respostas que permitem as espécies ocuparem diferentes habitats (Ackerly 2000). Em particular, a variação ambiental induz alterações nas características funcionais das plantas (Anderson & Gezon 2015; Lázaro-Nogal et al. 2015; Niinemets 2016), tanto em nível morfológico (Capuzzo et al. 2012), anatômico (Rossatto & Kolb 2010, 2012; De Paula et al. 2018) e fisiológico (Rossatto et al. 2010).

Nesse cenário de condições ambientais contrastantes, sabemos que as savanas e as florestas estão expostas a diferentes pressões ambientais (Hoffmann & Franco 2008) que impõem restrições à distribuição das espécies (Capuzzo et al. 2012). Nas savanas as plantas estão expostas a altos níveis de irradiação e elevada temperatura (Franco & Lüttgue 2002), solo pobre em nutrientes (Haridasan 2008), seca sazonal (Franco 2002) e a presença de fogo (Hoffmann et al. 2003). Em contrapartida, as florestas estão associadas a solos com maior quantidade de água e nutrientes (Marimon-Junior & Haridasan 2005). São caracterizadas por plantas de maior porte, que formam um dossel contínuo, com copa densa que ajuda a reduzir a irradiação solar e temperatura recebida (Marimon et al. 1998; Franczak et al. 2011; Reis et al. 2015), diminuindo também o risco de queimada pela redução do material combustível disponível.

A plasticidade fenotípica de algumas espécies tropicais é conhecida para a região central do Bioma Cerrado (Rossatto & Kolb 2010; Capuzzo et al. 2012). Até o momento, pouco sabemos sobre os fatores ambientais que afetam as características funcionais das plantas na borda sul-Amazônica. Também ainda é incompreendido como a diversidade morfológica, anatômica, estrutural e fisiológica de espécies coocorrentes se comportam em um gradiente savana-floresta na maior e mais diversa transição entre biomas do planeta, a Amazônia e o Cerrado (Marimon et al. 2014; Marques et al. 2019). Portanto, propomos (1) investigar as diferenças nas características funcionais a nível intrapopulacional das espécies coocorrentes em um gradiente savana-floresta; e (2) evidenciar quais pressões seletivas estão atuando na diversidade morfológica, anatômica e estrutural das espécies coocorrentes em vegetações de savanas e floresta. Para elucidar como as plantas são capazes de lidar com as condições ambientais, levantamos a hipótese que as espécies que conseguem ocorrer em ambos ambientes devem apresentar significativa plasticidade fenotípica. Além disso, esperamos que características funcionais historicamente vantajosas em locais de maior incidência de luz, alta temperatura e baixa disponibilidade hídrica serão favorecidas em vegetações de savanas. Por outro lado, as características funcionais vantajosas em locais de menor incidência de luz, baixa temperatura e alta disponibilidade hídrica serão encontradas em vegetação de floresta (Rossatto et al. 2010; Rossatto & Kolb 2010, 2012; Capuzzo et al. 2012; Souza et al. 2015).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e descrição das espécies

Realizamos o estudo no Parque Municipal do Bacaba (PMB) ($14^{\circ} 41' 09''$ S e $52^{\circ} 20' 09''$ W), uma unidade de conservação que apresenta 500 ha, no município de Nova Xavantina, estado de Mato Grosso, Brasil (Figura 1), inserido na região de transição entre os biomas Amazônia e Cerrado (Marimon-Junior & Haridasan 2005). O clima da região apresenta sazonalidade marcante com dois períodos bem definidos, um chuvoso (outubro a março) e outro seco (abril a setembro), sendo do tipo Aw, conforme a classificação de Köppen (Alvares et al. 2013), com pluviosidade média anual de 1.500 mm, temperatura média mensal de 25°C e altitude média de 340 m a.n.m (Marimon et al. 2010).

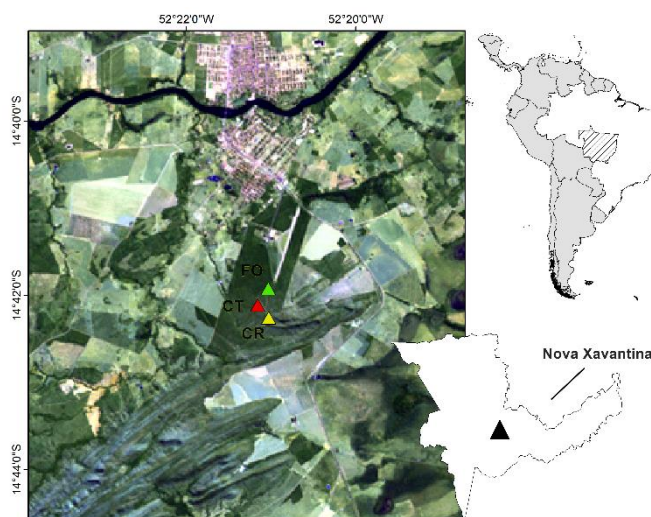


Figura 1. Localização da área de estudo no Parque Municipal do Bacaba, município de Nova Xavantina, estado de Mato Grosso, Brasil. As vegetações avaliadas foram: cerrado rupestre (triângulo amarelo), cerrado típico (vermelho) e floresta (verde).

O cerrado típico (CT) ocupa 154 ha do PMB, é uma fitofisionomia savânica composta por uma cobertura vegetal de menor porte, com árvores espaçadas entre si e também apresenta um estrato rasteiro denso (Mews et al. 2011; Gomes et al. 2016). Geralmente, ocorre sobre Latossolos e Neossolos Quartzarênicos profundos, bem drenados, distróficos, ácidos e álicos (Marimon-Junior & Haridasan 2005). Em contrapartida, o cerrado rupestre (CR) ocupa cerca de 6% da área do PMB, em solos rasos e com presença de afloramentos rochosos, do tipo Neossolo Litólicos. Nesse ambiente as árvores se fixam nas aberturas entre as rochas, onde ocorrem acúmulo e decomposição de matéria orgânica e deposição de areia resultante do intemperismo das rochas (Marachaiques

et al. 2011; Gomes et al. 2016). O cerrado rupestre apresenta flora com elevado grau de endemismo (Alves & Kolbek 2010) e muitas espécies ameaçadas de extinção (Mendonça & Lins 2000). O cerradão (FO) é uma fitofisionomia florestal, apresenta árvores de grande porte, camada de serapilheira espessa (Marimon et al. 1998; Franczak et al. 2011; Reis et al. 2015) e pode ocorrer em solos distróficos ou mesotróficos, e sua composição florística é variável de acordo com a fertilidade do solo (Marimon-Junior & Haridasan 2005).

Selecionamos quatro espécies coocorrentes (*Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne – Fabaceae, *Qualea parviflora* Mart. - Vochysiaceae, *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke. - Fabaceae, *Pseudobombax longiflorum* (Mart.) A.Robyns - Malvaceae) em vegetações de savana (cerrado rupestre e cerrado típico) e uma floresta (cerradão) no PMB. Essas espécies apresentam extensa distribuição geográfica, caracterizam três importantes famílias botânicas do Bioma Cerrado (Ratter et al. 2006), além de apresentarem maior índice de valor de importância nas vegetações avaliadas, o qual considera a densidade, frequência e dominância relativa (Reis et al. 2015; Gomes et al. 2016). Para cada espécie selecionamos cinco indivíduos por vegetação, totalizando 15 indivíduos por espécie.

2.2 Parâmetros morfológicos e anatômicos foliares

Para cada indivíduo de cada espécie selecionamos oito folhas, das quais cinco foram utilizadas para a caracterização morfológica e três folhas para as determinações anatômicas (Tabela 1S). Como critério de padronização, coletamos folhas totalmente expandidas, expostas em pleno sol e isentas de agentes patogênicos. Posteriormente, acondicionamos as folhas em sacos de papel e as levamos para análise nos laboratórios de Ecologia Vegetal e de Microscopia do *Campus* de Nova Xavantina-MT.

Medimos a espessura da folha, área foliar específica (razão entre a área foliar e a massa seca da folha) e o conteúdo de massa de água na folha para cada espécie. Determinamos a espessura das folhas frescas com um micrômetro digital eletrônico e as digitalizamos com um *scanner* para calcularmos a área foliar específica (Abràmoff et al. 2004). Estimamos o peso úmido das folhas com uma balança de precisão, em seguida acondicionamos em sacos de papel e levamos para estufa a 60 °C, e a partir de 72 h determinamos o peso seco. O teor de água na folha foi calculado como a razão entre os pesos úmido e seco.

Para a caracterização anatômica usamos o método de impressão da superfície foliar com silicone de condensação de alta tecnologia de moldagem (Speedex), como proposto

por Weyers & Johansen (1985). Posteriormente, usamos esmalte incolor para fazer a impressão do molde em lâminas e levamos a um microscópio óptico (Zeiss Primo Star), com câmera acoplada, para visualização dos estômatos e tricomas. Tomamos as medidas estomáticas sob a amplificação microscópica de 10x tendo selecionado 10 campos aleatoriamente por folha; em seguida processamos as imagens com o software ImageJ (Abràmoff et al. 2004).

Calculamos a densidade estomática, para cada indivíduo, como a média do número de estômatos contados nos mesmos campos de visão registrados anteriormente, e posteriormente estimamos as densidades, comprimentos e larguras estomáticas médios por espécie, sendo mensurados 25 complexos estomáticos por indivíduo. Medimos o comprimento da célula-guarda (“L” em μm), a largura do par de células-guarda (“W”, em μm), o tamanho do estômato (“S”, estimado como $S = L * W$, de acordo com Franks et al. 2009 e Franks et al. 2012) e a área máxima do poro estomático (“ a_{max} ”, em μm^2). Calculamos a área máxima do poro estomático como $a_{\text{max}} = \alpha * S$, sendo $\alpha = 0,12$ (Franks & Beerling 2009). Medimos a densidade dos tricomas (quando presentes) como a média do número de tricomas contados nos mesmos campos de visão registrados anteriormente e estimamos as densidades.

Para cada uma das três folhas descritas acima retiramos uma amostra de 2 x 2 cm da porção mediana do limbo foliar e empregamos um corte transversal a mão livre. Fixamos o fragmento foliar em um pecíolo entreaberto de embaúba (*Cecropia* sp.) e cortamos a mão livre com auxílio de uma lâmina de barbear. Posteriormente, armazenamos as amostras em placas de Petri e com auxílio de uma pipeta de Pasteur adicionamos 3 ml de hipoclorito de sódio, e aguardamos de 5 a 10 minutos até as amostras se tornarem translúcidas. Em seguida, enxaguamos três vezes com água destilada e coramos as amostras com uma proporção de 50% de azul de metileno e 50% de safranina. Fotografamos as lâminas com uma câmera acoplada a um microscópio óptico, selecionando aleatoriamente 10 campos de cada folha com o aumento da objetiva de magnificação de 10x para avaliar as espessuras da cutícula adaxial, da epiderme adaxial, e dos parênquimas paliçádico e esponjoso (Roeser 1962).

2.3 Estimativas de atributos de crescimento e medições de parâmetros microclimáticos

Medimos a altura (m) e o diâmetro (cm) de cinco indivíduos por espécie em cada vegetação, totalizando 60 indivíduos, sendo que nas fitofisionomias savânicas (CT e CR) o diâmetro foi medido a 0,3 m e na floresta (FO) a 1,3 m do solo.

Utilizamos um medidor de variáveis microclimáticas (Kestrel 3500), para medirmos a temperatura do ar (T_A) e a umidade do ar (U_A) e um medidor de luz (LI-250A) para mensurar a luz incidente em cada vegetação (I_L). Realizamos essas medidas entre os meses de janeiro e março (período chuvoso) em horários pré-definidos ao longo do dia (8:00, 10:00, 12:00, 14:00 e 16:00).

2.4 Análises estatísticas

Antes das análises testamos a normalidade e homocedasticidade dos dados utilizando os testes de Shapiro-Wilk e Levene (Levene 1961; Shapiro-Wilk 1965). Para averiguar se a umidade e a temperatura do ar e a incidência de luz discerniam entre as vegetações, utilizamos a análise de variância univariada (ANOVA) individualmente para cada variável. Para avaliar se os atributos funcionais das espécies diferiam entre as formações savânicas e a floresta usamos uma ANOVA, separadamente para cada espécie. Subsequentemente adotamos testes *post-hoc* de Tukey, para testar as divergências dos atributos funcionais de cada espécie entre as vegetações. Também realizamos uma análise de componentes principais (PCA) para verificar quais atributos funcionais estavam associados com as distintas vegetações e as espécies.

Para compreender a distribuição da variação de cada característica, utilizamos distintos modelos lineares mistos, ajustando os modelos separados para cada característica (Rosas et al. 2019). Primeiramente, vegetação, espécies e indivíduos foram introduzidos como fatores aleatórios aninhados para avaliar como a variação das características foi distribuída entre os diferentes níveis de organização. Todas as análises dos dados foram executadas utilizando o programa R, versão 3.6.1 (R Core Team 2019) com nível de significância de 5%.

3. RESULTADOS

3.1 Variáveis microclimáticas

As variáveis microclimáticas variaram significativamente entre as vegetações de savanas e a floresta (Figura 2). Os valores de umidade do ar (U_A) foram maiores e

similares em ambientes mais fechados (FO e CT) e menores em ambiente mais aberto e rochoso (CR, $P < 0,0001$). Os valores de temperatura do ar (T_A) foram maiores em ambientes savânicos (CT e CR) e menores na floresta ($P < 0,0001$). Os valores de incidência de luz (I_L) foram maiores em ambiente totalmente exposto à luz e com menor umidade do ar (CR) e menores e similares em ambientes mais sombreados e fechados (CT e FO, $P < 0,0001$, Figura 2).

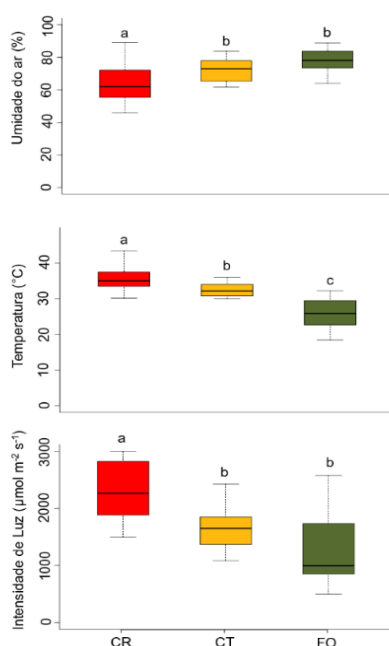


Figura 2. Variação da umidade do ar (U_A), temperatura (T_A) e intensidade de luz (I_L) entre as vegetações savânicas, representadas por cerrado rupestre (CR), cerrado típico (CT) e a floresta (FO) na transição Amazônia-Cerrado. Os boxplots representam (medianas e intervalos de confiança) e as diferentes letras minúsculas denotam diferenças significativas (ANOVA, $P < 0,05$).

3.2 Atributos funcionais de árvores da transição Amazônia-Cerrado

Atráves do componente principal 1 (PC1) verificamos a formação de dois grupos de espécies por aproximação das semelhanças entre os atributos funcionais, o primeiro representado por *Hymenaea stigonocarpa* e *Pseudobombax longiflorum* e o segundo por *Qualea parviflora* e *Vatairea macrocarpa* (Figura 3, Tabela 2S). O PC1 explicou 33% da variabilidade e os principais atributos funcionais correlacionados foram MAF, DET e DEE (Tabela 2S).

Por meio do componente principal 2 (PC2) verificamos a separação das três vegetações, com clara distinção entre aquelas com condições ambientais extremas como o cerrado rupestre (solo raso e rochoso, alta temperatura e intensa incidência de luz) e a

floresta (solo profundo, baixa incidência de luz e alta umidade), enquanto o cerrado típico ocupou a posição intermediária. O PC2 resumiu 28,7% da variabilidade e os principais atributos funcionais correlacionados foram AFE, COP e ALA (Tabela 2S).

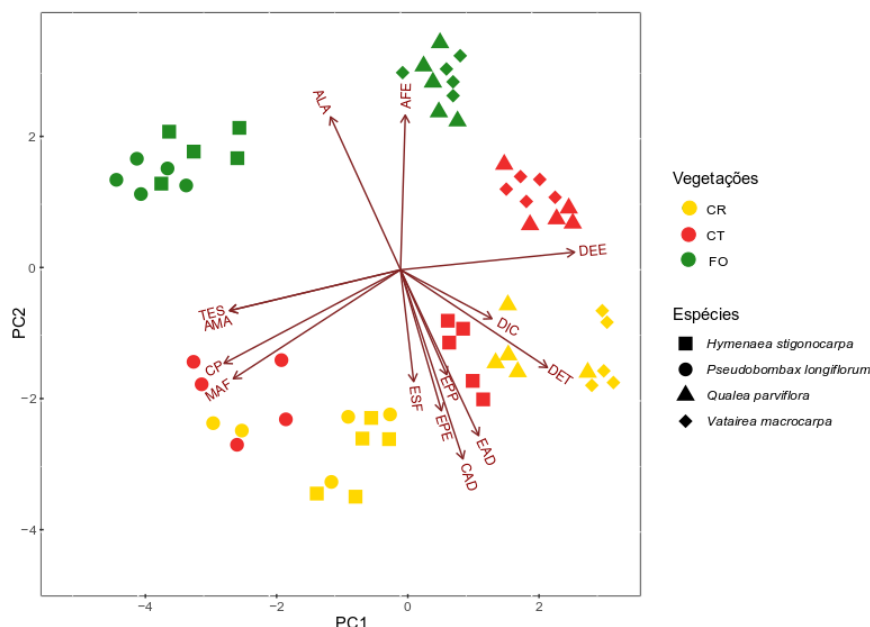


Figura 3. Análise de componentes principais (PCA) relacionando os atributos funcionais de algumas espécies de árvores da transição Amazônia-Cerrado, coocorrentes em cerrado rupestre (CR), cerrado típico (CT) e Floresta (FO). Altura da árvore (ALA), diâmetro do caule (DIC), abertura máxima do poro estomático (AMA), tamanho de estômatos (TES), densidade de estômatos (DDE), densidade de tricomas (DET), espessura do parênquima esponjoso (EPE), espessura do parênquima paliádico (EPP), espessura da epiderme adaxial (EAD), espessura da cutícula adaxial (CAD), comprimento do pecíolo (COP), espessura da folha (ESF), conteúdo de massa de água foliar (MAF) e área foliar específica (AFE). A PCA explicou 61,7% da variação total dos dados nos dois primeiros eixos.

3.3 Variabilidade dos atributos funcionais das espécies avaliadas em diferentes níveis organizacionais

Para a maioria dos atributos funcionais avaliados, as maiores variações foram atribuídas às diferenças entre o tipo de vegetação e entre as espécies (Figura 4). Entre 10 a 85% da variação explicada pelas diferenças do tipo vegetação esteve relacionada com a densidade de tricomas, 30% com os parênquimas paliádico e esponjoso e entre 42 a 85% para a área foliar específica, altura das árvores e as espessuras da cutícula e da epiderme adaxial. Em contrapartida, as espécies explicaram de 9 a 92% da variabilidade dos atributos funcionais, sendo que para o diâmetro do caule, abertura máxima dos estômatos, tamanho dos estômatos, densidade de estômatos e o conteúdo de massa de água foliar foi entre 51 a 91% (Figura 4).

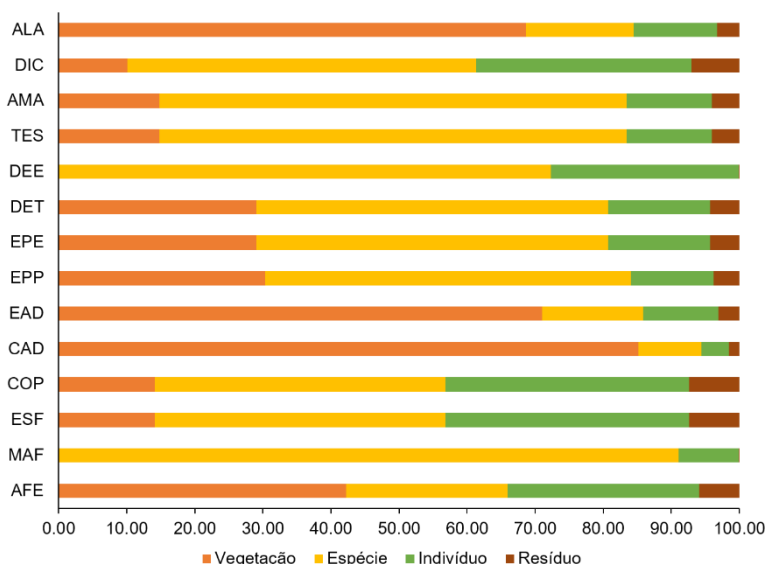


Figura 4. Particionamento de variância dos modelos lineares aninhados dos atributos funcionais das árvores de algumas espécies na transição Amazônia-Cerrado. Altura da árvore (ALA), Diâmetro do caule (DIC), Abertura máxima do poro estomático (AMA), Tamanho de estômatos (TES), Densidade de estômatos (DEE), Densidade de tricomas (DET), Espessura do parênquima esponjoso (EPE), Espessura do parênquima paliádico (EPP), Espessura da epiderme adaxial (EAD), Espessura da cutícula adaxial (CAD), Comprimento do pecíolo (COP), Espessura da folha (ESF), Conteúdo de massa de água foliar (MAF) e Área foliar específica (AFE). Todos os dados foram transformados (log-10) antes da análise.

3.4 Comparações intraespecíficas dos atributos funcionais

Em geral, os valores dos atributos funcionais variaram muito entre os indivíduos da mesma espécie, sendo maiores nos ambientes abertos (CR e CT) e menores no ambiente mais fechado e sombreado (FO, Figuras 5 e 6). Verificamos que os valores da área foliar específica (AFE), são maiores para os indivíduos da floresta e os valores de conteúdo de massa de água foliar (MAF) são maiores para os indivíduos do cerrado rupestre e cerrado típico. No entanto, para os indivíduos de *Vatairea macrocarpa* os valores de MAF não diferiram estatisticamente (Figura 5). O comprimento do pecíolo (COP) variou muito entre os indivíduos, exceto para *V. macrocarpa*. Os valores de COP para os indivíduos de *Qualea parviflora* foram maiores no cerrado rupestre, ao passo que para *Hymenaea stigonocarpa* e *Pseudobombax longiflorum* foram maiores na floresta e menores nas savanas aqui representadas por cerrado rupestre e cerrado típico (Figura 5).

Notamos que a espessura das folhas (ESF), também variou significativamente entre os indivíduos das savanas e da floresta (Figura 5), sendo que todos os indivíduos que ocorreram no cerrado rupestre apresentaram valores de ESF maiores comparados aos indivíduos das mesmas espécies no cerrado típico e na floresta ($P < 0,0001$; Figura 5). Também descobrimos que todos os indivíduos das formações savânicas apresentaram

valores maiores de espessuras da cutícula (CAD) e epiderme adaxial (EAD), dos parênquimas paliçádico (EPP) e esponjoso (EPE), quando comparados aos indivíduos das mesmas espécies na floresta ($P < 0,0001$; Figuras 5 e 6).

Observamos que os valores de densidade de tricomas (DET) são maiores para os indivíduos das formações savânicas (Figura 6). Registramos uma exceção para *V. macrocarpa*, cujos valores de DET no cerrado típico e na floresta foram similares e menores, enquanto os valores maiores foram registrados para os indivíduos do cerrado rupestre (Figura 6). A densidade de estômatos (DEE) variou muito entre os indivíduos, exceto para *H. stigonocarpa*. Para *Q. parviflora* e *V. macrocarpa* os valores de DEE foram maiores para os indivíduos das savanas e menores para as mesmas espécies da floresta, ao passo que para *P. longiflorum* os valores de DEE foram maiores na floresta e menores nas savanas (Figura 6).

O tamanho dos estômatos (TES) também variou amplamente entre os indivíduos das savanas comparados às mesmas espécies da floresta ($P < 0,0001$; Figura 6). Para *Q. parviflora* os maiores valores foram registrados no cerrado rupestre e os menores no cerrado típico e na floresta, ao passo que para *V. macrocarpa* e *P. longiflorum* os maiores valores foram na floresta e os menores nas savanas. Entretanto, para *H. stigonocarpa* os valores de TES foram maiores e similares entre os indivíduos do cerrado típico e da floresta e menores para os indivíduos do cerrado rupestre. Além disso, verificamos que todos os indivíduos da floresta apresentaram valores de abertura máxima dos estômatos (AMA) maiores quando comparados aos indivíduos das mesmas espécies no cerrado rupestre e cerrado típico (Figura 6).

Constatamos que os valores de altura das árvores (ALA) são maiores para todos os indivíduos de todas as espécies na floresta e menores para as mesmas espécies que crescem no cerrado rupestre e cerrado típico (Figura 6). Em contrapartida, todos os indivíduos de *Q. parviflora*, *H. stigonocarpa* e *P. longiflorum* do cerrado típico e do cerrado rupestre apresentaram valores de diâmetro do caule (DIC) maiores em comparação com as mesmas espécies da floresta (Figura 6).

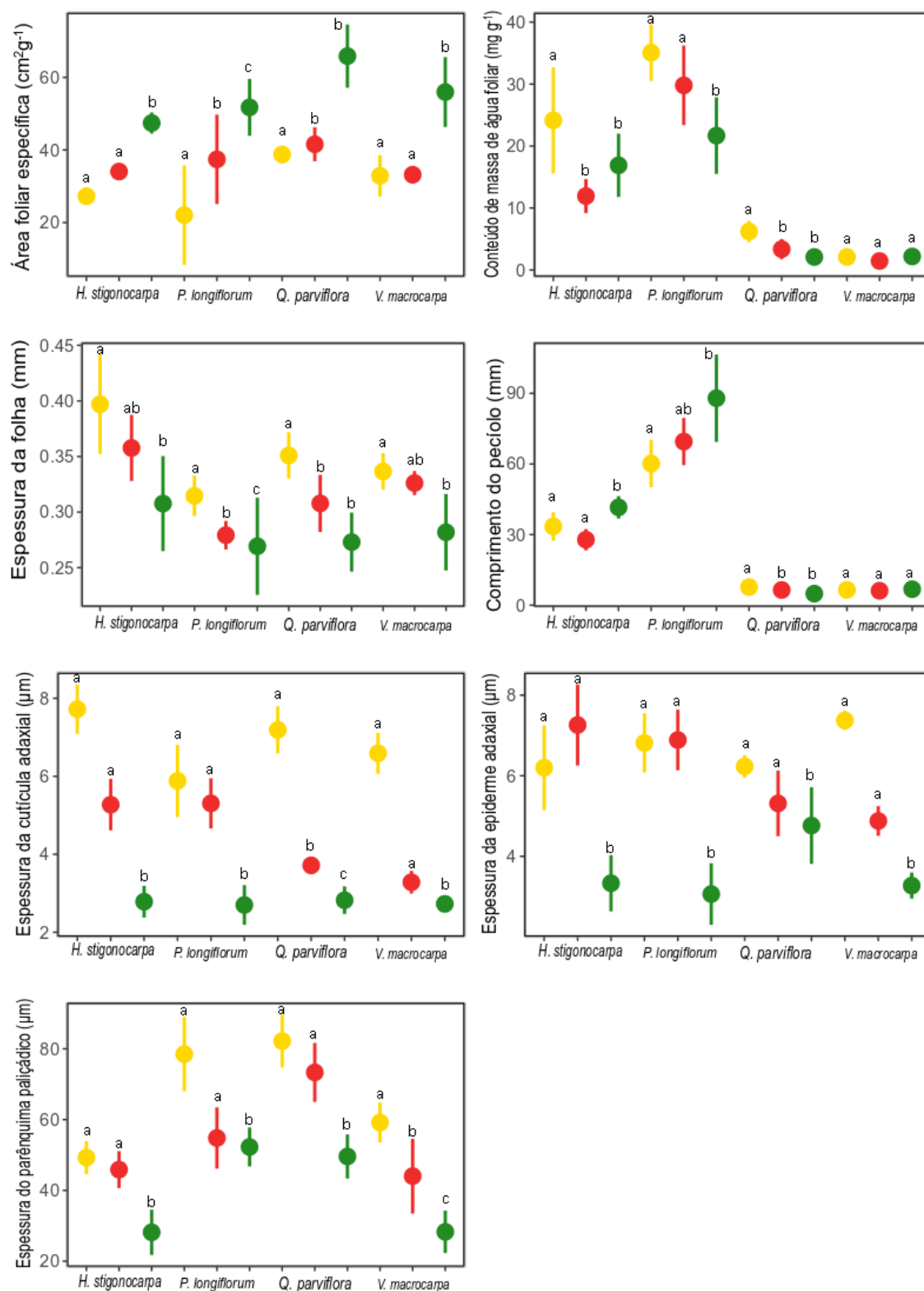


Figura 5. Variabilidade dos atributos funcionais (valores médios e desvio padrão) de quatro espécies de árvores da transição Amazônia-Cerrado que coocorrem em três vegetações contrastantes: cerrado rupestre (círculo amarelo - CR), cerrado típico (círculo vermelho - CT) e floresta (círculo verde - FO). Diferentes letras minúsculas denotam diferenças significativas (ANOVA, $P < 0,05$).

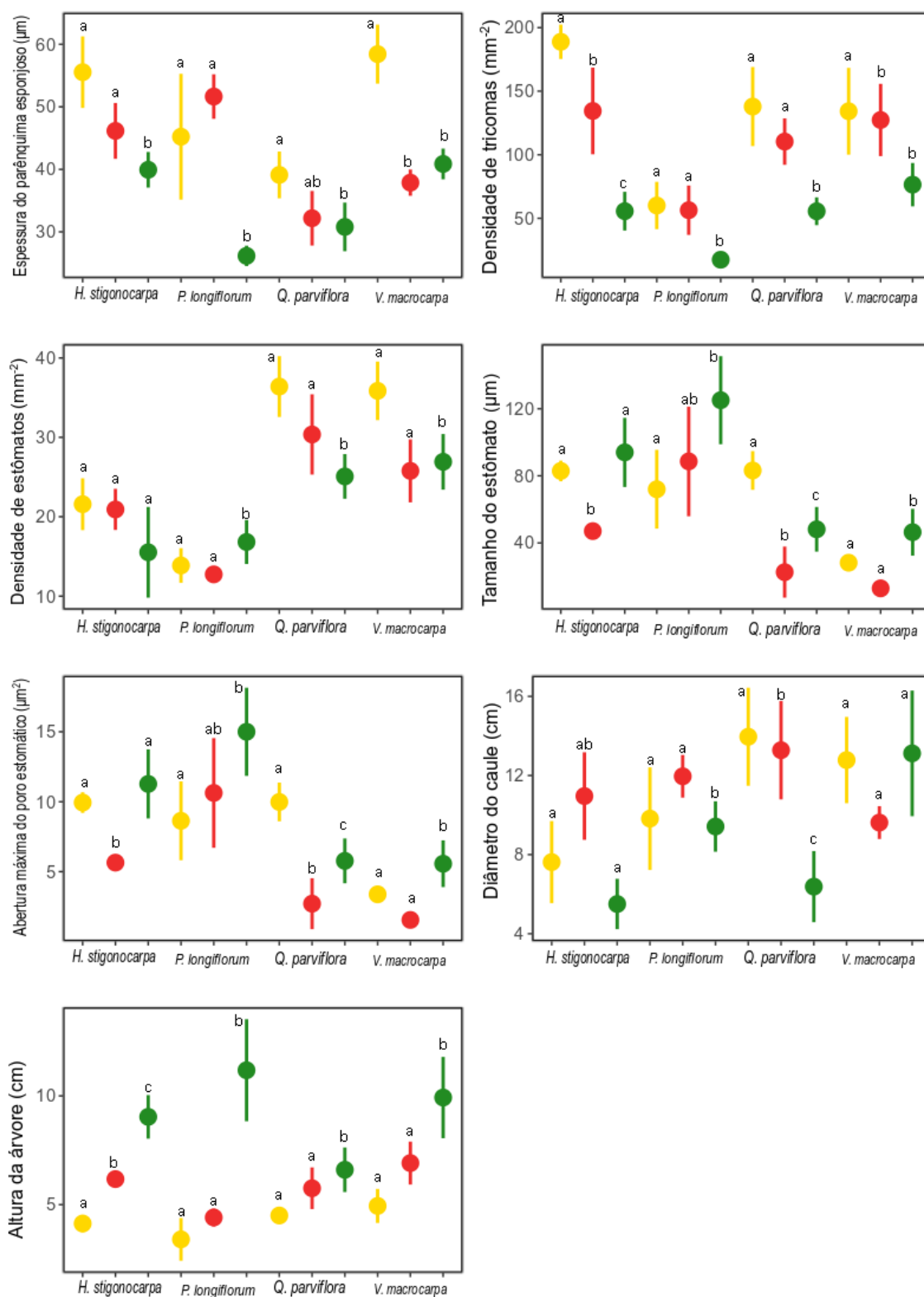


Figura 6. Variabilidade dos atributos funcionais (valores médios e desvio padrão) de quatro espécies de árvores da transição Amazônia-Cerrado que coocorrem em três vegetações contrastantes: cerrado rupestre (círculo amarelo - CR), cerrado típico (círculo vermelho - CT) e floresta (círculo verde - FO). Diferentes letras minúsculas denotam diferenças significativas (ANOVA, $P < 0,05$).

4. DISCUSSÃO

Nossos achados mostraram que, na maior e mais diversa transição do planeta Amazônia-Cerrado, algumas espécies de árvores apresentam plasticidade em seus atributos funcionais. Nesse caso, verificamos que os indivíduos crescendo em formações savânicas investem em atributos que contribuem para garantir maior eficiência no uso da água e alocação de recursos e os indivíduos das mesmas espécies que vivem em floresta investem em atributos para garantir maior aquisição de recursos e produtividade. Nosso estudo demonstrou que as árvores das mesmas espécies crescendo em distintas vegetações sofrem diferentes pressões seletivas, as quais promovem uma divergência funcional que promove a alteração das estratégias ecológicas, onde o tipo de vegetação e as espécies foram os fatores que melhor explicaram a variação dos atributos funcionais das árvores avaliadas. Em uma perspectiva de mudanças no clima, a plasticidade fenotípica pode ser crucial para contribuir com a sobrevivência das espécies. Nesse caso, se as mudanças previstas no clima se concretizarem para a região de transição entre os biomas Amazônia e Cerrado, com o aumento das temperaturas e a redução da precipitação, os atributos funcionais ligados à tolerância a seca e aos aumentos de temperaturas poderão ser mais eficientes sob condições climáticas futuras.

Verificamos que as vegetações avaliadas estão sujeitas a pressões ambientais distintas que exercem forte restrição sobre a distribuição das espécies (Hoffmann et al. 2005), com temperaturas e incidência de luz maiores no cerrado rupestre e maiores valores de umidade do ar na floresta. Verificamos ainda que essas diferenças promovem mudanças morfoanatômicas foliares e também afetam as estratégias de crescimento das árvores (Franco 2002) as quais também são associadas à condição edáfica (Marimon-Junior & Haridasan 2005).

As espécies avaliadas na transição Amazônia-Cerrado apresentaram plasticidade em seus atributos funcionais. O comprimento do pecíolo, a densidade e o comprimento dos estômatos foram os atributos mais variáveis entre os indivíduos das espécies de árvores que ocorrem concomitantemente em formações savânicas (cerrado rupestre e cerrado típico) e florestal (cerradão). Os atributos funcionais associados a tolerância à seca (como cutícula e densidade de tricomas) e alocação de recursos (diâmetro do caule), apresentaram valores maiores nos ambientes com maior abertura da copa e os atributos funcionais ligados a produtividade (como área foliar específica e altura) e maximização dos recursos

(como comprimento do pecíolo e densidade de estômatos), foram maiores em ambientes com dossel mais fechado.

As variações nos atributos funcionais das árvores que ocorrem em vegetações com tensões abióticas contrastantes podem ser interpretadas como resultado da pressão da seleção disruptiva (Lemos-Filho et al. 2008) a qual reflete divergência funcional entre indivíduos da mesma espécie que são adaptadas às diferentes condições ambientais (Hoffmann & Franco, 2008). Cabe ressaltar que a plasticidade fenotípica encontrada para as espécies avaliadas pode proporcionar um melhor papel na adaptação às mudanças ambientais e climáticas, além de ampliar a distribuição ecológica e geográfica das espécies (Bedetti et al. 2011).

Os indivíduos da floresta apresentaram valores maiores de área foliar específica (AFE) em comparação aos indivíduos das mesmas espécies ocorrendo nas formações savânicas, corroborando com os estudos realizados por Hoffmann et al. (2005) e Rossatto et al. (2009) no Bioma Cerrado. Valores elevados de AFE são associados ao menor investimento na biossíntese de tecidos que dão suporte e proteção (Grime 1979; Franco et al. 2005), tal como registrado em nosso estudo para os indivíduos na floresta. Por outro lado, os valores menores de AFE para os indivíduos que crescem em savanas são essenciais para reduzir a superfície de área foliar e prevenir a perda de água por transpiração (Poorter et al. 2009). Além disso, o menor investimento em AFE pode ser uma estratégia para aumentar a retenção de recursos e alocar em outros órgãos da planta (Reich et al. 1992; Westoby 1998; Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

O conteúdo de massa de água foliar (MAF) foi maior para os indivíduos das formações savânicas, o que pode ajudar as árvores a reduzirem a temperatura da folha e se protegerem contra a dissecação (Bündchen et al. 2015), especialmente quando se encontram sob condições de elevadas temperaturas do ar e intensa incidência de luz, como é o caso das formações savânicas aqui amostradas. Por outro lado, os indivíduos na floresta não precisaram investir em MAF, pois essa vegetação encontra-se em uma área com maior disponibilidade hídrica no solo (Marimon-Junior & Haridasan 2005) e sob microclima menos estressante aqui representado por valores menores de temperatura do ar e incidência de luz.

Apesar do comprimento do pecíolo ter sido muito variável entre os indivíduos, *Hymenaea stigonocarpa* e *Pseudobombax longiflorum* apresentaram valores maiores para os indivíduos localizados na floresta e menores para aqueles das formações savânicas. Em geral, pecíolos com maior comprimento permitem maior captação de luz (Poorter &

Bongers 2006), sendo esse um atributo vantajoso em ambientes florestais, onde as espécies estão sujeitas a maior competição por luz (Carswell et al. 2000). Além disso, pecíolos mais longos também contribuem para reduzir a aglomeração e sobreposição de folhas no entorno do caule (Takenaka 1994; Poorter 2009), o que pode ser uma característica fundamental em florestas sombreadas. Por outro lado, os maiores valores de comprimento do pecíolo de *Qualea parviflora* foram registrados para os indivíduos que crescem no cerrado rupestre, justamente no ambiente mais iluminado e com os maiores registros de temperatura. Nesse caso, o pecíolo mais longo pode contribuir para reduzir a temperatura da superfície foliar, dissipar o calor e prevenir danos térmicos foliares (Yates et al. 2010; Ye et al. 2011; Leigh et al. 2012).

A espessura da folha foi maior para os indivíduos das formações savânicas (CT e CR), em comparação com os da floresta, corroborando os estudos que demonstraram que a espessura das folhas tende a ser maior em vegetações que apresentam alta incidência de luz (Grime 1979; Reich et al. 1999; Dahlgren et al. 2006). Esse efeito é causado devido ao maior investimento fisiológico para a formação de tecidos e estruturas de proteção, como a cutícula e a epiderme, com paredes celulares mais espessadas (Fahn & Cutler 1992), as quais ajudam a diminuir os efeitos danosos da radiação ultravioleta e prevenir contra danos foliares causados por herbívoros e altas temperaturas (Turner 1994; Rozendaal et al. 2006). Em nosso estudo verificamos que temperatura, umidade e luminosidade elevadas podem afetar os tecidos do mesófilo foliar (Gratani et al. 2006; Rossatto & Kolb 2010), resultando em modificações na área foliar e na espessura dos tecidos (Goulet & Bellefleur 1986), visto que a espessura das folhas dos indivíduos amostrados nas formações savânicas, caracterizadas por apresentar elevadas temperaturas e luminosidade e baixa umidade do ar, sempre foi superior aos indivíduos, das mesmas espécies, da formação florestal.

De acordo com o tipo vegetacional avaliado, também verificamos diferenças tanto na morfologia como na anatomia foliar dos indivíduos. As folhas dos indivíduos amostrados nas formações savânicas (áreas abertas) apresentaram cutículas, epidermes, parênquimas paliádico e esponjoso mais espessos, características que são importantes para aumentar a eficiência das plantas na conservação e no uso da água (Pallardy 1981; Rossatto & Kolb 2010), dissipar a luz e calor excessivos (Feller 1996; Gratani et al. 2006) e promover o aumento nas taxas fotossintéticas (Pearce et al. 2006). De fato, a maior umidade relativa e menores temperatura do ar e incidência de luz registrados na floresta não exigem que os indivíduos invistam em atributos funcionais relacionados ao armazenamento de água e tolerância à seca (Vogelmann 1993; Hlwatika & Bhat 2002;

Larcher 2003; Yates et al. 2010; Monteiro et al. 2016; Lin et al. 2017). Nesse caso, é mais vantajoso para os indivíduos da floresta investir em menores espessuras dos tecidos que compõem o mesófilo foliar para aumentar a produtividade e aquisição de recursos (Westoby 1998).

A alta densidade de tricomas registrada nas folhas dos indivíduos das formações savânicas, que também apresentaram menores valores de umidade relativa do ar em comparação com a floresta, representa uma estratégia adaptativa para evitar ou controlar o aumento da temperatura foliar (Ehleringer & Björkman 1978), bem como reduzir a perda de água (Gianoli & Gonzalez-Teuber 2005). Provavelmente associado à maior densidade de tricomas, verificamos que a maior densidade de estômatos registrada para os indivíduos de *Qualea parviflora* e *Vatairea macrocarpa* das formações savânicas permite trocas gasosas mais eficientes, maior condutância estomática e, substancialmente, maiores taxas fotossintéticas (Pearce et al. 2006; Galmés et al. 2007). Além disso, a maior densidade estomática também representa um controle mais eficiente na transpiração, impedindo perda excessiva de água para atmosfera (Weyers & Meidner 1990). Por outro lado, em *Pseudobombax longiflorum* os valores de densidade de estômatos foram maiores para os indivíduos da floresta o qual representa maior assimilação de CO₂ e, conseqüentemente, maiores taxas de evapotranspiração que promovem um maior crescimento da espécie (Ogburn & Edwards, 2010).

O tamanho dos estômatos também variou, especialmente para *Vatairea macrocarpa* e *Pseudobombax longiflorum*, que apresentaram os menores valores para os indivíduos das formações savânicas. Estômatos pequenos e menores aberturas estomáticas permitem um controle mais eficiente no uso da água (Abrams et al. 1994; Franco 2002; Goldstein et al. 2008), principalmente em áreas que estão sob altas temperaturas, intensa incidência de luz e baixa umidade (Shields 1950; Ackerly 2004; Poorter et al. 2009), como observado nas formações savânicas do presente estudo.

As menores alturas e maiores diâmetros registrados para os indivíduos que crescem nas formações savânicas (CT e CR) e o inverso para os indivíduos que ocorrem na floresta, corroboram com os estudos que reportaram que a altura é uma das principais mudanças que caracterizam as estratégias para adquirir e armazenar recursos (Westoby 1998; Cássia-Silva et al. 2017; Smedt et al. 2018). Nas florestas, o ambiente sombreado limita a entrada de luz sob o dossel e favorece o crescimento em altura das árvores (Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Diaz et al. 2004; Hoffmann et al. 2012). Por outro lado, nas savanas aqui avaliadas, a alta incidência luminosa e os solos rasos (CR) ou com menor umidade (CT)

também podem estar determinando maior investimento no crescimento em diâmetro em detrimento das alturas (Franco 2002; Oliveira-Filho & Ratter 2002; Marimon-Junior & Haridasan 2005).

Nossos resultados confirmam que indivíduos da mesma espécie que crescem em diferentes vegetações apresentam valores distintos de atributos funcionais em resposta às condições ambientais locais (Cássia-Silva et al. 2017; Smedt et al. 2018). Desta forma, as tensões abióticas contrastantes que registramos entre as vegetações, afetaram significativamente as estratégias de aquisição, retenção e uso dos recursos (Bedetti et al. 2011; Smedt et al. 2018), gerando diferentes pressões seletivas nos atributos funcionais das árvores e fornecendo uma divergência nos atributos funcionais das populações aqui avaliadas, as quais estão ligadas à seleção de habitat (Lemos-Filho et al. 2008). Além disso, espécies que apresentam alta variação dos atributos funcionais, tal como registrados nas aqui avaliadas, normalmente tem nichos ecológicos mais amplos e podem ocorrer em diferentes habitats (Jung et al. 2010).

As mudanças climáticas futuras estão previstas para aumentar os eventos climáticos extremos, como secas e aumentos de temperaturas (Meehl & Tebaldi 2004; Collins et al. 2013). Essas mudanças poderão afetar negativamente a aptidão ecofisiológica das árvores e, conseqüentemente, aumentar o risco de mortalidade, principalmente para as espécies da transição Amazônia-Cerrado que já experimentam níveis críticos de aumento de temperatura, cerca de 100% acima da média de aquecimento registrada para o planeta (Coe et al. 2016; Hoegh-Guldberg et al. 2018). Portanto, a plasticidade fenotípica pode representar um mecanismo chave para a sobrevivência das espécies sob climas futuros. Nesse caso, atributos funcionais que permitem maior armazenamento e eficiência no uso da água e auxiliam na dissipação de calor podem ser mais vantajosos para as árvores sujeitas a eventos climáticos extremos (IPCC 2019).

5. CONCLUSÃO

Nossas descobertas mostraram que algumas espécies da transição Amazônia-Cerrado apresentam plasticidade fenotípica em seus atributos funcionais, revelando que diferentes tipos vegetacionais impõem distintas pressões seletivas sobre os atributos funcionais das árvores, capazes de influenciar o armazenamento e a eficiência de uso da água, bem a aquisição e alocação de recursos. Além disso, as evidências aqui registradas sobre a divergência nas estratégias ecológicas de espécies que ocorrem concomitantemente

em formações savânicas e floresta reforçam a ideia de que elas podem se comportar como grupos funcionais distintos (Hoffmann et al. 2005). Assim, as árvores em savanas apresentam características morfológicas e anatômicas típicas de plantas que competem por água e as mesmas espécies crescendo na floresta apresentam características que aumentam a eficiência para competir por luz. Além disso, a plasticidade fenotípica nos atributos funcionais registrada nas espécies avaliadas pode desempenhar um papel chave para garantir a sobrevivência das árvores sob mudanças climáticas futuras. A interação entre o ambiente e os atributos funcionais representa um mecanismo importante para compreendermos como as pressões seletivas atuam sobre os padrões de diversidade funcional das espécies nos ecossistemas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, 11(7), 36-42.
- Abrams, M. D., Kubiske, M. E., & Mostoller, S. A. (1994). Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology*, 75(1), 123-133.
- Ackerly, D. (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological monographs*, 74(1), 25-44.
- Ackerly, D. D., Dudley, S. A., Sultan, S. E., Schmitt, J., Coleman, J. S., Linder, C. R., Dawson, T. E. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions: new research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *Bioscience*, 50(11), 979-995.
- Alberto, F. J., Aitken, S. N., Alía, R., González-Martínez, S. C., Hänninen, H., Kremer, A., Whetten, R. (2013). Potential for evolutionary responses to climate change—evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19(6), 1645-1661.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Hogg, E. T. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259(4), 660-684.

- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., de Moraes, G., Leonardo, J., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711-728.
- Alves, R. J. V., & Kolbek, J. (2010). Can campo rupestre vegetation be floristically delimited based on vascular plant genera? *Plant Ecology*, 207(1), 67-79.
- Anderson, J. T., & Gezon, Z. J. (2015). Plasticity in functional traits in the context of climate change: a case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (Brassicaceae). *Global Change Biology*, 21(4), 1689-1703.
- Anderson, J. T., Panetta, A. M., & Mitchell-Olds, T. (2012). Evolutionary and ecological responses to anthropogenic climate change: update on anthropogenic climate change. *Plant physiology*, 160(4), 1728-1740.
- Becklin, K. M., Anderson, J. T., Gerhart, L. M., Wadgymar, S. M., Wessinger, C. A., & Ward, J. K. (2016). Examining plant physiological responses to climate change through an evolutionary lens. *Plant physiology*, 172(2), 635-649.
- Bedetti, C. S., Aguiar, D. B., Jannuzzi, M. C., Moura, M. Z., & Silveira, F. A. (2011). Abiotic factors modulate phenotypic plasticity in an apomictic shrub [*Miconia albicans* (SW.) Triana] along a soil fertility gradient in a Neotropical savanna. *Australian Journal of Botany*, 59(3), 274-282.
- Bündchen, M., Boeger, M. R. T., & Reissmann, C. B. (2015). Estrutura foliar de espécies lenhosas de dossel e sub-bosque em uma floresta subtropical do sul do Brasil. *Iheringia. Série Botânica.*, 70(1), 105-114.
- Burrows, M. T., Schoeman, D. S., Buckley, L. B., Moore, P., Poloczanska, E. S., Brander, K. M., Halpern, B. S. (2011). The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, 334(6056), 652-655.
- Bussotti, F., Pollastrini, M., Holland, V., & Brueggemann, W. (2015). Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental botany*, 111, 91-113.
- Capuzzo, J. P., Rossatto, D. R., & Franco, A. C. (2012). Differences in morphological and physiological leaf characteristics between *Tabebuia aurea* and *T. impetiginosa* is related to their typical habitats of occurrence. *Acta Botanica Brasilica*, 26(3), 519-526.
- Carswell, F. E., Meir, P., Wandelli, E. V., Bonates, L. C. M., Kruijt, B., Barbosa, E. M., Jarvis, P. G. (2000). Photosynthetic capacity in a central Amazonian rain forest. *Tree Physiology*, 20(3), 179-186.

- Cássia-Silva, C., Cianciaruso, M., Maracahipes, L., & Collevatti, R. (2017). When the same is not the same: phenotypic variation reveals different plant ecological strategies within species occurring in distinct Neotropical savanna habitats. *Plant Ecology*, 218(10).
- Chevin, L. M., & Lande, R. (2010). When do adaptive plasticity and genetic evolution prevent extinction of a density-regulated population? *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 64(4), 1143-1150.
- Coe, M. T., Silverio, D. V., Bustamante, M., Macedo, M., Shimbo, J., & Brando, P. M. (2016). *Feedbacks between land cover and climate changes in the Brazilian Amazon and Cerrado biomes*. Paper presented at the AGU Fall Meeting Abstracts.
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J. L., Fichefet, T., Friedlingstein, P., Krinner, G. (2013). Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility *Climate Change 2013-The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 1029-1136): Cambridge University Press.
- Dahlgren, J. P., Eriksson, O., Bolmgren, K., Strindell, M., & Ehrlén, J. (2006). Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science*, 17(5), 577-582.
- Dawson, T. P., Jackson, S. T., House, J. I., Prentice, I. C., & Mace, G. M. (2011). Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science*, 332(6025), 53-58.
- De Paula, L. F. A., Kolb, R. M., Porembski, S., Silveira, F. A. O., & Rossatto, D. R. (2018). Rocks and leaves: Can anatomical leaf traits reflect environmental heterogeneity in inselberg vegetation? *Flora*, 250, 91-98.
- Diaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., Asri, Y. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 295-304.
- Ehleringer, J. R., & Björkman, O. (1978). Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub, *Encelia farinosa*. *Oecologia*, 36(2), 151-162.
- Fahn, A., & Cutler, D. F. (1992). *Xerophytes*: Gebrüder Borntraeger.
- Feller, L. C. (1996). Effects of nutrient enrichment on leaf anatomy of dwarf *Rhizophora mangle* L.(red mangrove). *Biotropica*, 13-22.
- Fontes, C. G., Dawson, T. E., Jardine, K., McDowell, N., Gimenez, B. O., Anderegg, L., Araújo, A. C. (2018). Dry and hot: the hydraulic consequences of a climate

- change-type drought for Amazonian trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1760), 20180209.
- Franco, A. C. (2002). Ecophysiology of woody plants. *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*, 178-197.
- Franco, A. C., Bustamante, M., Caldas, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Kozovits, A. R., . . . Coradin, V. T. R. (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19(3), 326-335.
- Franco, A. C., & Lüttge, U. (2002). Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia*, 131(3), 356-365.
- Franczak, D. D., Marimon, B. S., Hur Marimon-Junior, B., Mews, H. A., Maracahipes, L., & Oliveira, E. A. (2011). Changes in the structure of a savanna forest over a six-year period in the Amazon-Cerrado transition, Mato Grosso state, Brazil. *Rodriguésia*, 62(2), 425-436.
- Franks, P. J., & Beerling, D. J. (2009). Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(25), 10343-10347.
- Franks, P. J., Drake, P. L., & Beerling, D. J. (2009). Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, cell & environment*, 32(12), 1737-1748.
- Franks, P. J., Leitch, I. J., Ruzsala, E. M., Hetherington, A. M., & Beerling, D. J. (2012). Physiological framework for adaptation of stomata to CO₂ from glacial to future concentrations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1588), 537-546.
- Franks, S. J., Weber, J. J., & Aitken, S. N. (2014). Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evolutionary Applications*, 7(1), 123-139.
- Galmés, J., Flexas, J., Savé, R., & Medrano, H. (2007). Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant and Soil*, 290(1-2), 139-155.
- Gianoli, E., & González-Teuber, M. (2005). Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary Ecology*, 19(6), 603-613.

- Goldstein, G., Meinzer, F. C., Bucci, S. J., Scholz, F. G., Franco, A. C., & Hoffmann, W. A. (2008). Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiology*, 28(3), 395-404.
- Gomes, L., Maracahipes, L., Reis, S. M., Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., & Lenza, E. (2016). Dynamics of the woody vegetation of two areas of Cerrado sensu stricto located on different substrates. *Rodriguésia*, 67(4), 859-870.
- Goulet, F., & Bellefleur, P. (1986). Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 16(6), 1192-1195.
- Gratani, L., Covone, F., & Larcher, W. (2006). Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees*, 20(5), 549-558.
- Grime, J. P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. *Plant strategies and vegetation processes*.
- Haridasan, M. (2008). Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20(3), 183-195.
- Hlwatika, C. N. M., & Bhat, R. B. (2002). An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. *Annals of Botany*, 89(1), 109-114.
- Hoegh-Guldberg, O., Jacob, D., Taylor, M., Bindi, M., Brown, S., Camilloni, I., Engelbrecht, F. (2018). Impacts of 1.5 °C global warming on natural and human systems.
- Hoffmann, A. A., & Sgro, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479-485.
- Hoffmann, W. A., & Franco, A. C. (2008). The importance of evolutionary history in studies of plant physiological ecology: examples from cerrados and forests of central Brazil. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20(3), 247-256.
- Hoffmann, W. A., Franco, A. C., Moreira, M. Z., & Haridasan, M. (2005). Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19(6), 932-940.
- Hoffmann, W. A., Geiger, E. L., Gotsch, S. G., Rossatto, D. R., Silva, L. C. R., Lau, O. L., Franco, A. C. (2012). Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology letters*, 15(7), 759-768.

- Hoffmann, W. A., Orthen, B., & Nascimento, P. K. V. (2003). Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 17(6), 720-726.
- Hozain, M. d. I., Salvucci, M. E., Fokar, M., & Holaday, A. S. (2009). The differential response of photosynthesis to high temperature for a boreal and temperate *Populus* species relates to differences in Rubisco activation and Rubisco activase properties. *Tree Physiology*, 30(1), 32-44.
- IPCC. (2019). Land Degradation: IPCC Special Report on Climate Change, Desertification, Land 5 Degradation, Sustainable Land Management, Food Security, and 6 Greenhouse gas fluxes in Terrestrial Ecosystems. *Sciences*, 1-43.
- Jenouvrier, S., Holland, M., Iles, D., Labrousse, S., Landrum, L., Garnier, J., . . . Ji, R. (2019). The Paris Agreement objectives will likely halt future declines of emperor penguins. *Global Change Biology*.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98(5), 1134-1140.
- Klein, T., Zeppel, M. J. B., Anderegg, W. R. L., Bloemen, J., De Kauwe, M. G., Hudson, P., Nardini, A. (2018). Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecological research*, 33(5), 839-855.
- Krause, G. H., Winter, K., Krause, B., Jahns, P., García, M., Aranda, J., & Virgo, A. (2010). High-temperature tolerance of a tropical tree, *Ficus insipida*: methodological reassessment and climate change considerations. *Functional Plant Biology*, 37(9), 890-900.
- Lande, R. (2009). Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of evolutionary biology*, 22(7), 1435-1446.
- Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*: Springer Science & Business Media.
- Law, B. E. (2014). Regional analysis of drought and heat impacts on forests: current and future science directions. *Global Change Biology*, 20(12), 3595-3599.
- Lázaro-Nogal, A., Matesanz, S., Godoy, A., Pérez-Trautman, F., Gianoli, E., & Valladares, F. (2015). Environmental heterogeneity leads to higher plasticity in dry-edge populations of a semi-arid Chilean shrub: insights into climate change responses. *Journal of Ecology*, 103(2), 338-350.

- Leigh, A., Sevanto, S., Ball, M. C., Close, J. D., Ellsworth, D. S., Knight, C. A., Vogel, S. (2012). Do thick leaves avoid thermal damage in critically low wind speeds? *New Phytologist*, 194(2), 477-487.
- Lemos-Filho, J. P., Goulart, M. F., & Lovato, M. B. (2008). Populational approach in ecophysiological studies: the case of *Plathymenia reticulata*, a tree from Cerrado and Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20(3), 205-216.
- Levene, H. (1961). Robust tests for equality of variances. *Contributions to probability and statistics. Essays in honor of Harold Hotelling*, 279-292.
- Lin, H., Chen, Y., Zhang, H., Fu, P., & Fan, Z. (2017). Stronger cooling effects of transpiration and leaf physical traits of plants from a hot dry habitat than from a hot wet habitat. *Functional Ecology*, 31(12), 2202-2211.
- Lin, Y. S., Medlyn, B. E., & Ellsworth, D. S. (2012). Temperature responses of leaf net photosynthesis: the role of component processes. *Tree Physiology*, 32(2), 219-231.
- Maracahipes, L., Lenza, E., Marimon, B. S., de Oliveira, E. A., Pinto, J. R. R., & Junior, B. H. M. (2011). Estrutura e composição florística da vegetação lenhosa em cerrado rupestre na transição Cerrado-Floresta Amazônica, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica*, 11(1), 1-9.
- Marimom-Junior, B. H., & Haridasan, M. (2005). Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Bot. Brasilica*, 19, 913-926.
- Marimon, B. S., Felfili, J. M., Lima, E. S., Duarte, W. M. G., & Marimon-Júnior, B. H. (2010). Environmental determinants for natural regeneration of gallery forest at the Cerrado/Amazonia boundaries in Brazil. *Acta Amazonica*, 40(1), 107-118.
- Marimon, B. S., Marimon-Junior, B. H., Feldpausch, T. R., Oliveira-Santos, C., Mews, H. A., Lopez-Gonzalez, G., Maracahipes, L. (2014). Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 281-292.
- Marimon, B. S., Varella, R. F., & J., B.-H. M. (1998). Fitossociologia de uma área de cerrado de encosta em Nova Xavantina, Mato Grosso. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer*, 3.
- Marques, E. Q., Marimon-Junior, B. H., Marimon, B. S., Matricardi, E. A. T., Mews, H. A., & Colli, G. R. (2019). Redefining the Cerrado-Amazonia transition: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 1-17.

- Matesanz, S., & Valladares, F. (2014). Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental botany*, 103, 53-67.
- McDowell, N. G. (2018). Deriving pattern from complexity in the processes underlying tropical forest drought impacts. *New Phytologist*, 219(3), 841-844.
- Meehl, G. A., & Tebaldi, C. (2004). More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 305(5686), 994-997.
- Mendonça, M. P., & Lins, L. V. (2000). *Lista vermelha das espécies ameaçadas de extinção da flora de Minas Gerais*: Fundação Biodiversitas.
- Mews, H. A., Marimon, B. S., Maracahipes, L., Franczak, D. D., & Marimon-Junior, B. H. (2011). Dinâmica da comunidade lenhosa de um Cerrado Típico na região Nordeste do Estado de Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica*, 11(1), 1-10.
- Monteiro, M. V., Blanuša, T., Verhoef, A., Hadley, P., & Cameron, R. W. F. (2016). Relative importance of transpiration rate and leaf morphological traits for the regulation of leaf temperature. *Australian Journal of Botany*, 64(1), 32-44.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Valladares, F. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science*, 15(12), 684-692.
- Niinemets, Ü. (2016). Leaf age dependent changes in within-canopy variation in leaf functional traits: a meta-analysis. *Journal of plant research*, 129(3), 313-338.
- Ogburn, R. M., & Edwards, E. J. (2010). The ecological water-use strategies of succulent plants *Advances in botanical research* (Vol. 55, pp. 179-225): Elsevier.
- Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*, 91-120.
- Pallardy, S. G. (1981). Closely related woody plants [Water, drought]. *Water deficits and plant growth*.
- Pearce, D. W., Millard, S., Bray, D. F., & Rood, S. B. (2006). Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology*, 26(2), 211-218.
- Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., Zhou, X. (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 1(9), 467-471.

- Peñuelas, J., & Llusià, J. (2002). Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus*. *New Phytologist*, 155(2), 227-237.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Gurvich, D. E. (2013). Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64(8), 715-716.
- Phillips, O. L., Aragão, L. O. C., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., López-González, G., Quesada, C. A. (2009). Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, 323(5919), 1344-1347.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565-588.
- Poorter, L. (2009). Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist*, 181(4), 890-900.
- Poorter, L., & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87(7), 1733-1743.
- Ratter, J. A., Bridgewater, S., & Ribeiro, J. F. (2006). Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrado *Neotropical savannas and seasonally dry forests* (pp. 46-81): CRC Press.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M. B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J. C., & Bowman, W. D. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80(6), 1955-1969.
- Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs*, 62(3), 365-392.
- Reis, S. M., Lenza, E., Marimon, B. S., Gomes, L., Forsthofer, M., Morandi, P. S., Elias, F. (2015). Post-fire dynamics of the woody vegetation of a savanna forest (Cerradão) in the Cerrado-Amazon transition zone. *Acta Botanica Brasilica*, 29(3), 408-416.
- R Core Team (2019) R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rosas, T., Mencuccini, M., Barba, J., Cochard, H., Saura-Mas, S., & Martínez-Vilalta, J. (2019). Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist*, 223(2), 632-646.

- Roeser, K. R. (1962). Die Nadel der Schwarzkiefer-Massenprodukt und Kunstwert der Naturen. *Mikrokosmos*, 61, 31-36.
- Rossatto, D. R., Hoffmann, W. A., & Franco, A. C. (2009). Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central. *Acta Botanica Brasilica*, 23(2), 499-508.
- Rossatto, D. R., & Kolb, R. M. (2010). *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. *Acta Botanica Brasilica*, 24(3), 605-612.
- Rossatto, D. R., & Kolb, R. M. (2012). Structural and functional leaf traits of two *Gochnatia* species from distinct growth forms in a sclerophyll forest site in Southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 26(4), 849-856.
- Rossatto, D. R., Takahashi, F. S. C., Silva, L. C. R., & Franco, A. C. (2010). Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 24(3), 640-647.
- Rozendaal, D. M. A., Hurtado, V. H., & Poorter, L. (2006). Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20(2), 207-216.
- Shapiro, S. S., & Wilk, M. B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52(3/4), 591-611.
- Shaw, R. G., & Etterson, J. R. (2012). Rapid climate change and the rate of adaptation: insight from experimental quantitative genetics. *New Phytologist*, 195(4), 752-765.
- Shields, L. M. (1950). Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Botanical Review*, 16(8), 399-447.
- Smedt, P., Ottaviani, G., Wardell-Johnson, G., Sýkora, K. V., & Mucina, L. (2018). Habitat heterogeneity promotes intraspecific trait variability of shrub species in Australian granite inselbergs. *Folia Geobotanica*, 53(2), 133-145.
- Souza, M. C., Franco, A. C., Haridasan, M., Rossatto, D. R., Araújo, J. F., Morellato, L. P. C., & Habermann, G. (2015). The length of the dry season may be associated with leaf scleromorphism in cerrado plants. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87(3), 1691-1699.
- Souza, M. L., Duarte, A. A., Lovato, M. B., Fagundes, M., Valladares, F., & Lemos-Filho, J. P. (2018). Climatic factors shaping intraspecific leaf trait variation of a neotropical tree along a rainfall gradient. *PloS one*, 13(12).

- Stovall, A. E. L., Shugart, H., & Yang, X. (2019). Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature communications*, 10(1), 1-6.
- Takenaka, A. (1994). Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological research*, 9(2), 109-114.
- Turner, I. M. (1994). Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*, 8(6), 669-675.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., & Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94(6), 1103-1116.
- Van Kleunen, M., & Fischer, M. (2007). Progress in the detection of costs of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 176(4), 727-730.
- Van Mantgem, P. J., J., P., & Stephenson, N. L. (2007). Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology letters*, 10(10), 909-916.
- Vogelmann, T. C. (1993). Plant tissue optics. *Annual review of plant biology*, 44(1), 231-251.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2), 213-227.
- Weyers, J. D. B., & Johansen, L. G. (1985). Accurate estimation of stomatal aperture from silicone rubber impressions. *New Phytologist*, 101(1), 109-115.
- Weyers, J. D. B., & Meidner, H. (1990). *Methods in stomatal research*. Retrieved from
- Yates, M. J., Verboom, G. A., Rebelo, A. G., & Cramer, M. D. (2010). Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology*, 24(3), 485-492.
- Ye, C., Li, M., Hu, J., Cheng, Q., Jiang, L., & Song, Y. (2011). Highly reflective superhydrophobic white coating inspired by poplar leaf hairs toward an effective “cool roof”. *Energy & Environmental Science*, 4(9), 3364-3367.
- Yu, D., Liu, Y., Shi, P., & Wu, J. (2019). Projecting impacts of climate change on global terrestrial ecoregions. *Ecological indicators*, 103, 114-123.

7. APÊNDICES

Tabela S1. Lista de atributos funcionais avaliados para as árvores tropicais da transição Amazônia-Cerrado.

Atributos funcionais	Acrônimo	Unidade
Área foliar específica	AFE	cm ² g ⁻¹
Conteúdo de massa de água foliar	MAF	mg g ⁻¹
Comprimento do pecíolo	COP	mm
Espessura da folha	ESF	mm
Espessura da cutícula adaxial	CAD	µm
Espessura da epiderme adaxial	EAD	µm
Espessura do parênquima paliçádico	EPP	µm
Espessura do parênquima esponjoso	EPE	µm
Densidade de estômatos	DEE	mm ⁻²
Densidade de tricomas	DET	mm ⁻²
Tamanho dos estômatos	TES	µm
Abertura máxima do poro estomático	AMA	µm ²
Altura da árvore	ALA	cm
Diâmetro do caule	DIC	cm

Tabela S2. Autovalores dos atributos funcionais para as árvores tropicais da transição Amazônia-Cerrado.

Atributos funcionais	PC1	PC2
Abertura máxima do poro estomático	0,799	0,191
Altura da árvore	0,327	-0,715
Área foliar específica		-0,723
Comprimento do pecíolo	0,825	0,438
Conteúdo de massa de água foliar	0,782	0,510
Densidade de estômatos	-0,813	
Densidade de tricomas	-0,687	0,457
Diâmetro do caule	-0,427	0,299
Espessura da cutícula adaxial	-0,292	0,885
Espessura da epiderme adaxial	-0,365	0,776
Espessura da folha		0,523
Espessura do parênquima esponjoso	-0,191	0,660
Espessura do parênquima paliçádico	-0,216	0,491
Tamanho dos estômatos	0,799	0,191