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

Anatomia de es<mark>pécies</mark> arbóreas do sul da Amazônia como predição de impactos das mudanças ambientais

Norberto Gomes Ribeiro Júnior

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pósgraduação 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 Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Ben Hur Marimon Junior Coorientadora: Dra. Ivone Vieira Silva

Nova Xavantina-MT Dezembro de 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

Anatomia de espécies arbóreas do sul da Amazônia como predição de impactos das mudanças ambientais

Norberto Gomes Ribeiro Júnior

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pósgraduação 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 Doutor em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Ben Hur Marimon Junior Coorientadora: Dra. Ivone Vieira Silva

Nova Xavantina-MT Dezembro de 2020 Luiz Kenji Umeno Alencar - CRB1 2037

RIBEIRO JÚNIOR, Norberto Gomes. R484a Anatomia de espécies arbóreas do Sul da Amazônia como predição e impactos das mudanças ambientais / Norberto Gomes Ribeiro Júnior – Nova Xavantina, 2020.

150 f.; 30 cm. (ilustrações) Il. color. (sim).

Trabalho de Conclusão de Curso (Tese/Doutorado) – Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Doutorado) Ecologia e Conservação, Faculdade de Ciências Agrárias Biológicas e Sociais Aplicadas, Câmpus de Nova Xavantina, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2020.

Orientador: Dr. Ben Hur Marimon Junior. Coorientadora: Dra. Ivone Vieira da Silva.

 Água no Solo. 2. Atributos Funcionais. 3. Mudanças Climáticas. 4. Variabilidade Intraespecífica. I. Marimon Júnior, B. H., Dr. II. Silva, I. V. III. Anatomia de espécies arbóreas do Sul da Amazônia como predição e impactos das mudanças ambientais. CDU 551.583(292.88) iii

TERMO DE APROVAÇÃO

Anatomia de espécies arbóreas do sul da Amazônia como predição de impactos das mudanças ambientais

Norberto Gomes Ribeiro Júnior

Tese 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 Doutor em Ecologia e Conservação.

Banca Examinadora:

Aprovado em 06 de outubro de 2020.

14/ d 90:

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

Prof. Dra. Ivone Vieira da Silva (Membro titular) Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT

Prof. Dr. Marco Antonio Camillo de Carvalho (Membro titular) Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT

> Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira (Membro titular – externo) Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP

Prof. Dra. Thaise Emilio Lopes de Sousa (Membro titular – externo) Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP

Profa. Dra. Claudia Franca Barros (Membro suplente – externo) Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro – IP/JBRJ

Profa. Dra. Angela Pierre Vitória (Membro suplente – externo) Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF

Profa. Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr (Membro suplente) Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT

Aos parceiros e parceiras que colaboraram com o árduo trabalho de coleta e processamento de materiais para esta tese, dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente à Universidade do Estado de Mato Grosso por ter me proporcionado ensino de qualidade ao longo de todos estes anos. Nela pude cursar graduação, mestrado e doutorado, assim colaborou diretamente para minha construção social, com desenvolvimento intelectual e profissional. Uma instituição se faz com pessoas, por isso sou grato à professora Dra. Ivone V. Silva, coordenadora do LAAV (Laboratório de Anatomia Vegetal/AF), por ter me reinserido no mundo acadêmico quando iniciei o mestrado. No LAAV tive ajuda de tantas pessoas que pude evoluir naturalmente como pesquisador, entre elas: Cleonete, Vera, Odair, Marcos, Ana Paula, Carol, Bruna, Angélica, Andréia F., Rosângela, Priscila, Andreia A., Virgilia, Jaqueline, Maisa, Jéssica, Geovanna, Igor... Todos ajudaram, mas a participação da Karla Bento foi crucial para que o projeto desta tese tenha sido executado. Meu amigo Rick (Ricardo Vicente) também me auxiliou muito nos últimos 2 anos com discussões sobre estatística e sobre a vida. Assim como meu consultor para GLM's e mapas, o senhor ACSS (Antônio Carlos), colega de turma de mestrado e doutorado, companheiro de inúmeras viagens entre Alta Floresta e Nova Xavantina (1440 Km!) que, junto com a amiga e colega de doutorado Luciene e Cleide, fizeram os deslocamentos serem mais felizes. Ainda sobre pessoas que compõem a instituição UNEMAT, sou extremamente grato ao professor Ben Hur que aceitou me orientar, e junto da professora Bia (Beatriz S. Marimon) disponibilizaram materiais, pessoas e orientações para que todo o material processado pela enorme equipe do LABEV (Laboratório de Ecologia Vegetal/NX) pudesse chegar às minhas mãos para as análises agradecimento especial ao meu colega de doutorado e parceiro de produção científica Wesley Jonatar, sem ele estas amostras não chegariam até o LAAV -.

Dos grupos de estudo e pesquisa guardo ótimas lembranças afetivas. Além destas pessoas com que passei grande parte dos dias nos últimos anos, tenho que agradecer ao suporte emocional-afetivo-familiar que recebi de minha esposa (Adriana), familiares e amigos que não fazem parte do universo acadêmico. A compreensão pelos momentos de ausência e estresse, os momentos para "desligar" da pesquisa e ver a vida com maior leveza, certamente colaboraram para o cumprimento desse objetivo.

Concluindo, sou grato a Deus e todas as boas energias que me permitiram todas estas experiências de vida... Creio que com elas pude me tornar uma pessoa melhor. Espero continuar a melhorar como ser humano e como profissional.

Sumário

RESUMO	. X
ABSTRACT	XII
I. INTRODUÇÃO GERAL	14
II. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	17
Capítulo 1 – Variabilidade Intraespecífica de <i>Tachigali Vulgaris</i> no Sul i	DA
Amazônia e sua Relação com Preditores Ambientais	19
Resumo	19
CHAPTER 1 – INTRASPECIFIC VARIABILITY OF TACHIGALI VULGARIS IN SOUTHERN AMAZON	ΊΑ
AND ITS RELATIONSHIP WITH ENVIRONMENTAL PREDICTORS	20
ABSTRACT	20
1. Introdução	22
2. MATERIAL E MÉTODOS	24
2.1. Sítios de estudo e dados ambientais	24
2.2. Coleta de material vegetal e dados morfoanatômicos	27
2.3. Análise de dados	29
3. RESULTADOS	31
3.1. Expressão da variabilidade intraespecífica nos atributos funcionais	31
3.2. Interação entre preditores climáticos e os atributos funcionais	32
4. DISCUSSÃO	35
5. CONCLUSÃO	40
6. Referências bibliográficas	41
7. APÊNDICES	49
CAPÍTULO 2 –VARIABILIDADE MORFOFUNCIONAL HÍDRICA DE ESPÉCIES-CHAVE E	EM
FLORESTAS NO SUL DA AMAZÔNIA	52
Resumo	52
CHAPTER 2 - WATER MORPHOFUNCTIONAL VARIABILITY OF KEY SPECIES IN THE FORESTS	OF
Southern Amazon	53
ABSTRACT	53
1. Introdução	55
2. Material e métodos	57

2.1. Locais de estudo	57
2.2. Coleta de dados	
2.2.1. Seleção de espécies e material vegetal	
2.2.2. Variáveis ambientais	60
2.2.3. Análise estatística	
3. RESULTADOS	63
4. DISCUSSÃO	69
4.1. Influência da disponibilidade hídrica nas características anatômicas e hi	dráulicas
das árvores	69
4.2. O papel da plasticidade entre indivíduos na distribuição das espécies	72
5. Conclusão	73
6. Referências bibliográficas	74
7. Apêndices	80
Capítulo 3 – Atributos Anatômico-Funcionais e Vulnerabilidade À	SECA DE
Árvores no Sul da Amazônia	89
Resumo	89
CHAPTER 3 – ANATOMICAL FUNCTIONAL TRAITS AND HYDRAULIC VULNERABILIT	y of Trees
IN SOUTHERN AMAZONIA	
Abstract	
1. Introdução	91
2. MATERIAL E MÉTODOS	
2.1. Locais de estudo	93
2.2. Coleta e processamento de amostras	95
2.3. Análise de dados	
3. RESULTADOS	
4. DISCUSSÃO	104
5. CONCLUSÃO	110
6. Referências bibliográficas	111
7. Apêndices	117
CAPÍTULO 4 – ADAPTABILIDADE MORFOFUNCIONAL DE ÁRVORES À SECA SAZON	JAL NO SUL
DA AMAZÔNIA	119
Resumo	119

Chapter 4 – Tree Morphofunctional Adaptability To Seasonal Drought	' IN
Southern Amazon	120
ABSTRACT	120
1. Introdução	122
2. MATERIAL E MÉTODOS	124
2.1. Área de estudo	124
2.2. Métodos de campo e laboratório	125
2.3. Seleção dos atributos anatômico-funcionais e análises estatísticas	128
3. RESULTADOS	130
3.1. Relação entre atributos anatômico-funcionais e disponibilidade hídrica	130
3.2. Padrões anatômico-funcionais das comunidades	134
4. DISCUSSÃO	135
5. Conclusão	.141
6. Referências bibliográficas	.141
7. Apêndices	148

Resumo

Muitas mudanças climáticas previstas estão se materializando desde o início dos anos 2000. Além do aumento da temperatura média do planeta, regiões tropicais, incluindo a Floresta Amazônica, têm passado por intensos ciclos de estiagem com anos de menor precipitação e picos de temperatura mais acentuados. Concomitante a estas mudanças climáticas, o desmatamento avança pelas bordas e ao longo das grandes rodovias na Amazônia, aumentando a perda da biodiversidade e os efeitos das mudanças ambientais. A transição Amazônia-Cerrado (TAC), ao sul e sudeste da Amazônia é uma vasta área particularmente sensível aos fatores climáticos devido à alta sazonalidade de chuvas, onde a rápida substituição da vegetação nativa por pastagens e agricultura têm destruído ecossistemas com características particulares e importante colaboração para o equilíbrio ambiental por seus serviços ecossistêmicos. Ao longo desta tese evidenciamos as particularidades estruturais da vegetação arbórea da TAC e do sudeste amazônico, tanto em estudos de caso ao avaliar atributos anatômico-funcionais (AAF) de espécies com elevada ocorrência na vegetação, quanto com comparações de comunidades de localidades distintas e padrões de AAF que permitem maior ou menor grau de resistência ao estresse gerado pela sazonalidade climática. Avaliamos 16 comunidades vegetais através de amostras de folhas e caules de 932 árvores. Processamos as amostras e mensuramos caracteres morfológicos, anatômicos e fisiológicos, também os relacionamos com as características ambientais de cada comunidade florestal. Constatamos que as espécies são dotadas de diferentes estratégias para resistir à sazonalidade da região. Enquanto *Tachigalli vulgaris* apresenta variabilidade intraespecífica expressa nas folhas para se adaptar principalmente às condições climáticas de fitofisionomias distintas, outras espécies de maior frequência nas comunidades amostradas (Amaioua guianensis, Chaetocarpus echinocarpus, Miconia pyrifolia, Ocotea guianensis, Sacoglottis guianensis, Trattinnickia glaziovii e Xylopia amazonica) são notadamente dotadas de respostas relacionadas a condutividade hidráulica nos vasos xilemáticos e com modelos explicativos que indicam relação relevante entre estes AFF e preditores de disponibilidade hídrica do solo, demanda evaporativa e sazonalidade climática. Ao considerarmos as comunidades arbóreas, a maioria delas apresenta grande diversidade de estratégias para lidar com o estresse hídrico sazonal. O comparativo cerradão vs. floresta de galeria nos revelou que, apesar de maior proporção de investimento em estruturas xeromórficas, o cerradão não é dotado de caracteres excessivamente xéricos e a floresta de galeria é dotada de maior eficiência teórica na condução hidráulica, com baixo investimento (pelo menos na grande maioria das espécies) em segurança hidráulica (e.g. contra embolia). Quanto ao comparativo das comunidades florestais de terra firme, comprovamos interação entre xeromorfismo e variações de disponibilidade hídrica devido à sazonalidade. Nas comunidades mais secas as folhas apresentaram características xeromorfas, como maiores espessuras de epiderme adaxial, estômatos menores e maior espessura da asa foliar. Os galhos das espécies destas comunidades também indicaram características xeromorfas para a condutividade hidráulica, área média do lúmen, densidade dos vasos xilemáticos, comprimento e espessura da parede das fibras esclerenquimáticas, consequentemente maior segurança hidráulica. As respostas particulares das espécies às variações ambientais dificultam análises de comunidades, todavia pudemos compreender melhor como diferentes táxons reagem aos estressores ambientais e como as comunidades se moldam para suportar a sazonalidade tropical que tem se tornado mais intensa. É fato que algumas espécies apresentam adaptações foliares, como incremento de estruturas supraepidérmicas, espessamento epidérmico e de parênquimas que permitem maior regulação da perda de água. Mas é quase unânime o aumento da segurança hidráulica decorrente de vasos condutores menos eficientes e mais seguros. Ainda que haja investimento em atributos xeromórficos, salientamos que estas comunidades podem ser severamente afetadas pela intensificação dos eventos climáticos estressores e sofrer grandes alterações da sua estrutura e composição florística.

Palavras-chave: água no solo, atributos funcionais, mudanças climáticas, variabilidade intraespecífica.

ABSTRACT

Many predicted climate changes are becoming real since the early 2000s. In addition to the increase in the average temperature of the planet, tropical regions including the Amazon Rainforest, have gone through intense drought cycles with years of less precipitation and more accentuated temperature spikes. Concomitant to these climate changes, the deforestation is advancing along the edges and along the major highways in the Amazon, increasing the loss of biodiversity and the effects of environmental changes. The Amazon-Cerrado transition (TAC), that comprises the south and southeast of the Amazon, is a vast area particularly sensitive to climatic factors due to the high seasonality of rainfall, where the rapid replacement of native vegetation by pasture and agriculture has destroyed ecosystems with particular and important characteristics collaboration for environmental balance for its ecosystem services. Throughout this thesis, we have highlighted the structural particularities of the TAC tree vegetation and the southeastern Amazon, evaluating anatomical-functional attributes (AAF) of species frequent in the vegetation, comparing communities from different locations and investigating AAF patterns that allow a greater or lesser degree of resistance to the stress generated by climatic seasonality. We evaluated 16 plant communities using samples of leaves and stems from 932 trees. We processed the samples and measure morphological, anatomical, and physiological characters. We also related them to the environmental characteristics of each forest community. We found that the species are endowed with different strategies to resist the seasonality of the region. While *Tachigalli vulgaris* presents intraspecific variability expressed in the leaves to adapt mainly to the climatic conditions of different phytophysiognomies, other species of greater frequency in the sampled communities (Amaioua guianensis, Chaetocarpus echinocarpus, Miconia pyrifolia, Ocotea guianensis, Sacoglottis guianensis, Trattinnickia glazii) they are notably endowed with adaptations related to hydraulic conductivity in xylemic vessels. Furthermore, in these species, the explanatory models indicate a relevant relationship between these AFF and predictors of soil water availability, evaporative demand and climatic seasonality. When considering arboreal communities, most of them presented a great diversity of strategies to deal with seasonal water stress. The comparative cerradão versus gallery forest revealed that, despite a greater proportion of investment in xeromorphic structures, the cerradão is not endowed with excessively xeric characters and the gallery forest is endowed with greater theoretical efficiency in hydraulic conduction, with low

investment (at least in the vast majority of the species) in hydraulic safety (e. g. against embolism). In relation to the comparison of the upland forest communities, we verified an interaction between xeromorphism and variations in water availability due to seasonality. In drier communities the leaves showed xeromorphic characteristics, such as greater thickness of adaxial epidermis, smaller stomata, and greater thickness of the leaf wing. The branches of the species of these communities also indicated xeromorphic characteristics for hydraulic conductivity, medium lumen area, density of xylemic vessels, length and thickness of the sclerenchymatic fiber wall, and consequently greater hydraulic safety. The particular responses of species to environmental variations make it difficult to analyze communities, however we were able to better understand how different taxa react to environmental stressors and how communities shape themselves to support the tropical seasonality that has become more intense. It is a fact that some species have leaf adaptations, such as an increase in supraepidermal structures, epidermal thickening and parenchyma that allow greater regulation of water loss. But the increase in hydraulic safety due to less efficient and safer conducting vessels is almost unanimous. Although there is investment in xeromorphic attributes, we emphasize that these communities can be severely affected by the intensification of stressful climatic events and undergo major changes in their structure and floristic composition.

Keywords: water in the soil, functional attributes, climate change, intraspecific variability.

I. INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais abrigam a maior biodiversidade do planeta, com a Amazônia contribuindo majoritariamente para a fixação de carbono (Brando et al., 2019) em quase 5,3 milhões de km² de cobertura vegetal (Aragão et al., 2014). Este imenso bioma está em muitos pontos sob grave ameaça de conversão das florestas em pastagens e agricultura (Sulivan et al., 2020), com previsões de grandes alterações dos ecossistemas (Barlow et al., 2016) em decorrência de secas mais frequentes e intensas associadas ao desmatamento e incêndios florestais (Meira Junior et al., 2020). O resultado é uma gradativa mudança na composição florística (Esquivel-Muelbert, 2018) e o comprometimento da regeneração natural das florestas (Marimon et al., 2020).

A borda sul e sudeste da Amazônia apresenta risco mais acentuado, tanto pelo seu clima mais sazonal quanto pela extensa área de transição com o Cerrado e coincidência com a fronteira agrícola brasileira, onde há grande incidência de incêndios e retirada da vegetação nativa (Nogueira et al., 2020). A transição Amazônia/Cerrado (TAC) é uma complexa área de largura variável, composta de meandros e intrusões, principalmente entre os tipos de vegetação de savana e floresta (Marques et al., 2019). Há registros na TAC de comunidades notadamente distintas (Morandi et al., 2016), florestas monodominantes (Marimon et al., 2020) e florestas de galeria (Nogueira et al., 2020), particularmente sensíveis aos episódios de seca e incêndios.

Estas mudanças do ambiente se intensificaram desde o início do século 2000 e promovem maior pressão sobre a vegetação (Anderegg et al., 2015), principalmente quanto à capacidade das plantas em lidar com o aumento dos picos de temperatura e escassez de água no solo. As características de transporte da água e a capacidade fotossintetizante das árvores podem ser sinérgicas em alguns grupos (Brodribb et al., 2009), o que aumenta sua capacidade adaptativa (Cavender-Bares et al., 2020). Entretanto, uma gama de fatores estruturais das folhas, caules e raízes interagem em uma conformação desacoplada, fazendo com que seja extremamente difícil identificar o que seria um conjunto de *optimum* adaptativo para as características estruturais de uma planta (Li et al., 2015).

Entre as diversas estratégias adaptativas que podem ser privilegiadas com a maior sazonalidade nas florestas tropicais, estão aquelas comuns às plantas de savana, que mesmo presentes de forma moderada podem promover uma resposta ao déficit hídrico, com sensíveis adaptações na morfologia foliar e propriedades fotossintéticas da folha (ver e.g. Li et al., 2015; Bartlett et al., 2016; Binks et al., 2016). As plantas com caules mais resistentes às falhas hidráulicas decorrentes da escassez de água tendem a apresentar variações no aparato hidráulico para diminuir o risco de embolia nos vasos xilemáticos. Por exemplo, a resistência hidráulica pode ser maior em espécies que apresentam vasos de paredes mais espessas e menor calibre (Bittencourt et al., 2016), ou que tenham maior densidade da madeira (Gleason et al., 2016). Contudo, o efeito da interação dessas características com outros fatores foliares relacionados a resiliência das árvores, precisam ser melhor estudadas (Li et al., 2015).

Considerando que muitos atributos funcionais respondem aos fatores ambientais relacionadas à hidráulica das plantas, é necessário avaliar estas relações em gradientes ambientais para melhor entender como as condições do ambiente influenciam as comunidades vegetais (Maes et al., 2020). Neste caso, é importante avaliar diferentes espécies em diferentes ambientes, pois ao focar em uma única linhagem ou uma faixa estreita de variação ambiental, as expectativas para a relação *atributo x ambiente* podem ser subestimadas (Cavender-Bares, 2020) ou inviabilizar generalizações.

Avaliamos 16 comunidades arbóreas da Amazônia Meridional e transição Amazônia-Cerrado (TAC) (Figura 1) para identificar padrões nas estruturas anatômicofuncionais das espécies ligadas às condições ambientais. Diferentes interações plantaambiente e comparações comunidade-comunidade foram investigadas e esta tese foi organizada em quatro capítulos com a seguinte disposição:

(1)Avaliamos a variabilidade intrespecífica expressa na morfoanatomia de folhas e galhos de *Tachigali vulgaris* L.G.Silva & H.C.Lima em diferentes fitofisionomias e condições climáticas, testando as seguintes hipóteses: (i) plantas provenientes de áreas de menor pluviosidade anual apresentariam maior proporção de características xéricas em decorrência da variabilidade intraespecífica e (ii) atributos funcionais ligados ao uso eficiente da água apresentariam relação com a sazonalidade climática.

(2)Avaliamos sete espécies arbóreas mais representativas da Amazônia Meridional e Transição Amazônia-Cerrado (TAC) que co-ocorrem em pelo menos 05 comunidades para identificar características estruturais e funcionais com variações relacionadas à disponibilidade hídrica. Testamos as seguintes hipóteses: (i) indivíduos de uma mesma espécie são dotados de variações estruturais significativas em suas folhas e caules em decorrência de processos de adaptação ao ambiente; (ii) plantas provenientes de sítios com menor disponibilidade hídrica investem em segurança hidráulica e eficiência no uso da água através de variações em seus atributos anatômicos-funcionais. (3)Comparamos as características funcionais anatômicas de 20 espécies de árvores: dez em floresta de cerradão com forte restrição sazonal de água (RSA) e dez espécies de árvores em floresta de galeria não-RSA, testando as seguintes hipóteses: (i) espécies arbóreas de floresta com RSA exibem adaptações anatômicas foliares e lenhosas de resistência hídrica semelhantes às relatadas na literatura para espécies de árvores de savanas RAS, como o cerrado típico; (ii) plantas de florestas não-RAS possuem um padrão anatômico de plantas mesófitas, sem tecido de folhas e caules tolerante à dessecação, como grande proporção de parênquima e fibras de paliçadas; e (iii) espécies dominantes de ambas as florestas têm características funcionais anatômicas distintas, respondendo de diferentes maneiras às limitações da água, consequentemente explorando nichos ecológicos distintos.

(4)Investigamos a relação da gama de atributos anatômico-funcionais predominantes em 14 comunidades florestais do sudeste da Amazônia e TAC com a resistência à seca, visando melhor compreender a flora neotropical e seu grau de vulnerabilidade às mudanças ambientais. Nossa principal hipótese foi: comunidades de localidades com menores taxas de precipitação e maior estresse hídrico ao longo do gradiente pluviométrico apresentariam mais caracteres xeromórficos nas folhas e caules jovens (galhos).



Figura 1. Localização dos sítios de coleta e as respectivas fitofisionomias de cada comunidade. As comunidades "NXV" são compostas por cerrado típico, cerradão e floresta de galeria.

II. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDEREGG, W. R. L. *et al.* Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. **Nature Geoscience**, v. 8, n. 5, p. 367–371, 2015.

ARAGÃO, L. E. O. C. *et al.* Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. **Biological Reviews**, v. 89, n. 4, p. 913–931, 2014.

BARLOW, J. *et al.* Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, 2016.

BARTLETT, M. K. *et al.* The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 113, n. 46, p. 13098–13103, 15 Nov. 2016.

BINKS, O. *et al.* Limited acclimation in leaf anatomy to experimental drought in tropical rainforest trees. **Tree Physiology**, v. 36, n. 12, p. 1550–1561, 2016.

BITTENCOURT, P. R. L.; PEREIRA, L.; OLIVEIRA, R. S. On xylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety–efficiency tradeoff. **New Phytologist**, v. 211, n. 4, p. 1152–1155, 27 Sep. 2016.

BRANDO, P. M. *et al.* Droughts, Wildfires, and Forest Carbon Cycling: A Pantropical Synthesis. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 47, n. 1, p. 555–581, 30 May 2019.

BRODRIBB, T. J. Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. **Plant Science**, v. 177, n. 4, p. 245–251, 2009.

CAVENDER-BARES, J.; G. FONTES, C.; PINTO-LEDEZMA, J. Open questions in understanding the adaptive significance of plant functional trait variation within a single lineage. **New Phytologist**, v. 227, n. 3, p. nph.16652, 14 Jun. 2020.

GLEASON, S. M. *et al.* Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, v. 209, n. 1, p. 123–136, 1 Jan. 2016.

LI, L. *et al.* Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropicalsubtropical forests. **Ecology Letters**, v. 18, n. 9, p. 899–906, 1 Sep. 2015.

MAES, S. L. *et al.* Plant functional trait response to environmental drivers across European temperate forest understorey communities. **Plant Biology**, v. 22, n. 3, p. 410–424, 12 May 2020.

MARIMON, B. S. et al. Drought generates large, long-term changes in tree and liana

regeneration in a monodominant Amazon forest. Plant Ecology, p. 1–15, 12 Jun. 2020.

MARQUES, E. Q. *et al.* Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. **Biodiversity and Conservation**, 2019.

MEIRA JUNIOR, M. S. DE *et al.* The impact of long dry periods on the aboveground biomass in a tropical forests: 20 years of monitoring. **Carbon Balance and Management**, v. 15, n. 1, p. 12, 30 May 2020.

MORANDI, P. S. *et al.* Patterns of tree species composition at watershed-scale in the Amazon "arc of deforestation": Implications for conservation. **Environmental Conservation**, v. 43, n. 4, p. 317–326, 2016.

NOGUEIRA, D. S. *et al.* Impacts of Fire on Forest Biomass Dynamics at the Southern Amazon Edge. **Environmental Conservation**, v. 46, n. 4, p. 285–292, 2019.

SULLIVAN, M. J. P. *et al.* Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. **Science**, v. 368, n. 6493, p. 869–874, 22 May 2020.

Capítulo 1 – Variabilidade Intraespecífica de *Tachigali vulgaris* no Sul da Amazônia e sua Relação com Preditores Ambientais

A ser submetido para publicação no periódico: Forest Ecology and Management

HIGHLIGHTS

- Avaliamos a variabilidade intraespecífica de atributos anatômico-funcionais de Tachigali vulgaris no sul da Amazônia;
- Comparamos amostras de cinco sítios de ocorrência natural em savanas e florestas;
- A espécie apresenta maior variação intraespecífica relacionada à fitofisionomia de ocorrência e tem a morte acelerada pela seca na região;
- Indivíduos de floresta apresentam menos atributos foliares xéricos do que os de savana;
- Há baixa relação das variações estruturais das folhas e caules com a disponibilidade de água, temperatura e sazonalidade da região.

Resumo

A diversidade arbórea das savanas e florestas neotropicais é suportada por conjuntos limitados de espécies abundantes em cada habitat, responsáveis pela estrutura da vegetação e aclimatadas para o ambiente de cada ecossistema. Algumas plantas, como é o caso de *Tachigali vulgaris*, atuam em processos de recuperação natural da vegetação pós-distúrbio, ciclagem de nutrientes e regulação dos estoques de carbono; e conhecer as características responsáveis pelo seu sucesso no ambiente é fundamental para a ecologia das savanas e florestas da Transição Amazônia-Cerrado (TAC). A fim de testar a hipótese de que haveria maior xeromorfismo em atributos das folhas e caules de plantas em sítios de menor pluviosidade em decorrência da variabilidade intraespecífica de *T. vulgaris* e que haveria relação destas variações com a sazonalidade climática de cada sítio, comparamos morfológica e anatomicamente 25 indivíduos em 5 habitats florestais e savânicos da Amazônia Meridional e TAC. Quantificamos 20 atributos anatômico-funcionais nas folhas (12) e galhos (8) relacionados à aclimatação ambiental e resistência ao estresse hídrico. Os parâmetros avaliados neste estudo revelaram relação mais evidente entre a expressão da variabilidade intraespecífica de *T. vulgaris* das amostras

do que com as variações de disponibilidade de água, temperatura ou sazonalidade dos sítios de ocorrência. Os atributos foliares de área foliar, índice estomático, densidade estomática e espessura da epiderme abaxial responderam positivamente para aumento do xeromorfismo em ambientes de savana em comparação aos ambientes florestais, enquanto atributos caulinares de densidade e área do lúmen dos vasos xilemáticos apresentaram resposta inversa, tendo sua variabilidade sem relação evidente com os preditores que testamos. O baixo poder explicativo dos modelos estatisticamente significativos dos atributos indica que a sobrevivência destas plantas em ambientes de estresse climático variável depende pouco destas variações anatômicas, tendo apenas o índice estomático uma variação mais parcimoniosa ao Índice de Sazonalidade (IS) e ao Déficit Hídrico climatológico Máximo (MCWD). Mesmo sendo evidente o melhor ajuste de várias características da população de savana para sobrevivência sob o estresse climático na região, seu sucesso em resposta à intensificação dos períodos secos e quentes não é garantido, o que pode colocar em risco o processo natural de sucessão ecológica na TAC.

Palavras-chave: anatomia ecológica, mudanças climáticas, variabilidade intraespecífica, xeromorfismo.

CHAPTER 1 – INTRASPECIFIC VARIABILITY OF *TACHIGALI VULGARIS* IN SOUTHERN AMAZONIA AND ITS RELATIONSHIP WITH ENVIRONMENTAL PREDICTORS

ABSTRACT

The tree diversity of Neotropical savannas and forests are structured by limited sets of abundant species in each habitat, responsible for the structure of the vegetation and acclimated to the environment of each ecosystem. Some plants, such as *Tachigali vulgaris*, act in processes of natural recovery of post-disturbance vegetation, nutrient cycling and regulation of carbon stocks. Knowing the characteristics responsible for the success of this species in the environment is essential to understand the ecology of savannas and forests of the Amazon-Cerrado transition (ACT). In order to test the hypothesis that there would be

greater xeromorphism in the leaves and stems attributes of plants in sites with less precipitation due to the intraspecific variability of T. vulgaris and that there would be a relationship between these variations and the climatic seasonality of each site, we compared morphologically and anatomically 25 individuals collected across 5 forest and savanna habitats in the Southern Amazon and ACT. We quantified 20 anatomical-functional attributes in leaves (12) and branches (8) related to environmental acclimation and resistance to water stress. The parameters evaluated in this study revealed a more evident relationship between the expression of the intraspecific variability of T. vulgaris with the phytophysiognomy of occurrence of the samples, instead of with the variations of water availability, temperature or seasonality of the occurrence sites. The leaf attributes of leaf area, stomatic index, stomatal density, and thickness of the abaxial epidermis responded positively to increased xeromorphism in savanna environments compared to forest environments. When considered stem attributes, density and lumen area of the xylemic vessels presented inverse response, having its variability with no evident relationship with the predictors which we tested. The low explanatory power of the statistically necessary models of the attributes indicates that these plants in environments of variable climatic stress depend little on these anatomical variations, with only the stoma index having a more parsimonious variation to the Seasonality Index (SI) and the Maximum Climatic Water Deficit (MCWD). Even though the best adjustment of several characteristics of the savanna population is evident to survive the climatic stress in the region, its success in response to the intensification of dry and hot periods is not guaranteed, which can put the natural process of ecological succession in ACT at risk.

Keywords: ecological anatomy, climate change, intraspecific variability, xeromorphism.

1. INTRODUÇÃO

A distribuição de formações florestais e savânicas ao sul da Amazônia são reguladas pela interação da sazonalidade climática (Rossatto et al., 2013) com as características edáficas e topográficas (Elias et al., 2019), além da incidência ocasional de fogo (Pausas et al., 2017; Reis et al., 2015). Contudo, os intensos e frequentes períodos de estiagem das últimas décadas estão causando alterações neste equilíbrio natural, com modificação na estrutura e dinâmica das fitofisionomias, especialmente pelas reduções na biomassa lenhosa das savanas (Fensham et al., 2009) e das florestas tropicais decorrentes da mortalidade de árvores (Hubau et al., 2020; Jiménez-Muñoz et al., 2016; Rowland et al., 2015; Phillips et al., 2009). Déficits de precipitação frequentemente coincidem com aumentos de temperatura e demanda evaporativa da atmosfera (O'Brien et al., 2017), situação em que as árvores se tornam mais vulneráveis (Fensham et al., 2015) à falha hidráulica do tecido lenhoso (McDowell et al., 2008).

Apesar de já conhecermos muito sobre as atuais e futuras condições climática na Amazônia, pouco sabemos sobre a anatomia do tecido foliar e lenhoso de espécies-chave de árvores dominantes nas diferentes faixas climáticas da região e a capacidade de adaptação destas espécies às mudanças climáticas. Muitas espécies podem possuir variabilidade intraespecífica e plasticidade fenotípica de traços funcionais indicadores de vulnerabilidade ou resistência à seca (Falcão et al., 2015), com maior ou menor capacidade de ajuste às mudanças ambientais. Ainda há uma grande lacuna de conhecimento em relação a estas condições (Markesteijn et al., 2011), especialmente sobre variações de traços morfofuncionais anatômicos das espécies mais importantes. Tais informações poderiam nos revelar muito sobre o grau de ameaça climática destas espécies e as consequências de sua extinção local na estrutura da vegetação.

Ao sul e leste da Amazônia há uma extensa faixa denominada de Transição Amazônia-Cerrado (TAC) (floresta-savana) onde a vegetação florestal é mais vulnerável às mudanças climáticas devido à intensa sazonalidade de chuvas que tende a se acentuar (Phillips et al., 2009; Esquivel-Muelbert et al., 2019). Na TAC, e até mesmo nos domínios Cerrado e Amazônia, a distribuição de espécies ocorre de forma heterogênea (Ratter et al., 2003) influenciada por diversos fatores abióticos (Elias et al., 2019). Floristicamente, o cerradão – uma das formações florestais do Cerrado e do sul da Amazônia – compartilha de espécies de cerrado típico, matas de galeria e florestas estacionais (Mendonça et al., 1998). Neste caso, a disponibilidade de água é um grande regulador da distribuição de espécies em geral (Markesteijn et al., 2011) e de forma mais específica na TAC (Elias et al., 2019), onde episódios de secas regionais severas levam à mortalidade de árvores (Anderegg et al., 2015).

Na região, o cerradão tende a ocorrer em solos com maior disponibilidade de água do que o cerrado típico. Independente da fitofisionomia, a resistência das árvores aos estressores ambientais está diretamente relacionada às condições anatômicas do tecido vegetal, principalmente da lâmina foliar (Hanba et al., 2002) e do xilema (Jacobsen et al., 2005). Algumas relações entre características foliares específicas repetem-se globalmente, apesar de ocorrerem grandes variações locais nos valores das características entre espécies individuais com proximidades filogenéticas, biogeográficas e ambientais (Xu et al., 2009). Por exemplo, alguns fatores tendem a aumentar a resistência das árvores durante longas estiagens, como menor área foliar (Rossatto et al., 2013), menor densidade estomática (Cetin et al., 2018; Dunlap e Stettler, 2002) e maior densidade nos tecidos fotossintetizantes (Binks et al., 2016).

Além das adaptações foliares, determinadas características relacionadas ao transporte eficiente da água do solo até a topo das árvores são determinantes no trade-off entre segurança hidráulica e eficácia fotossintética (Bittencourt et al., 2016), como espessura e comprimento de vasos xilemáticos, comprimento e espessura de fibras (Jacobsen et al., 2005), quantidade de parênquimas axiais (Gleason et al., 2016) e densidade de madeira (Phillips et al., 2009). Variações nestas condições podem ser determinantes na capacidade das árvores em resistir ou não às condições sazonais dos estressores ambientais relacionados às mudanças climáticas (Bittencourt et al., 2016).

A espécie-chave *Tachigali vulgaris* está entre as árvores de ampla ocorrência e valor de importância em IVI (sensu Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974) nas fitofisionomias do sul da Amazônia, TAC e Bioma Cerrado, ocorrendo em uma ampla faixa de pluviosidade e temperatura, normalmente nas zonas de contato floresta-savana. Além de pioneira e estruturante das bordas de muitas formações florestais da TAC, *T. vulgaris* ocorre principalmente nos cerradões, que são florestas ecotonais de ambientes de transição entre florestas e savanas, situação muito comum na TAC (Marques et al., 2019, Elias et al., 2019) e nos contatos florestais das formações savânicas do Bioma Cerrado (Ribeiro & Walter, 1998).

Segundo Ratter et al. (1996, 1973), os cerradões são florestas de transição de baixo porte que fazem a conexão entre o Cerrado e a Floresta Amazônica e apresentam uma mistura de espécies arbóreas de ambos biomas. Neste caso, *T. vulgaris* apresenta um papel-

chave ao lado de *Hirtella glandulosa* e *Emmotum nitens* por serem espécies estruturantes de dossel (Marimon-Junior & Haridasan, 2005) e determinantes da hiperdinâmica típica desta vegetação (Marimon et al., 2014). A espécies também realiza importante papel na sucessão secundária em áreas abertas (Marimon et al., 2006), sendo uma emergente de dossel na fitofisionomia cerradão e uma das principais participantes do processo de incremento de área basal e acúmulo de carbono em cerrados não queimados (Maracahipes-Santos et al., 2018).

Avaliamos a plasticidade fenotípica de *T. vulgaris* através da morfoanatomia de folha e galhos de indivíduos de diferentes fitofisionomias e taxas de pluviosidade para testar as hipóteses de que (i) plantas provenientes de áreas de menor pluviosidade anual apresentariam maior proporção de características xéricas em decorrência da variabilidade intraespecífica e (ii) atributos funcionais ligados ao uso eficiente da água como densidade e espessura de vasos xilemáticos, comprimento e espessuras de fibras esclerenquimáticas, disposição de tecidos fotossintetizantes, espessura dos tecidos foliare e densidade estomática apresentariam relação com a sazonalidade climática. Ainda discutimos nossos resultados com relação à capacidade adaptativa da espécie diante das mudanças climáticas e se é possível prever as respostas dos ecossistemas às mudanças ambientais com base nas características morfo-anatômicas das espécies (Sutherland et al., 2013).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Sítios de estudo e dados ambientais

Coletamos amostras vegetativas de *Tachigali vulgaris* em três faixa de pluviosidade e temperatura: 1) Nova Xavantina (sítios NXV), com menor pluviosidade e maior temperatura; 2) Ribeirão Cascalheira (SMT e FLO), de pluviosidade e temperatura intermediárias e 3) Alta Floresta (ALF), de maior pluviosidade e menor temperatura (Figura 1a). A escolha de temperatura se deu pela média das máximas, as quais indicam os picos de calor e a pluviosidade com base na precipitação média anual, a qual corresponde com o acumulado pluviométrico de cada local, sendo os sítios ALF a estação chuvosa mais longa. NXV a mais curta e FLO/SMT os sítios de duração intermediária entre ambos. Os cinco sítios foram selecionados sob critérios rígidos por apresentarem vegetação natural, íntegra e sem nenhum sinal de queimada, extrativismo ou qualquer uso recente. Todos estão localizados no estado de Mato Grosso e são compostos por fitofisionomias distintas dos domínios Amazônico e Cerrado, além da zona de transição (TAC). Os sítios integram o projeto CNPq/PELD Sítio 15 – Transição Cerrado-Floresta Amazônica – Parte 3, coordenado pela professora Beatriz S. Marimon (UNEMAT) e Rede RAINFOR-ForestPlots (Universidade de Leeds, UK), no qual mais de 60 parcelas de vegetação nativa estão sendo monitoradas ao longo da TAC, onde plantas com DAP (diâmetro a altura do peito) \geq 10 cm são medidas a cada dois a três anos. O banco de dados do projeto está hospedado no site https://www.forestplots.net/.



Figura 1. (a) Zonas climáticas do estudo, a temperatura tem picos inversos aos das médias de precipitação anual. (b) Sítios de coleta de *Tachigali vulgaris* em vegetação nativa no Mato Grosso, Brasil. As siglas na figura são as que constam nas redes CNPq/PELD-TRAN e RAINFOR ForesPlot (<u>https://www.forestplots.net/</u>): ALF-03 = cerradão; FLO-02 = floresta estacional perenifólia; SMT-02 = cerradão; NXV-02 = cerradão e NXV-01 = cerrado típico.

O cerradão ALF-03 ocorre adjacente a um encrave de cerrado em elevações de rochas areníticas e neossolos quartzarênicos no município de Alta Floresta-MT, Amazônia Meridional. O cerradão NXV-02 ocorre em Nova Xavantina em Latossolo amarelo e o cerradão SMT-02 ocorre em neossolos quartzarênicos no município de Ribeirão Cascalheira-MT. NXV-01 é um cerrado típico (*sensu strictu*) que ocorre no município de Nova Xavantina-MT em Latossolo amarelo concrecionário e a floresta perenifólia FLO-02 também ocorre em Ribeirão Cascalheira em Latossolo vermelho-amarelo profundo de

textura mais argilosa e melhores condições de fertilidade que em todos os demais sítios. Apesar desta melhor fertilidade, todos os sítios apresentam solos em classe de baixa fertilidade natural e baixa capacidade de troca catiônica.

O cerradão ALF-03 está localizado em uma região de clima do tipo Am (Tropical de monções) e os demais sítios em clima do tipo Aw (Tropical de inverno seco) com uma estação seca de maio a outubro e outra chuvosa de novembro a abril (Alvares et al., 2013). Apesar da região ser composta de Floresta Amazônica, no local ocorrem encraves de vegetação típica de Cerrado conhecidas como savanas amazônicas. A localidade recebe alta precipitação, com médias neste século superiores a 2.100 mm de precipitação anual (www.inmet.gov.br) e integra uma área de vegetação nativa de uma propriedade particular no município de Alta Floresta. A floresta perenifólia FLO-02 e o cerradão SMT-02 estão em áreas de preservação permanente (APPs) de propriedades particulares nos municípios de Querência e Ribeirão Cascalheira, respectivamente. Esta região é caracterizada por um mosaico vegetacional na transição entre os biomas Cerrado e Amazônia (Marimon et al., 2006; Ratter et al., 2003), onde a precipitação média anual a partir dos anos 2000 foi de aproximadamente 1.800 mm com alguns anos de anomalias (www.inmet.gov.br).

Os sítios de NXV integram o Parque Municipal do Bacaba, uma unidade de conservação de aproximadamente 500 hectares com fitofisionomias características do bioma Cerrado, como cerradão, cerrado típico, cerrado rupestre e mata de galeria, mas com o predomínio do cerrado típico (Elias et al., 2019). Apesar dos sensos pluviométricos anuais apresentarem média de 1.600 mm para este século, a região enfrentou de 6 a 7 meses de pouquíssima pluviosidade na estação seca, somando pouco mais de 100 mm de chuva em todos esses meses durante os últimos episódios de seca intensa, e sobretudo nos anos 2007, 2010 e 2015 (www.inmet.gov.br).

Dados climáticos de 2005–2017 de pluviosidade mensal e temperatura máxima diária (esta última apenas para 2017) foram extraídas da base do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia <u>www.inmet.gov.br</u>). Os meses sem valores disponíveis foram buscados na plataforma do Google Earth Engine (<u>https://code.earthengine.google.com/</u>), extraídos de *Tropical Rainfall Measuring Mission* (TRMM) – 3B43 (<u>https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets/TRMM 3B43 7/summary</u>) e dados que permaneceram faltosos foram completos pela média da série histórica 2006-2015. Nesse momento, identificamos que 2010 distorcia as médias devido à forte anomalia climática que resultou em uma seca histórica na região (Stropp et al., 2017). Por esse motivo, optamos por excluí-lo de todos os preditores. Coletamos também valores mensais de *evapotranspiração*

disponibilizados pelo MODIS Global Evapotranspiration Project – MOD16 (<u>http://ntsg.umt.edu/</u>) e de *espessura equivalente da água* (desvios de massa em termos de extensão vertical da água líquida em centímetros) amostrados pela Gravity Recovery and Climate Experiment – GRACE (http://grace.jpl.nasa.gov/data/get-data/monthly-mass-grids-land/) (Swenson, 2012).

Para evidenciar a diferença entre o período seco e o período chuvoso dos sítios, avaliamos nossos dados de precipitação, evapotranspiração e referências como Alvares et al. (2013), Giardina et al. (2018) e Lee et al. (2013) para excluir meses de transição climática e delimitar o período seco da região como junho-setembro e o período chuvoso como novembro-março. Com essa definição calculamos *a posteriori* o índice de sazonalidade (IS) para os sítios através das médias de cada período (seco e chuvoso) para o intervalo 2006-2015 e dividimos as médias do período chuvoso pela média do período seco:

$$IS = \frac{\sum_{nov:mar} \overline{m}}{\sum_{jun:set} \overline{m}}$$

Também calculamos o Déficit Hídrico Climatológico Máximo (MCWD) dos sítios, considerando informações da literatura de que a demanda evaporativa mensal destas áreas é de aproximadamente 100 mm (Aragão et al., 2007; Caioni et al., 2019), adotamos esse valor para todos os meses como fator base e computamos o déficit hídrico mensal (CWD):

$CWD_{mensal} = EVP_{mensal} - 100 + Pluvi_{mensal}$

Em seguida filtramos o valor mais negativo para o ano e o definimos como seu MCWD e por fim obtivemos a média 2006-2015 para cada sítio, onde valores positivos de CWD foram substituídos por zero, pois indicam a ausência de déficit hídrico.

2.2. Coleta de material vegetal e dados morfoanatômicos

Durante as campanhas de remedição de vegetação de 2018, coletamos amostras vegetativas de 5 indivíduos com porte entre 10 e 15 metros de cada área e as herborizamos seguindo técnicas usuais (Fidalgo e Bonini, 1989) e em seguida as encaminhadas para o campus da Universidade do Estado de Mato Grosso em Alta Floresta onde realizamos as analises morfoanatômicas no Laboratório de Biologia Vegetal. Para as análises, utilizamos amostras secas das folhas de cinco indivíduos de *T. vulgaris* de cada sítio de estudo. De cada indivíduo, utilizamos doze folhas para as medidas de massa foliar (MS) e área foliar (AF) que foram realizadas por unidade. Realizamos a aferição da MS em balança analítica de precisão (AUY220) e AF com equipamento de medição automática (mensurador de área foliar Licor 3100).

Para os procedimentos anatômicos destacamos a região mediana (incluindo a nervura central) de 5 folhas por indivíduo e reidratamos com água quente e glicerina (3:1) por 30 minutos conforme Smith e Smith (1942). Do material hidratado realizamos cortes anatômicos à mão livre com lâminas de aço e os clarificamos em uma mistura de água destilada e hipoclorito de sódio a 2%, seguido de pelo menos três processos de lavagem com água destilada. Realizamos a coloração do material seccionado transversalmente com dupla coloração usando azul de astra e fucsina básica (Kraus et al., 1998). Usamos gelatina glicerinada básica como meio de montagem das lâminas histológicas semipermanentes.

Para o processo de dissociação e caracterização da epiderme foliar utilizamos partes da lâmina foliar das mesmas folhas selecionadas para as secções transversais. Nesta análise destacamos as superfícies adaxial e abaxial através do método de dissociação de Kraus e Arduin (1997) modificado. Colocamos porções foliares de 2 cm² em frascos com peróxido de hidrogênio (30 volumes) e ácido acético glacial na proporção de 1:1, lacramos e mantivemos em estufa a 60 °C por cerca de 36 horas. Em seguida, retiramos as amostras da estufa e as mantivemos em temperatura ambiente por mais cinco dias e depois as lavamos em vidro relógio com água destilada. Com auxílio de um pincel macio, separamos as duas superfícies epidérmicas e lavamos novamente. Com as epidermes imersas na água destilada, retiramos toda a camada interna de tecido foliar e realizamos uma última lavagem com água destilada, coramos com Safranina básica (Roeser, 1972) e montamos as lâminas em gelatina glicerinada.

Levamos as amostras de caule à estufa em uma mistura de água e glicerina líquida 3:1 e as mantivemos a 75 °C por cerca de 72 h. Em seguida, obtivemos secções longitudinais e transversais em micrótomo rotativo Leica RM2235. Do material restante, destacamos frações de aproximadamente 1 cm³ das amostras e levamos novamente à estufa a 75 °C por 96 h para amolecimento. Após este segundo cozimento, maceramos esse material (Franklin, 1945) para avaliação das características de fibras e vasos caulinares. Do material caulinar produzimos três conjuntos de lâminas histológicas distintas: transversal, longitudinal e maceração, todos corados com Safranina (Berlyn & Miksche, 1976) e montados em gelatina glicerinada.

A partir das lâminas histológicas obtivemos fotomicrografias por meio do capturador de imagens digital Leica LAS E.Z. 1.7.0 acoplado a um fotomicroscópio Leica ICC50 com aumento de 100, 200 e 400 vezes. Em seguida, utilizamos microcomputadores para a medição dos tecidos vegetais foliares registrados nas fotomicrografias através dos softwares Anati Quanti (Aguiar et al., 2007) e ImageJ (disponível em <u>http://rsb.info.nih.gov/ij</u>).

2.3. Análise de dados

Preparamos uma planilha de dados incluindo nas colunas as características funcionais anatômicas e as variáveis ambientais (independentes); e nas linhas cada unidade amostral (folha/indivíduo). Calculamos então a expressão da variabilidade intraespecífica (VI) por variável anatômica como a diferença entre a mediana do valor máximo entre as 5 áreas e a mediana do valor mínimo entre as 5 áreas dividido pela mediana do valor máximo entre as 5 áreas adaptado do Índice de Plasticidade Fenotípica de Valladares et al. (2000). Conforme os autores, o valor de tal índice varia de 0 a 1, sendo que atributos com valores $\geq 0,5$ são considerados plásticos, aqui adotamos como limiar de VI $\geq 0,35$ como moderado e VI $\geq 0,50$ como alto.

Testamos os pressupostos de normalidade e homocedasticidade usando o software PAST (PAleontological STatistics), versão 3.15 (Hammer et al., 2001) e posterior transformação dos valores dos atributos funcionais não-normais (Tabela 1). Passamos a utilizar o software R v. 3.4.4 (R Core Team, 2019) para os próximos testes estatísticos. Construímos uma matriz de correlação entre as variáveis usando a função *cor()* do pacote stats (R Core Team, 2019), sendo consideradas correlacionadas variáveis com valor de correlação acima de |0,70| e eliminadas uma delas para o teste de hipótese. Para esta eliminação, usamos como critério a variável com menor sentido biológico na explicação de nossas premissas. Identificamos alta correlação entre os atributos funcionais (Material suplementar – Tabela A1) de espessura do mesofilo (ME) em relação a espessura do parênquima paliçádico (PP) e do parênquima lacunoso (PL) e a espessura das fibras (EF) em relação a espessura do lúmen da fibra (LF). Descartamos para o teste de hipótese ME por considerar as respostas individuais dos parênquimas mais relevantes para regulação das variações de vapor de água nas folhas (Scoffoni et al., 2017) e EF por considerar LF uma variável dissociada e relevante para a segurança hidráulica (Janssen et al., 2020) tendo em vista que EF é composta por LF + Parede de fibras, podendo ser "mascarada por variações de uma ou outra variável.

Atributo Funcional	Definição	Transformação de dados		
CUT (µm)	Espessura da cutícula epidérmica			
EAD (µm)	Espessura de epiderme adaxial	Log 10		
EAB (µm)	Espessura de epiderme abaxial	Raiz quadrada		
IE %	Índice estomático			
DE (estômatos cm ⁻²)	Densidade estomática	1		
FNC (µm)	Espessura feixe vascular da nervura central			
PP (µm)	Espessura do parênquima paliçádico			
PL (µm)	Espessura do parênquima lacunoso			
ME (µm)	Espessura do mesofilo da asa foliar			
PP/PL (%)	Proporção PP / PL			
AFE (g cm ⁻²)	Área foliar específica			
MS (g)	Massa seca da folha	Box-Cox		
AF (cm ⁻²)	Área foliar			
DV (vasos / mm ⁻²)	Densidade de vasos xilemáticos	Log 10		
AV μm ⁻²	Área média do lúmen dos vasos xilemáticos			
K _h (kg m Mpa ^{-1s-1})	Condutividade hidráulica teórica	Log 10		
CF (µm)	Comprimento médio de fibras			
EF (µm)	Espessura média de fibras	Log 10		
PF	Espessura da parede das fibras	Raiz quadrada		
LF	Espessura do lúmen das fibras			

Tabela 1. Atributos funcionais, suas definições e a transformação utilizada (quando necessário).

Realizamos uma MANOVA (Multivariate Analysis of Variance) com os atributos funcionais remanescentes para detectar possível diferença entre as cinco áreas utilizando a função *manova(cbind())* do pacote *stats* (R Core Team, 2019) tendo como variável preditora o sítio (variável categórica de 5 níveis). Após identificar quais variáveis colaboraram para a significância da MANOVA com a função *summary.aov()* realizamos um teste *post-hoc* de Tukey através da função *TukeyHSD()* do pacote *stats*.

Retornamos à nossa matriz de dados para avaliar a relação entre os atributos funcionais significativos da MANOVA com os preditores climáticos. Os preditores relacionados a pluviosidade e sazonalidade hídrica (ver <u>Material suplementar, Tabelas A2 e A3</u>) foram testados quanto à correlação e o fator de inflação da variância (*Variance Inflation Factors - VIF*) com a função *vif()* do pacote *rms* (Harrell Jr, 2019). A matriz com as variáveis restantes foi normalizada através da função *rescale()* do pacote *scale* (Wickham, 2018) e em

seguida utilizamos modelos lineares generalizados (*Generalized Linear Models* – GLM) com a função glm(). Selecionamos o melhor modelo para cada atributo utilizando a função dredge() do pacote *MuMIn* (Barton, 2019) e limitamos a comparação dos modelos pelo AICc (Critério de Informação de Akaike corrigido (Akaike, 1974)), sendo os modelos selecionados com Δ AICc < 2 igualmente plausíveis (Burnham e Anderson, 2002). Utilizamos o modelo mais simples e com as melhores chances de explicar a relação entre resposta e preditores.

3. RESULTADOS

3.1. Expressão da variabilidade intraespecífica nos atributos funcionais

Os atributos de Tachigali vulgaris responderam de forma bastante distinta aos locais, com destaque para alta variabilidade para o índice estomático (IE), a massa seca foliar (MS), a condutividade hidráulica teórica dos galhos (K_h), as espessuras do lúmen (LF) e da parede de fibras (PF). Tivemos ainda 10 atributos com expressão de variabilidade intraespecífica moderada $(0,35 \le VI \le 0.5)$, sendo 5 para as folhas e 5 para os galhos que tem seus valores detalhados na Tabela 2. Detectamos diferencas significativas entre o conjunto de atributos das amostras ao comparar as áreas (MANOVA F = 7,70; p < 0,0001). Ao investigar a dimensão das diferenças e quais variáveis foram responsáveis pela distinção entre as amostras, constatamos grandes variações em alguns atributos funcionais. Nas folhas, enquanto a cutícula epidérmica (CUT) foi extremamente delgada em todas as amostras, e por isso foi uma variável descartada das análises; a área foliar (AF), massa seca (MS) e a espessura do feixe vascular da nervura central (FNC) foram maiores na floresta perenifólia FLO-02; as espessuras de epiderme abaxial e adaxial (EAB e EAD), o índice estomático (IE) e a densidade estomática (DE) foram menores nessa área em relação às áreas de cerrado e cerradão. Nos caules, as principais diferenças ocorreram na condutividade hidráulica teórica (K_h) e densidade de vasos xilemáticos (DV), que foram maiores na floresta perenifólia FLO-02. A área média do lúmen dos vasos xilemáticos (AV) foi menor para a floresta FLO-02 em relação as demais áreas.

Tabela 2. Valores médios (± desvio padrão) das características morfoanatômicas de
Tachigali vulgaris em florestas e savanas do sudeste da Amazônia brasileira e transição
Amazônia-Cerrado. Letras distintas na linha indicam diferenças significativas entre as áreas
(Tukey, $p \le 0.05$); ^{ns} variável não significativa na MANOVA; ^{el} variável eliminada nas análises
exploratórias; VI: variação intraespecífica; Fito: Fitofisionomia do sítio. IE (índice estomático), DE
(densidade estomática), EAD (epiderme adaxial), EAB (epiderme abaxial), FNC (fibras da nervura
central), PP (parênquima paliçádico), PL (parênquima lacunoso), ME (mesofilo da asa foliar), MS
(massa seca por unidade foliar), PP/PL (proporção PP/PL), AF (área foliar), AFE (área foliar
específica), AV (área média dos vasos), CF (comprimento de fibras esclerenquimáticas), DV
(densidade de vasos xilemáticos), EF (espessura de fibras), Kh (condutividade hidráulica teórica), LF
(lúmen das fibras), PF (espessura da parede das fibras) e PV (parede de vasos xilemáticos).

<i>Fito</i> \rightarrow	cerrado típico	rrado típico cerradão cerradão		floresta	cerradão			
	NXV-01	NXV-02	SMT-02	FLO-02	AFL-03	VI		
Folhas								
AF	$27,21 \pm 4,82 \text{ b}$	$16,11 \pm 6,54$ c	$21{,}51\pm3{,}98~bc$	37,73 \pm 17,12 a	$19,69 \pm 3,27 \text{ bc}$	0,45		
AFE ^{ns}	$72,\!23 \pm 17,\!16$	$62,\!33\pm8,\!25$	$73,\!18 \pm 13,\!97$	$74,\!64 \pm 12,\!61$	$74,\!48 \pm 3,\!73$	0,30		
DE	292,63 \pm 35,24 a	271,85 $\pm48,\!61$ ab	$258,10 \pm 28,67$ ab	$241,\!31\pm45,\!62\text{ b}$	269,29 \pm 29,59 ab	0,41		
EAB	$14,72 \pm 1,49$ a	15,95 ± 2,52 a	$12{,}11\pm1{,}34~b$	$11,11 \pm 1,01 \text{ b}$	$12,42 \pm 1,35$ b	0,41		
EAD	$20,88 \pm 3,51$ b	25,66 ± 2,34 a	$23,50 \pm 1,51$ ab	$18,95 \pm 1,27 \text{ c}$	24,02 ± 4,11 a	0,36		
FNC	713,54 \pm 104,67 ab	$672,07 \pm 146,96$ b	715,18 \pm 128,24 ab	839,33 ± 135,61 a	684,67 ± 123,31 b	0,30		
IE	12,44 ± 1,37 a	$12,04 \pm 2,40$ a	12,80 ± 1,70 a	$7{,}55\pm1{,}26b$	$7{,}34 \pm 1{,}01 \text{ b}$	0,52		
ME el	$230,93 \pm 20,87$	$239,26 \pm 17,41$	$201,72 \pm 25,82$	$225,02 \pm 45,43$	$234,\!36\pm0,\!63$	0,43		
MS	384,98 ± 123,14 ab	277,57 ± 120,57 ab	301,61 ± 72,15 ab	540,83 ± 310,35 a	276,17 ± 81,99 b	0,71		
PL	124,10 ± 17,10 ab	127,81 ± 13,00 a	103,59 ± 13,88 b	$122,78 \pm 18,49$ ab	$120,35 \pm 30,57$ ab	0,31		
PP ^{ns}	$108,95 \pm 8,58$	113,38 ± 11,25	$99,45 \pm 14,45$	$102,24 \pm 28,80$	$114,\!01 \pm 4,\!69$	0,31		
PP/PL ^{ns}	$46,\!75\pm2,\!46$	$47,\!16\pm3,\!07$	$48,\!92\pm4,\!04$	$44{,}91\pm4{,}00$	$48,\!75\pm4,\!38$	0,17		
Galhos jovens								
AV	7399,81 ± 1621,27 a	6682,46 \pm 1315,95 ab	5331,56 \pm 1643,21 b	$5721,\!16\pm858,\!40\ b$	$6187,38 \pm 1493,29 \text{ ab}$	0,49		
CF	762,20 \pm 162,92 a	769,37 \pm 69,92 a	734,13 \pm 152,37 ab	718,18 \pm 67,17 ab	$614,33 \pm 102,13$ b	0,42		
DV	$21,\!36\pm5,\!59~c$	$26,04 \pm 4,72 \text{ bc}$	$31{,}04 \pm 3{,}86 \text{ b}$	$50{,}57\pm8{,}45~a$	$\textbf{29,88} \pm \textbf{10,44} \text{ b}$	0,49		
EF ^{el}	$19{,}52 \pm 2{,}67$	$15{,}48 \pm 2{,}39$	$17,\!87\pm5,\!11$	$16{,}80 \pm 2{,}95$	$15,\!18\pm2,\!72$	0,45		
$\mathbf{K}_{\mathbf{h}}$	$1{,}56{\cdot}10^8$ $\pm8{,}49{\cdot}10^7$ ab	$1{,}58{\cdot}10^8 \pm 6{,}53{\cdot}10^7 ab$	$1{,}25{\cdot}10^8 \pm 8{,}65{\cdot}10^7 b$	$2{,}24{\cdot}10^8\pm 9{,}13{\cdot}10^7a$	$1{,}52{\cdot}10^8 \pm 8{,}27{\cdot}10^7~ab$	0,83		
LF	$12,83 \pm 1,36$ a	$8{,}63\pm1{,}95~b$	$11,22 \pm 3,77$ ab	10,34 \pm 2,39 ab	$8{,}49 \pm 2{,}61 \text{ b}$	0,54		
PF ^{ns}	$3,34 \pm 0,84$	$\textbf{3,}\textbf{42} \pm \textbf{0,}\textbf{94}$	$\textbf{3,32} \pm \textbf{0,91}$	$3,\!23\pm0,\!38$	$\textbf{3,34} \pm \textbf{0,58}$	0,54		
PV ^{ns}	$8,\!35\pm2,\!71$	$9{,}03 \pm 1{,}39$	$8,\!67 \pm 1,\!54$	$7,\!14\pm1,\!22$	$7{,}48 \pm 2{,}13$	0,47		
Variabilidade média das variáveis 0								

3.2. Interação entre preditores climáticos e os atributos funcionais

A relação entre os atributos funcionais anatômicos e os preditores ambientais ocorreu de forma variada entre os modelos. Dos 15 atributos modelados, seis deles apresentaram melhor parcimônia em modelos constando apenas a fitofisionomia como preditor (AF, DE, EAB, FNC, MS para as folhas e DV para o caule) (Tabela 3). Nas folhas, os atributos EAB, IE e ME apresentaram melhor adequação aos modelos que incorporam o máximo déficit hídrico (MCWD), enquanto o modelo selecionado para PL indica correlação negativa com maior quantidade de dias com temperaturas elevadas (DTEMP). Os atributos caulinares AV, EF e LF também apresentaram maior parcimônia com modelos que admitem DTEMP, enquanto o modelo selecionado para K_h é composto pelos preditores do índice de sazonalidade (IS) e MCWD.

Tabela 3. Resultado das melhores combinações de GLM dos preditores ambientais em relação aos atributos funcionais de *Tachigalli vulgaris* em florestas e savanas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Os valores em **negrito** indicam o preditor que apresentou relação linear clara com a sazonalidade climática; Intercepto (Int); Preditores ambientais eliminados na seleção de modelos (–); graus de liberdade (gl); Critério de informação de Akaike corrigido (AICc); coeficiente de determinação do modelo (R²_{adj}).

	Atributo	Int	Fito	DTEMP	IS	MCWD	gl	logLik	AICc	${f R}^2_{adj}$
Atributos foliares	AF	0,140	+	-	_	-	4	44,250	-79,773	0,389
	DE	0,527	+	-	-	-	4	13,664	-18,600	0,116
	EAB	0,987	+	-0,682	-	-0,695	6	26,281	-38,977	0,273
	EAD	0,463	+	-	-	-	4	18,980	-29,234	0,375
	FNC	0,320	+	-	-	-	4	10,057	-11,388	0,135
	IE	0,886	-	-	-0,215	-0,720	4	35,724	-62,720	0,755
	PL	0,489	-	-0,290	0,201	-	4	13,470	-18,213	0,118
	ME	0,733	-	-0,401	-	-0,188	4	9,307	-9,887	0,100
	MS	-1,415	+	-	-	-	4	-13,932	36,591	0,263
	AV	0,774	-	-0,414	-	-0,317	4	16,085	-23,443	0,158
Atributos caulinares	CF	0,314	-	-	0,268	-	3	9,359	-12,290	0,156
	DV	0,287	+	-	-	-	4	32,405	-56,084	0,650
	EF	0,201	+	0,118	-	-	5	32,707	-54,304	0,132
	Kh	-0,032	-	-	0,333	0,330	4	15,591	-22,455	0,081
	LF	0,204	+	0,159	-	-	5	30,694	-50,277	0,234

Apenas modelos significativos são apresentados na tabela. A relação linear entre a variável resposta e o preditor ambiental que melhor se adequa à disposição das amostras está disponível nos apêndices – Figuras A1 e A2.



Figura 2. Vista frontal da face superior (A-E) e inferior (F-J) da epiderme foliar de *T*. *vulgaris* de amostras de 5 sítios distintos – cerrado típico NXV-01 (A/F), cerradão NXV-02 (B/G), cerradão SMT-02 (C/H), floresta perenifólia FLO-02 (D/I) e cerradão ALF-03 (E/J). Barras: 50 μm.



Figura 3. Seções transversais da folha de *Tachigali vulgaris* de cinco áreas na transição Amazônia-Cerrado. Asa foliar (A-C) de amostras de cerrado típico NXV-01, cerradão SMT-02 e floresta perenifólia FLO-02, respectivamente. Nervura central (D-E) de cerradão SMT-02 e cerradão ALF-03, respectivamente. Barras: 100 µm.



Figura 4. Seções transversais do caule de *Tachigali vulgaris* de cinco áreas na transição Amazônia-Cerrado. Amostras de cerrado típico NXV-01 (A), cerradão SMT-02 (B), floresta perenifólia FLO-02 (C e F) e cerradão ALF-03 (D e E). Presença de parênquima de preenchimento em camadas alternadas em relação as fibras do xilema. Barras: 100 µm.

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados revelaram que a variabilidade intraespecífica de *Tachigali vulgaris* expressada em seus atributos funcionais tem maior relação com a fitofisionomia dentre o conjunto de preditores que investigamos do que com preditores ambientais de sazonalidade, disponibilidade hídrica ou temperatura (Tabela S1 – Material suplementar). As variações expressas nos atributos foliares mensurados estavam relacionadas ao habitat do cerrado típico NXV-01 com maior xeromorfismo e a floresta perenifólia FLO-02 com menor xeromorfismo, alinhando-se parcialmente a nossa primeira hipótese. Características foliares como maior densidade estomática (DE), maior espessamento de epidermes (EAB e EAD) e de cutícula (CUT), maior volume de parênquima paliçádico (PP) e de fibras (presentes em FNC e MS) eram esperadas para as amostras de cerrado e cerradão da zona de menor pluviosidade e maior temperatura de NXV, seguidas de um gradiente em direção a SMT-02 e FLO-02 e xeromorfismo menos pronunciado nas amostras de ALF-03, mas o que identificamos nas amostras foi a maior similaridade dos valores dos atributos funcionais dos cerradões NXV-02, SMT-02 e ALF-03 mesmo estando sob regimes de pluviosidade constrastantes.

Fatores intimamente relacionados com o xeromorfismo, como a densidade estomática (Simioni et al., 2017; Binks et al., 2016; Falcão et al., 2015; Sugden, 1985) também se mostraram com variabilidade intraespecífica moderada (Tabela 2), uma vez que

a diferença estatística das amostras não se mostrou atrelada às zonas de pluviosidade e temperatura, mas sim à diferença de estrutura de vegetação do cerrado típico NXV-01 e floresta FLO-02. O mesmo ocorreu com a massa seca (MS) das folhas (VI = 0,71). Contudo, estes e os valores de condutividade hidráulica teórica (K_h, VI = 0,83) se mostraram muito distintos em sítios com mesma pluviosidade (pares NXV-01/NXV-02 e SMT-02/FLO-02), fato que revela uma baixa relação da VI com a pluviosidade em cada sítio e que os fatores geradores das variações podem estar relacionados a preditores não avaliados como a fertilidade e capacidade de retenção dos solos (Marimon, dados não publicados - www.forestplots.net), sensivelmente mais argilosos sob os cerradões e florestas da TAC (Elias et al., 2019) e o processo seleção e exclusão competitiva, suas histórias evolutivas e fatores filogenéticos (Braga et al., 2016).

A Transição Amazônia-Cerrado é formada por um mosaico vegetacional que tem relação direta com a composição do solo (Oliveira & Marquis, 2002), onde maiores concentrações de argila permitem sustentar fitofisionomias de cerradão, em comparação com solos sob vegetações de cerrado *sensu strictu* (Marimon-Junior & Haridasan, 2005, Elias et al., 2019). Nas formações florestais, fatores como a luminosidade e a baixa disponibilidade de fósforo nos solos (Haridasan, 2000) podem influenciar a área foliar e outros atributos funcionais diretamente relacionados ao uso da água como densidade de vasos (DV), espessuras epidérmicas (EAD e EAB) índice e densidade estomática (IE e DE).

Ao destacarmos a floresta perenifólia FLO-02 dos demais sítios e compararmos as variações anatômicas em relação a vegetação, interpretamos que a estrutura vegetacional pode ter sido responsável por algumas das variações observadas. Amostras de FLO-02, único sítio de floresta estacional perenifólia, apresentaram valores elevados na DV, MS, área foliar (AF) e fibras da nervura central (FNC) e os menores valores para EAD, EAB, IE e DE. Os indivíduos desse sítio ficam em um nível ligeiramente abaixo do dossel, em condição de micro-habitat protegido do excesso de insolação direta e consequentemente com a população sujeita a menor estresse funcional. Assim não há necessidade dos indivíduos se protegerem da elevada exposição ao sol, situação que é comum para uma planta pioneira. Nesse caso, a população de *T. vulgaris* está associada à sobrevivência durante períodos de seca, quando se comportam como espécies tolerantes à sombra (O'Brien et al., 2017).

As diferenças, mesmo que sutis entre as amostras para alguns atributos funcionais, revelaram que sob ação dos estressores ambientais as plantas alteram sua fisiologia, morfologia e desenvolvimento em resposta a mudanças ambientais (Xu et al., 2009). A questão que surgiu a partir destas análises é: a expressão da variabilidade intraespecífica para
atributos-chave no processo de sobrevivência e desenvolvimento dessas plantas está sendo suficiente para que elas se mantenham vivas? É importante questionar este fato porque *T. vulgaris*, uma espécie-chave da transição Amazônia-Cerrado, apresentou um ajuste relevante de sua anatomia foliar ao microclima em situação de sombreamento parcial pelo dossel, entretanto a resposta para as variáveis de condutividade hidráulica mensuradas (DV e AV) foram inversas, um indicativo de que os principais responsáveis pela segurança hidráulica da espécie possam estar nas folhas e não nos caules. Em observações de campo, após as últimas grandes estiagens de 2010 e 2015, constatamos que muitos exemplares de *T. vulgaris* não resistiram ao estresse hídrico e morreram em savanas e cerradões na TAC (Prestes et al. *em revisão*). Dentro dos sítios monitorados pelo PELD Cerrado-Amazônia a taxa de mortes é muito maior nas florestas, seguidas dos cerradões (Tabela 4). O que indica populações mais sensíveis de *T. vulgaris* nestas fitofisionomias.

Tabela 4. Variações populacionais a partir de 2010 entre indivíduos de *Tachigalli vulgaris* com DAP \ge 10 cm nos sítios da Transição Amazônia-Cerrado. Fonte: Prestes et al. (*em revisão*)

Áraa	2010	201	3	201	15	2017/2	2018	Saldo		
Alta	Senso	Recrutas	Mortos	Recrutas	Mortos	Recrutas	Mortos	54	uuo	
NXV-01	16	+43	0	+22	-1	+30	+2	+96	600%	
NXV-02	107	+18	-11	+21	-6	+16	+67	+105	98%	
SMT-02	7	+4	-2	+3	-2	+4	-2	+5	71%	
FLO-02	4	+3	0	0	0	0	-7	0	- 100%	

O sítio de ALF-03 não está na tabela por ter sido incorporado ao processo de amostragem em 2016 e não ter dados de remedição até a conclusão deste estudo.

É necessário ressaltar que a natureza dinâmica da vegetação na TAC está relacionada principalmente à presença de espécies de crescimento rápido, como *T. vulgaris*, extremamente importantes não apenas para a recuperação da área basal em habitats degradados, mas também para processos regenerativos naturais em áreas bem preservadas (Maracahipes-Santos et al., 2018; Reis et al., 2015). Esta natureza dinâmica das comunidades da TAC é uma realidade (Marimon et al., 2014) e nossos dados mostram que aparentemente o processo de adensamento das savanas e acúmulo de biomassa viva (Maracahipes-Santos et al., 2018) está sendo suportado pelas características anatômico-funcionais em *T. vulgaris*, com populações bem ajustadas às savanas.

Considerando a relação linear entre os atributos funcionais ligados ao uso eficiente da água e os preditores climáticos de sazonalidade dos sítios o índice estomático (IE) foi o atributo funcional que apresentou maior relação linear com a sazonalidade regional, sendo maior em sítios expostos a um maior déficit hídrico (MCWD) da última década. A ocorrência de estômatos maiores tendem a estar associados com menores IE e DE (Durand et al., 2019), condição não observada em nossas amostras. Aqui, o que realmente colaborou para a distinção do IE entre os sítios foi a presença de maior quantidade de células epidérmicas subjacentes (consequentemente, células de menor área) na superfície inferior da folha (Figura 2), acarretando variação apenas do IE entre os sítios. O fato de a maioria das plantas não possuir altas densidades estomáticas pode ser resultado da pressão evolutiva predominante para evitar a perda de água (Dow et al., 2014) e resistir a alta taxa de exposição a luminosidade. No nosso caso, independente das taxas de pluviosidade, as populações de *T. vulgaris* estão expostas à uma sazonalidade de pelo menos 4 meses de estiagem, justificando a baixa variação da DE entre os sítios.

As variações de densidade estomática (DE) pouco relacionadas à sazonalidade climática, podem interferir diretamente na regulação das trocas gasosas, pois *T. vulgaris* apresenta estômatos paracíticos (apenas duas células subsidiárias), o que pode acarretar menor pressão para o fechamento do ostíolo, em relação às espécies onde os estômatos são circundados por um número maior de células epidérmicas (Durand et al., 2019). Nesta condição, *T. vulgaris* apresenta características morfoanatômicas típica de comportamento anisohidrico, onde a planta não consegue regular com eficácia o fechamento dos estômatos para evitar a perda de água durante picos de calor e seca. O fechamento estomático lento resulta em balanço hídrico mais instável e menor conservação da água na planta. É o oposto do comportamento isohídrico, o rápido controle estomático atua na outra extremidade da cadeia de fluxo d'água e assim limita melhor as perdas transpiracionais e garante à planta balanço hídrico mais eficaz (Urban et al., 2017).

Além do controle estomático, a maioria dos autores relaciona o sucesso de plantas expostas a condições de limitação ou estresse hídrico com plasticidade fenotípica que inclui altas variações da densidade estomática (Cetin et al., 2018; Dunlap e Stettler, 2002), ponderamos aqui que tal disponibilidade depende de uma intrincada interação de fatores ambientais, estruturais e fisiológicos que alteram a capacidade de retenção de água no solo e nos próprios tecidos da planta. Com nossos dados pudemos detectar que amostras de FLO-02 se aproximaram das características foliares de ALF-03 e até mesmo apresentaram menos xeromorfismo, em contrapartida, seus valores para vasos xilemáticos dos caules aparentavam xeromorfismo mais acentuado, com menor AV e maior DV que as demais amostras, condição que não foi suficiente para sobrevivência da população (analisando o

levantamento de Prestes et al. em revisão).

A relação linear entre espessura da epiderme abaxial (EAB) com o máximo déficit hídrico (MCWD) (Material suplementar – Figuras A1), e a baixa interação das espessuras do parênquima lacunoso (PL) e do mesofilo (ME) com os preditores climáticos (Tabela 3), são indícios de investimento moderado em acúmulo de água nas folhas, pois folhas com epiderme adaxial mais espessa e mesofilo esponjoso mais fino tendem a ser mais resistentes a seca (Scoffoni et al., 2017; Binks et al., 2016). Somado a isso a informação de que a condutividade hidráulica teórica (K_h) também não apresentou relação linear clara com MCWD (Material suplementar – Figuras A2), não encontramos um sinal evidente para o controle da água nos tecidos. Outros atributos morfofuncionais como parede da epiderme espessa, podem aumentar a resistência ao déficit hídrico, otimizando as trocas e a proteção dos tecidos foliares (Bacelar et al., 2004; Oliveira et al., 2018) ao aumentar a resistência do tecido à pressão do vapor de água (Xu et al., 2014). Entretanto, nas amostras de *T. vulgaris* que estudamos, não identificamos indicações relevantes para tais processos de adaptação nessas populações (Figura 3), o que revela plasticidade suficientemente baixa para limitar o sucesso da planta sob condições ampliadas de estresse (Oliveira et al., 2018).

Nossas amostras de *T. vulgaris* apresentaram muitos conjuntos de vasos com grande quantidade de células parenquimáticas no entorno (Figura 4). Estas células tendem a formar um estoque de água no tecido caulinar, conferindo às plantas acesso a uma fonte de água mais próxima das folhas e, portanto, com maior eficiência de mobilização do que a água acessada diretamente do solo (Bittencourt et al., 2016). Todavia, esta condição implica em diminuição ao suporte lateral fornecido pelas fibras (Jacobsen et al., 2005) e tornam os vasos mais susceptíveis à cavitação em caso de seca e calor. Apesar da interação positiva para a relação comprimento de fibras/sazonalidade (CF/IS) (<u>Material suplementar – Figura A2</u>), há maior amplitude dessa característica nas áreas de maior sazonalidade (cerrado e cerradão de NXV) e que o aumento do comprimento não foi acompanhado pelo aumento de espessura das fibras (Tabela 2).

O baixo coeficiente de determinação da maioria dos modelos e a baixa relação linear dos atributos com os preditores climáticos, sobretudo dos atributos caulinares (Tabela 3) são evidências de que a distribuição e o sucesso de populações de *T. vulgaris* estejam mais relacionadas a outros fatores não avaliados neste estudo, como a luminosidade, fertilidade do solo, entre outros. Isso não descarta a hipótese de que o aumento do estresse ambiental gerado pelas mudanças climáticas pode promover grandes perdas a estas populações. Para lidar com a escassez de água e aumento da temperatura, vasos xilemáticos de paredes

reforçadas seriam de grande valia (Bittencourt et al., 2016), assim como fibras mais grossas (Jacobsen et al., 2005) e maior quantidade de fibras próximas aos vasos xilemáticos (Gleason et al., 2016), o que não acontece com *T. vulgaris*.

O conjunto de atributos relacionados à condução da água das raízes até as folhas tem sua participação na tensão de coluna de água no interior do caule (Gleason et al., 2016) e no potencial hídrico foliar (\u03c8f) da planta (Binks et al., 2016; Durand et al., 2019). Neste caso, T vulgaris apresentou em testes de wf valores mais negativos que espécies de eucalipto (plantas exóticas amplamente utilizadas em plantios comerciais) (Gonçalves, 2018), bem como em relação à outras plantas nativas do sul da Amazônia, revelando menor controle estomático (Jancoski, 2019). Esta condição aumenta a tensão da coluna de água no interior dos vasos xilemáticos e também o risco de morte dessas espécies em períodos de estiagem prolongada. Há registros de que a elevada mortalidade de espécies de eucaliptos em savanas australianas alterou a dinâmica estrutural dessas vegetações anos após períodos severos de estiagem (Fensham et al., 2015), o que pode também estar ocorrendo nas savanas sulamericanas. Considerando que um número reduzido de espécies arbóreas é responsável por gerar condições à sucessão ecológica (Maracahipes-Santos et al., 2018) e consequente acúmulo de carbono no processo de sucessão cerrado → cerradão, a sensibilidade desta e de outras espécies arbóreas à eventos severos de seca colaboram diretamente para o crescimento das concentrações de CO₂ atmosférico (Phillips et al., 2009) e para a aceleração do aquecimento global.

5. CONCLUSÃO

Considerando os resultados apresentados, concluímos que *Tachigali vulgaris* apresenta adaptabilidade decorrente de sua variabilidade intraespecífica. Houve incremento de xerofilia nos atributos foliares e as variações de área foliar, índice estomático, densidade estomática e espessura da epiderme abaxial indicam que populações da espécie em savana estejam aparatadas com estruturas mais resistentes aos estressores ambientais da transição Amazônia-Cerrado que as populações de cerradão ou florestas.

Surpreendentemente, revelamos que a expressão da variabilidade fenotípica nos atributos funcionais ligados ao uso eficiente da água em *T. vulgaris* está mais relacionada à fitofisionomia de ocorrência das populações do que a preditores ambientais de pluviosidade, temperatura ou sazonalidade. O baixo poder explicativo dos modelos lineares generalizados

para espessura epidérmica abaxial, espessura de parênquima lacunoso e área do lúmen dos vasos xilemáticos, indicam que a sobrevivência destas plantas em ambientes de estresse climático variável depende pouco destas variações anatômicas, tendo apenas o índice estomático um melhor modelo explicativo de sua variação relacionada ao Índice de Sazonalidade (IS) e ao Déficit Hídrico climatológico Máximo (MCWD). Apesar das populações das savanas apresentarem melhor condição de sobrevivência frente os estressores ambientais, suas características não garantem que os indivíduos sobrevivam à intensificação dos períodos de estiagem da transição Amazônia-Cerrado. Além disso, estudos que registrem a fisiologia da espécie em campo e as diferentes taxas de mortalidade entre indivíduos jovens e adultos podem nos revelar mais sobre as respostas de *T. vulgaris* ao ambiente em mudança e os riscos para o processo natural de estabelecimento e restabelecimento de florestas na transição Amazônia-Cerrado onde não ocorre o fogo.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, T.V., Sant'anna-Santos, B.F., Azevedo, A.A., Ferreira, R.S., 2007. ANATI QUANTI: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. Planta Daninha 25, 649–659. <u>https://doi.org/10.1590/S0100-83582007000400001</u>
- Akaike, H., 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. IEEE Trans. Automat. Contr. 19, 716–723. <u>https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705</u>
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol. Zeitschrift 22, 711–728. <u>https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507</u>
- Anderegg, W.R.L., Flint, A., Huang, C.Y., Flint, L., Berry, J.A., Davis, F.W., Sperry, J.S., Field, C.B., 2015. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. Nat. Geosci. 8, 367–371. <u>https://doi.org/10.1038/ngeo2400</u>
- Aragão, L.E.O.C., Malhi, Y., Roman-Cuesta, R.M., Saatchi, S., Anderson, L.O., Shimabukuro, Y.E., 2007. Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. Geophys. Res. Lett. 34, L07701. <u>https://doi.org/10.1029/2006GL028946</u>
- Bacelar, E.A., Correia, C.M., Moutinho-Pereira, J.M., Gonçalves, B.C., Lopes, J.I., Torres-Pereira, J.M.G., 2004. Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. Tree Physiol. 24, 233–239. https://doi.org/10.1093/treephys/24.2.233

- Barton, K., 2019. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.15. https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn
- Binks, O., Meir, P., Rowland, L., Da Costa, A.C.L., Vasconcelos, S.S., De Oliveira, A.A.R., Ferreira, L., Mencuccini, M., 2016. Limited acclimation in leaf anatomy to experimental drought in tropical rainforest trees. Tree Physiol. 36, 1550–1561. https://doi.org/10.1093/treephys/tpw078
- Bittencourt, P.R.L., Pereira, L., Oliveira, R.S., 2016. On xylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety–efficiency tradeoff. New Phytol. 211, 1152–1155. <u>https://doi.org/10.1111/nph.14044</u>
- Braga, N. da S., Vitória, A.P., Souza, G.M., Barros, C.F., Freitas, L., 2016. Weak relationships between leaf phenology and isohydric and anisohydric behavior in lowland wet tropical forest trees. Biotropica 48, 453–464. <u>https://doi.org/10.1111/btp.12324</u>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. A practical information-theoretic approach, 2nd ed, Model selection and multimodel inference. Springer, New York.
- Caioni, C., Silvério, D.V., Macedo, M.N., Coe, M.T., Brando, P.M., 2020. Droughts amplify differences between the energy balance components of Amazon forests and croplands. Remote Sens. 12, 525. <u>https://doi.org/10.3390/rs12030525</u>
- Cetin, M., Sevik, H., Yigit, N., 2018. Climate type-related changes in the leaf micromorphological characters of certain landscape plants. Environ. Monit. Assess. 190, 404. <u>https://doi.org/10.1007/s10661-018-6783-3</u>
- Dow, G.J., Berry, J.A., Bergmann, D.C., 2014. The physiological importance of developmental mechanisms that enforce proper stomatal spacing in *Arabidopsis thaliana*. New Phytol. 201, 1205–1217. <u>https://doi.org/10.1111/nph.12586</u>
- Dunlap, J.M., Stettler, R.F., 2002. Variation in leaf epidermal and stomatal traits of *Populus trichocarpa* from two transects across the Washington Cascades. Can. J. Bot. 79, 528–536. <u>https://doi.org/10.1139/cjb-79-5-528</u>
- Durand, M., Brendel, O., Buré, C., Le Thiec, D., 2019. Altered stomatal dynamics induced by changes in irradiance and vapour-pressure deficit under drought: impacts on the whole plant transpiration efficiency of poplar genotypes. New Phytol. https://doi.org/10.1111/nph.15710
- Elias, F., Marimon Junior, B.H., de Oliveira, F.J.M., de Oliveira, J.C.A., Marimon, B.S., 2019. Soil and topographic variation as a key factor driving the distribution of tree flora in the Amazonia/Cerrado transition. Acta Oecologica 100, 103467. https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103467

- Esquivel-Muelbert, A., Baker, T.R., Dexter, K.G., Lewis, S.L., Brienen, R.J.W., Feldpausch, T.R., Lloyd, J., Monteagudo-Mendoza, A., Arroyo, L., ..., Phillips, O.L., 2019.
 Compositional response of Amazon forests to climate change. Glob. Chang. Biol. 25, 39–56. <u>https://doi.org/10.1111/gcb.14413</u>
- Falcão, H.M., Medeiros, C.D., Silva, B.L.R., Sampaio, E.V.S.B., Almeida-Cortez, J.S., Santos, M.G., 2015. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. For. Ecol. Manage. 340, 62–69. <u>https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2014.12.029</u>
- Felfili, J.M., Silva Júnior, M.C., Nogueira, P.E., 1998. Levantamento da Vegetação Arbórea na região de Nova Xavantina, MT. Bol. do Herbário Ezechias Paulo Heringer 3, 63–81.
- Fensham, R.J., Fairfax, R.J., Ward, D.P., 2009. Drought-induced tree death in savanna. Glob. Chang. Biol. 15, 380–387. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01718.x</u>
- Fensham, R.J., Fraser, J., MacDermott, H.J., Firn, J., 2015. Dominant tree species are at risk from exaggerated drought under climate change. Glob. Chang. Biol. 21, 3777–3785. <u>https://doi.org/10.1111/gcb.12981</u>
- Fidalgo, O., Bonini, V.L.R., 1989. Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico. Secretaria do Meio Ambiente.
- Giardina, F., Konings, A.G., Kennedy, D., Alemohammad, S.H., Oliveira, R.S., Uriarte, M., Gentine, P., 2018. Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. Nat. Geosci. 11, 405–409. <u>https://doi.org/10.1038/s41561-018-0133-5</u>
- Gleason, S.M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U.G., Pratt, R.B., Bhaskar, R., Brodribb, T.J., Bucci, S.J., Cao, K.-F., Cochard, H., Delzon, S., Domec, J.-C., Fan, Z.-X., Feild, T.S., Jacobsen, A.L., Johnson, D.M., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., McCulloh, K.A., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Morris, H., Nardini, A., Pittermann, J., Plavcová, L., Schreiber, S.G., Sperry, J.S., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. New Phytol. 209, 123–136. https://doi.org/10.1111/nph.13646
- Gonçalves, M.D.A., 2018. Potencial hídrico foliar entre a espécie nativa *Tachigali vulgaris* e híbrido exótico *Eucalyptus urophilla x e. grandis* na transição Amazônia-Cerrado. Universidade do Estado de Mato Grosso.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontol. Electron. 4, 9.
- Hanba, Y.T., Kogami, H., Terashima, I., 2002. The effect of growth irradiance on leaf

anatomy and photosynthesis in Acer species differing in light demand. Plant, Cell Environ. 25, 1021–1030. <u>https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00881.x</u>

- Haridasan, M., 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. Rev. Bras. Fisiol. Veg. 12, 54–64.
- Harrell Jr, F.E., 2019. rms: Regression Modeling Strategies. R package version 5.1-4. https://CRAN.R-project.org/package=rms
- Hubau, W., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Affum-Baffoe, K., Beeckman, H., Cuní-Sanchez, A., Daniels, A.K., Ewango, C.E.N., Fauset, S., ..., Zemagho, L., 2020. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. Nature 579, 80–87. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2035-0
- Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., Pratt, R.B., Paddock, W.A., Davis, S.D., 2005. Do Xylem Fibers Affect Vessel Cavitation Resistance? Plant Physiol. 139, 546–556. https://doi.org/10.1104/PP.104.058404
- Jancoski, H.S., 2019. Características morfofuncionais de árvores em resposta à sazonalidade climática e herbivoria na transição Cerrado-Amazônia. Universidade do Estado de Mato Grosso. <u>http://portal.unemat.br/media/files/halina-soares.pdf</u>
- Janssen, T.A.J., Hölttä, T., Fleischer, K., Naudts, K., Dolman, H., 2020. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. Plant. Cell Environ. 43, 965–980. <u>https://doi.org/10.1111/pce.13687</u>
- Jiménez-Muñoz, J.C., Mattar, C., Barichivich, J., Santamaría-Artigas, A., Takahashi, K., Malhi, Y., Sobrino, J.A., Schrier, G. Van Der, 2016. Record-breaking warming and extreme drought in the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015-2016. Sci. Rep. 6, 1–7. <u>https://doi.org/10.1038/srep33130</u>
- Kraus, J.E., Arduin, M., 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal Google Acadêmico, 1st ed. Edur, Seropédica.
- Kraus, J.E., de Sousa, H.C., Rezende, M.H., Castro, N.M., Vecchi, C., Luque, R., 1998.
 Astra Blue and Basic Fuchsin Double Staining of Plant Materials. Biotech. Histochem. 73, 235–243. <u>https://doi.org/10.3109/10520299809141117</u>
- Lee, J.E., Frankenberg, C., Van Der Tol, C., Berry, J.A., Guanter, L., Boyce, C.K., Fisher, J.B., Morrow, E., Worden, J.R., Asefi, S., Badgley, G., Saatchi, S., 2013. Forest productivity and water stress in Amazonia: Observations from GOSAT chlorophyll fluorescence. Tohoku J. Exp. Med. 230, 20130171. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0171

Maracahipes-Santos, L., Santos, J.O. dos, Reis, S.M., Lenza, E., 2018. Temporal changes in

species composition, diversity, and woody vegetation structure of savannas in the Cerrado-Amazon transition zone. Acta Bot. Brasilica 32, 254–263. https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0316

- Marimon, B.S., Lima, E. de S., Duarte, T.G., Chieregatto, L.C., Ratter, J.A., 2006. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian forest ecotone. Edinburgh J. Bot. 63, 323–341. https://doi.org/10.1017/S0960428606000576
- Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H.A., Lopez-Gonzalez, G., Lloyd, J., Franczak, D.D., de Oliveira, E.A., Maracahipes, L., Miguel, A., Lenza, E., Phillips, O.L., 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. Plant Ecol. Divers. 7, 281–292. <u>https://doi.org/10.1080/17550874.2013.818072</u>
- Marimon-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. https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400026
- Markesteijn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., Sack, L., 2011. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. New Phytol. 191, 480–495. <u>https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x</u>
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., Yepez, E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytol. 178, 719–739. <u>https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x</u>
- O'Brien, M.J., Engelbrecht, B.M.J., Joswig, J., Pereyra, G., Schuldt, B., Jansen, S., Kattge, J., Landhäusser, S.M., Levick, S.R., Preisler, Y., Väänänen, P., Macinnis-Ng, C., 2017. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. J. Appl. Ecol. 54, 1669–1686. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2664.12874</u>
- Oliveira, I., Meyer, A., Afonso, S., Gonçalves, B., 2018. Compared leaf anatomy and water relations of commercial and traditional *Prunus dulcis* (Mill.) cultivars under rain-fed conditions. Sci. Hortic. (Amsterdam). 229, 226–232. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.11.015
- Oliveira, P.S., Marquis, R.J., 2002. The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna, 1st ed. Columbia University Press, New York.
- Ouédraogo, D.-Y., Mortier, F., Gourlet-Fleury, S., Freycon, V., Picard, N., 2013. Slow-

growing species cope best with drought: evidence from long-term measurements in a tropical semi-deciduous moist forest of Central Africa. J. Ecol. 101, 1459–1470. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12165

- Pausas, J.G., Keeley, J.E., Schwilk, D.W., 2017. Flammability as an ecological and evolutionary driver. J. Ecol. 105, 289–297. <u>https://doi.org/10.1111/1365-2745.12691</u>
- Phillips, O.L., Aragao, L.E.O.C., Lewis, S.L., Fisher, J.B., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C.A., van der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T.R., Banki, O., Blanc, L., Bonal, D., Brando, P., Chave, J., de Oliveira, A.C.A., Cardozo, N.D., Czimczik, C.I., Feldpausch, T.R., Freitas, M.A., Gloor, E., Higuchi, N., Jimenez, E., Lloyd, G., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Neill, D.A., Nepstad, D., Patino, S., Penuela, M.C., Prieto, A., Ramirez, F., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Thomas, A.S., Steege, H. t., Stropp, J., Vasquez, R., Zelazowski, P., Davila, E.A., Andelman, S., Andrade, A., Chao, K.-J., Erwin, T., Di Fiore, A., C., E.H., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Cruz, A.P., Pitman, N.C.A., Vargas, P.N., Ramirez-Angulo, H., Rudas, A., Salamao, R., Silva, N., Terborgh, J., Torres-Lezama, A., 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. Science (80-.). 323, 1344–1347. https://doi.org/10.1126/science.1164033
- R Core Team, 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S., Atkinson, R., Ribeiro, J.F., 1996. Analysis of the floristic composition of the brazilian cerrado vegetation II: Comparison of the woody vegetation of 98 areas. Edinburgh J. Bot. 53, 153–180.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S., Ribeiro, J.F., 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas.
 Edinburgh J. Bot. 60, 57–109. https://doi.org/10.1017/S0960428603000064
- Ratter, J.A., Richards, P.W., Argent, G., R., G.D., 1973. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo expedition area. Philos. Trans. fo R. Soc. London 226, 449–492.
- Reis, S.M., Lenza, E., Marimon, B.S., Gomes, L., Forsthofer, M., Morandi, P.S., Marimon Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Elias, F., Reis, S.M., Lenza, E., Marimon, B.S., Gomes, L., Forsthofer, M., Morandi, P.S., Marimon Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Elias, F., 2015. Post-fire dynamics of the woody vegetation of a savanna forest (Cerradão) in the Cerrado-Amazon transition zone. Acta Bot. Brasilica 29, 408–416. https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0009

Ribeiro, J.F., Walter, B.M.T., 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado, in: Sano, S.M.,

Almeida, S.P. de (Eds.), Cerrado: Ambiente e Flora. EMBRAPA-CPAC, Planaltina, pp. 89–166.

- Roeser, K.R., 1972. Die nadel der schwarzkiefer-massenprodukt und kunstwerk der natur. Mikrokosmos 61, 33–36.
- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A., de Carvalho Ramos Silva, L., Haridasan, M., Sternberg, L.S.L., Franco, A.C., 2013. Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. Trees 27, 1139–1150. <u>https://doi.org/10.1007/s00468-013-0864-2</u>
- Rowland, L., Da Costa, A.C.L.L., Galbraith, D.R., Oliveira, R.S., Binks, O.J., Oliveira, A.A.R.R., Pullen, A.M., Doughty, C.E., Metcalfe, D.B., Vasconcelos, S.S., Ferreira, L. V., Malhi, Y., Grace, J., Mencuccini, M., Meir, P., 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. Nature 528, 119–122. https://doi.org/10.1038/nature15539
- Scoffoni, C., Albuquerque, C., Brodersen, C.R., Townes, S. V., John, G.P., Cochard, H., Buckley, T.N., McElrone, A.J., Sack, L., 2017. Leaf vein xylem conduit diameter influences susceptibility to embolism and hydraulic decline. New Phytol. 213, 1076– 1092. <u>https://doi.org/10.1111/nph.14256</u>
- Simioni, P.F., Eisenlohr, P. V., Pessoa, M.J.G., Silva, I.V. da, 2017. Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: Do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? Flora 226, 38–46. <u>https://doi.org/10.1016/J.FLORA.2016.11.004</u>
- Smith, F.H., Smith, E.C., 1942. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. Am. J. Bot. 29, 464–471. <u>https://doi.org/10.2307/2437312</u>
- Stropp, J., dos Santos, I.M., Correia, R.A., dos Santos, J.G., Silva, T.L.P., dos Santos, J.W., Ladle, R.J., Malhado, A.C.M., 2017. Drier climate shifts leaf morphology in Amazonian trees. Oecologia 185, 525–531. <u>https://doi.org/10.1007/s00442-017-3964-7</u>
- Sugden, A.M., 1985. Leaf anatomy in a Venezuelan montane forest. Bot. J. Linn. Soc. 90, 231–241. <u>https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1985.tb00383.x</u>
- Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., Carmel, Y., Coomes, D.A., Coulson, T., Emmerson, M.C., Hails, R.S., Hays, G.C., Hodgson, D.J., Hutchings, M.J., Johnson, D., Jones, J.P.G.G., Keeling, M.J., Kokko, H., Kunin, W.E., Lambin, X., Lewis, O.T., Malhi, Y., Mieszkowska, N., Milner-Gulland, E.J., Norris, K., Phillimore, A.B., Purves, D.W., Reid, J.M., Reuman, D.C., Thompson, K., Travis, J.M.J.J., Turnbull, L.A., Wardle, D.A., Wiegand, T., 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. J. Ecol. 101, 58–67. https://doi.org/10.1111/1365-

2745.12025

- Swenson, S.C., 2012. GRACE monthly land water mass grids netcdf release 5.0. Ver. 5.0. PO.DAAC, CA, USA. <u>https://doi.org/10.5067/TELND-NC005</u>
- Urban, L., Aarrouf, J., Bidel, L.P.R., 2017. Assessing the effects of water deficit on photosynthesis using parameters derived from measurements of leaf gas exchange and of chlorophyll a fluorescence. Front. Plant Sci. 8, 2068. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02068
- Valladares, F., Wright, S.J., Lasso, E., Kitajima, K., Pearcy, R.W., 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. Ecology 81, 1925–1936. <u>https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1925:PPRTLO]2.0.CO;2</u>
- Wickham, H., 2018. scales: Scale Functions for Visualization. <u>https://cran.r-</u> project.org/web/packages/scales/index.html
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., 2019. dplyr: A Grammar of Data Manipulation.
- Xu, F., Guo, W., Xu, W., Wei, Y., Wang, R., 2009. Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? Prog. Nat. Sci. 19, 1789–1798. <u>https://doi.org/10.1016/J.PNSC.2009.10.001</u>

Xu, L., Feng, Y., Fan, Z., Yun, D., 2014. Research into the grading method of kiwi fruit based on volume estimation and surface defect. INMATEH - Agric. Eng. 44, 93–102. https://doi.org/10.1038/nmeth.2089

AGRADECIMENTOS – (para o paper)

We thank the Brazilian National Council of Science and Technology (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq) for the PVE project #401279 (Professor Oliver L. Phillips, University of Leeds-UK) and CNPq/PPBio project (#457602). B. H. Marimon-Junior and B. S. Marimon received productivity grants (PQ) from the CNPq. This study was also supported by PELD/CNPq (#403725/2012-7), and USA-NAS/PEER (#PGA-2000005316) and FAPEMAT – Fundação de Amparo à Pesquisa de Mato Grosso (Projeto Rede Floresta #0589267/2016).

São coautores deste paper: Ben Hur Marimon Junior, Ivone Vieira da Silva, Rosangela Rodrigues da Rosa Campos, Beatriz Schwantes Marimon, Oliver Phillips.

7. APÊNDICES

Tabela A1: Matriz de correlação de Pearson entre os atributos funcionais de *Tachigali vulgaris* provenientes de 5 sítios de vegetação nativa em florestas e savanas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Definição das siglas na tabela 1.

Phoin 1.00 0.06 0.06 0.07 0.09 0.01 0.01 0.02 0.02 0.01 0.02 0.0<		Pluvi	IS	MCWD	EVPminS	ASminS	AF	AFE	MS	PP	PL	PP/PL	ME	FNC	EAD	EAB	IE	DE	PV	DV	AV	K_{h}	PF	LF	EF	CF
IN 0.00 0.06 0.00 0.01 <	Pluvi	1,00	-1,00	0,86	0,87	-0,99	-0,01	0,21	0,32	0,02	-0,13	0,16	-0,05	0,02	0,03	<u>-0,51</u>	<u>-0,67</u>	-0,16	-0,24	0,29	-0,25	-0,04	-0,01	-0,26	-0,24	-0,43
MCWD 1,00 0,09 0,00 0,01 <	IS		1,00	-0,86	-0,86	0,99	0,02	-0,21	-0,32	-0,02	0,13	-0,16	0,05	-0,02	-0,03	<u>0,51</u>	<u>0,67</u>	0,16	0,24	-0,29	0,25	0,04	0,01	0,26	0,24	0,43
EVPmins1000.080.150.180.170.010.020.010.110.110.110.100.050.050.050.010.100.100.010.010.01ASminS1000.010.0	MCWD			1,00	0,99	-0,86	0,21	0,19	0,23	0,05	0,04	-0,03	0,08	0,15	-0,19	-0,50	-0,86	-0,20	-0,33	0,45	-0,17	0,19	-0,02	-0,28	-0,25	-0,39
ASminS1000.060.010	EVPminS				1,00	-0,88	0,15	0,18	0,27	0,09	0,06	-0,01	0,11	0,11	-0,14	-0,44	-0,85	-0,15	-0,32	0,36	-0,13	0,17	-0,01	-0,29	-0,26	-0,41
AF1000.010.280.280.290.20<	ASminS					1,00	0,06	-0,19	-0,36	-0,06	0,10	-0,17	0,01	0,02	-0,07	0,44	0,66	0,12	0,23	-0,21	0,20	0,04	0,00	0,28	0,25	0,44
AFE1000.350.400.270.470.410.100.200.10	AF						1,00	-0,01	0,28	0,29	0,23	-0,02	0,29	0,50	-0,46	-0,37	-0,24	-0,08	-0,20	0,29	-0,11	0,13	0,05	0,19	0,18	0,05
MS1,000,460,310,150,460,250,160,160,160,110,110,100,100,11	AFE							1,00	-0,35	-0,40	-0,27	-0,17	-0,41	-0,10	-0,29	-0,20	-0,13	-0,06	-0,13	0,06	-0,18	-0,12	0,04	0,08	0,12	-0,11
PP1,000,570,430,860,200,100,030,230,000,160,080,080,080,16	MS								1,00	0,46	0,31	0,15	0,46	0,25	0,15	-0,06	-0,13	0,08	0,05	-0,12	-0,01	-0,12	-0,01	-0,08	-0,12	-0,11
PL 1,00 -0,47 0,89 0,41 0,18 0,12 0,01 -0,03 0,00 -0,05 -0,22 -0,25 0,21 PP/PL 1,00 -0,06 -0,26 0,08 -0,05 0,12 0,02 -0,10 0,12 -0,08 0,03 0,00 0,05 0,22 -0,25 0,33 ME 1,00 0,09 0,21 0,15 -0,12 0,10 -0,06 0,04 0,0 0,05 0,22 0,25 0,23 0,15 0,11 0,02 -0,10 0,12 0,06 0,03 0,01 0,00 0,05 0,02 0,03 0,01 0,00 0,01 0,05 0,01 0,01 0,00 0,01 0,00 0,01<	PP									1,00	0,57	0,43	0,86	0,20	0,20	0,10	-0,03	0,23	0,00	-0,16	0,08	-0,03	-0,08	-0,16	-0,18	-0,08
PP/PL1,00-0,06-0,260,08-0,050,140,120,02-0,190,12-0,08-0,030,060,05-0,23ME1,000,390,310,15-0,120,160,16-0,160,06-0,070,060,04-0,100,250,280,120,180,070,080,070,080,070,000,010,050,010,010,050,010,010,050,010,010,050,010,010,050,01	PL										1,00	-0,47	0,89	0,41	0,18	0,18	-0,12	0,11	-0,03	-0,01	-0,03	0,00	-0,05	-0,22	-0,25	0,26
ME 1,00 0,39 0,21 0,15 -0,12 0,17 -0,06 -0,07 0,06 0,04 -0,10 -0,25 -0,28 0,11 FNC 1,00 -0,26 -0,17 -0,12 -0,18 0,06 0,01 -0,17 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,17 0,08 -0,17 0,08 -0,17 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 -0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 -0,07 0,08 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 0,01 <	PP/PL											1,00	-0,06	-0,26	0,08	-0,05	0,14	0,12	0,02	-0,19	0,12	-0,08	-0,03	0,06	0,05	-0,39
FNC 1,00 -0,26 -0,17 -0,18 0,06 0,31 -0,17 0,08 -0,07 0,00 0,11 EAD 1,00 0,36 0,12 0,14 0,34 -0,29 0,05 -0,18 0,09 -0,23 -0,29 0,05 -0,18 0,09 -0,23 -0,29 0,05 -0,18 0,09 -0,23 -0,29 0,05 -0,18 0,09 -0,23 -0,29 0,05 -0,18 0,09 -0,23 -0,19 0,25 -0,12 -0,10 -0,15 0,23 -0,15 0,23 -0,15 0,23 -0,12 -0,15 0,23 -0,12 -0,15 0,23 0,21 -0,10 0,15 0,23 0,21 -0,15 0,23 0,21 -0,10 0,15 0,23 0,21 -0,15 0,23 0,21 0,10 0,12 0,11 0,01 0,03 0,01 0,03 0,01 0,03 0,01 0,03 0,01 0,03 0,01 0,03 0,01 0,03 0,01 0,03 0,01 0,03 0,01 0,03 0,01 0,03	ME												1,00	0,39	0,21	0,15	-0,12	0,17	-0,06	-0,07	0,06	0,04	-0,10	-0,25	-0,28	0,12
EAD 1,00 0,36 0,12 0,14 0,34 -0,29 0,05 -0,18 0,09 -0,32 -0,29 0,05 EAB 1,00 0,42 0,28 0,26 -0,49 0,25 -0,12 -0,12 -0,15 0,2 IE 1,00 0,50 -0,28 0,00 -0,28 0,01 -0,12 0,11 0,01 0,09 -0,03 0,01	FNC													1,00	-0,26	-0,17	-0,21	-0,18	0,06	0,31	-0,17	0,08	-0,07	0,07	0,00	0,10
EAB 1,00 0,42 0,28 0,26 -0,49 0,25 -0,12 -0,12 -0,15 0,2 IE 1,00 0,50 0,23 -0,40 0,07 -0,26 -0,03 0,23 0,21 0,23 0,21 0,09	EAD														1,00	0,36	0,12	0,14	0,34	-0,29	0,05	-0,18	0,09	-0,32	-0,29	0,04
IE 1,00 0,50 0,23 -0,40 0,07 -0,26 -0,03 0,23 0,21 0,22 DE 1,00 -0,06 -0,28 0,10 -0,12 0,11 -0,00	EAB															1,00	0,42	0,28	0,26	-0,49	0,25	-0,12	-0,07	-0,12	-0,15	0,21
DE 1,00 -0,06 -0,28 0,10 -0,12 0,11 -0,01 0,09 -0,0 PV 1,00 -0,28 0,02 -0,18 0,03 -0,01 -0,03 0,1	IE																1,00	<u>0,50</u>	0,23	-0,40	0,07	-0,26	-0,03	0,23	0,21	0,23
PV 1,00 -0,28 0,02 -0,18 0,03 -0,01 -0,03 0,1	DE																	1,00	-0,06	-0,28	0,10	-0,12	0,11	-0,01	0,09	-0,08
	PV																		1,00	-0,28	0,02	-0,18	0,03	-0,01	-0,03	0,10
DV -0,35 0,36 -0,16 -0,12 -0,16 -0,0	DV																			1,00	-0,35	0,36	-0,16	-0,12	-0,16	-0,04
AV 1,00 0,73 -0,09 0,16 0,11 -0,0	AV																				1,00	0,73	-0,09	0,16	0,11	-0,05
K_h 1,00 -0,19 0,10 0,02 -0,0	\mathbf{K}_{h}																					1,00	-0,19	0,10	0,02	-0,08
PF 1,00 0,20 <u>0,55</u> 0,0	PF																						1,00	0,20	<u>0,55</u>	0,06
LF 1,00 0,90 0,0	LF																							1,00	0,90	0,01
EF 1,00 0,0	EF																								1,00	0,04
CF 1,0	CF																									1,00

Valores superiores a |0,7| são considerados altamente correlacionados (em negrito). Em negrito correlação forte e sublinhado correlação moderada.

	Área	ALF-03	FLO-02	SMT-02	NXV-02	NXV-01
	Pluvi	2163,30	1844,91	1843,87	1602,15	1595,52
	IS	10,48	14,15	14,14	16,89	16,93
	MCWD	-4,85	-21,02	-65,73	-69,83	-69,83
	DTEMP	181	192	211	196	196
Período seco	EVPS	120,17	101,29	46,20	42,28	42,28
	ASS	-13,19	-11,80	-11,80	-11,45	-11,45
	EVPminS	49,60	31,80	2,00	2,50	2,50
	ASminS	-35,18	-30,36	-30,36	-27,95	-27,95
Período Chuvoso	EVPC	47,66	65,48	79,85	67,90	67,90
	ASC	7,35	4,27	4,51	3,19	3,19
	EPVmaxC	110,30	171,60	156,10	154,80	154,80
	ASmaxC	60,66	46,10	46,10	33,54	33,54

Tabela A2. Características locais de 5 sítios de vegetação nativa em florestas e savanas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado onde coletamos *T. vulgaris*.

Dados dos acrônimos e unidades de medida: precipitação média anual (Pluvi, mm ano⁻¹); Índice de Sazonalidade (IS); Déficit Hídrico Climatológico Máximo (MCWD); dias com temperatura máxima $\geq 32^{\circ}$ C; evapotranspiração média do período seco (EVPS, mm mês⁻¹); evapotranspiração no mês mais seco (EVPminS, mm mês⁻¹); espessura média de água no solo no período seco (ASS, cm mês⁻¹); espessura equivalente da água no solo no mês mais seco (ASS, cm mês⁻¹); evapotranspiração média do período chuvoso (EVPC, mm mês⁻¹); evapotranspiração no mês mais seco (EVPC, mm mês⁻¹); evapotranspiração no mês mais úmido (EVPmaxC, mm mês⁻¹); espessura média de água no solo no período chuvoso (ASC, cm mês⁻¹); espessura de água no solo no mês mais úmido (ASmaxC, cm mês⁻¹). Meses de estiagem: junho-setembro; meses chuvosos: novembro-março. Os valores são médias para a década 2006-2015 excluindo o ano de 2010.

Tabela A3. Matriz de correlação de Pearson entre os preditores climáticos de 5 sítios de vegetação nativa em florestas e savanas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado onde coletamos *T. vulgaris*. Definição das siglas na tabela A2.

	IS	MCWD	EVPS	ASS	EVPminS	ASminS	EVPC	ASC	EPVmaxC	ASminC	DTEMP
Pluvi	-1	0,86	0,85	-0,95	0,87	-0,99	-0,64	0,98	-0,71	1	-0,5
IS		-0,86	-0,85	0,95	-0,86	0,99	0,64	-0,98	0,71	-1	0,5
MCWD			1	-0,83	0,99	-0,86	-0,79	0,82	-0,51	0,86	-0,76
EVPS				-0,82	0,99	-0,85	-0,79	0,82	-0,5	0,85	-0,77
ASS					-0,87	0,98	0,8	-0,99	0,88	-0,94	0,65
EVP _{min} S						-0,88	-0,85	0,85	-0,6	0,86	-0,82
AS _{min} S							0,71	-1	0,79	-0,99	0,57
EVPC								-0,72	0,77	-0,61	0,97
ASC									-0,83	0,97	-0,57
EPV _{max} C										-0,68	0,6
AS _{min} C											-0,47

Valores superiores a |0,7| são considerados altamente correlacionados.



Figura A1. Modelos lineares dos atributos funcionais foliares de *Tachigali vulgaris* com ajuste significativo para os preditores ambientais de cinco sítios de vegetação nativa em florestas e savanas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado.



Figura A2. Modelos lineares dos atributos funcionais caulinares de *Tachigali vulgaris* com ajuste significativo para os preditores ambientais de cinco sítios de vegetação nativa em florestas e savanas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado.

Capítulo 2 – Variabilidade Morfofuncional Hídrica de Espécies-Chave em Florestas no Sul da Amazônia

A ser submetido para publicação no periódico Forest Ecology and Management

HIGHLIGHTS

- Avaliamos a variabilidade de atributos anatômico-funcionais em árvores do sudeste da Amazônia e Transição Amazônia-Cerrado.
- Sete espécies de alto valor de importância em pelo menos cinco sítios de floresta foram selecionadas.
- Para estruturar as comunidades florestais estas espécies apresentam diversos atributos com alta variabilidade intraespecífica.
- Atributos responsáveis pela condutividade de água no caule predominam em variação para as sete espécies.
- Alguns atributos apresentaram variação contrária às predições e possíveis condições de compensação entre segurança e eficiência hidráulica ocorreram.

RESUMO

As florestas neotropicais ocupam uma faixa de pluviosidade que varia desde regiões com regularidade de chuvas por todo o ano até regiões com sazonalidade acentuada. As chuvas irregulares nas extremidades da Floresta Amazônica atuam como filtro ambiental para o *pool* de espécies destas comunidades, limitando a distribuição dos táxons conforme adaptações e ajustes fisiológicos e morfoanatômicos às condições ambientais de cada localidade. Neste trabalho testamos as hipóteses de que *(i)* uma mesma espécie apresenta variações anatômico-funcionais em decorrência de processos de adaptação e ajuste ao ambiente; e *(ii)* plantas provenientes de ambientes com menor disponibilidade hídrica investem mais em segurança hidráulica devido à maior variabilidade intraespecífica expressa em seus atributos anatômicos-funcionais. Selecionamos sete espécies com os mais elevados Índices Valor de Importância (IVI) em cinco comunidades florestais ao longo de um gradiente de pluviosidade desde o sudeste amazônico até transição Amazônia-Cerrado. Avaliamos morfometricamente 15 atributos anatômico-funcionais das folhas e caules jovens de plantas

adultas, calculamos a variabilidade intraespecífica de cada espécie e verificamos as interações com a disponibilidade hídrica de cada local. Identificamos um padrão de variação para todas as sete espécies, onde os atributos relacionados à condução hidráulica – densidade de vasos xilemáticos (DV) e condutividade hidráulica teórica (K_h) – nos caules jovens apresentaram alta plasticidade. A área média do lúmen dos vasos (AV) e a espessura do lúmen das fibras (LF) se revelaram altamente plásticos para seis espécies. Os atributos foliares de espessura das epidermes adaxial (EAD) e abaxial (EAB), espessura de parênquima paliçádico (PP), proporção de parênquimas (PP/PL) e a densidade estomática (DE) apresentaram pouca variabilidade intraespecífica. Os atributos que expressaram variabilidade intraespecífica alta nos revelam a capacidade adaptativa e de ajuste das espécies frente às variações na disponibilidade hídrica, ocorrendo em alguns casos uma compensação entre os fatores responsáveis pela segurança hidráulica, onde a falta de uma variação esperada, como a baixa plasticidade da DE, foi compensada por maior EAB ou diminuições de DV, mas sem variações em AV. A diversidade de combinações dos atributos plásticos nas espécies de maior abundância das comunidades reforça a hipótese de diversidade de nicho funcional e denota as diferentes estratégias de sobrevivência e sucesso de colonização de ambientes de pluviosidade variável, além de evidenciar a complexidade da transição Amazônia-Cerrado, onde a disponibilidade hídrica tem maior influência em processos adaptativos para algumas espécies.

Palavras-chave: diversidade funcional, mudanças climáticas, variabilidade intraespecífica, transição Amazônia-Cerrado.

CHAPTER 2 - WATER MORPHOFUNCTIONAL VARIABILITY OF KEY SPECIES IN THE FORESTS OF SOUTHERN AMAZON

ABSTRACT

The range of rainfall in Neotropical forests varies from regular rainfall throughout the year in some regions to marked seasonality in others. Irregular rains at the ends of the Amazon Forest act as an environmental filter for the species pool of these communities, limiting the distribution of taxa according to the physiological and morpho-anatomical adaptations and

adjustments to the environmental conditions of each location. In this study, we tested the hypotheses that (i) the same species presents anatomical-functional variations due to adaptation and adjustment processes to the environment; and (*ii*) plants from environments with less water availability invest more in hydraulic safety due to the greater intraspecific variability expressed in their anatomical-functional attributes. We selected seven species with the highest Importance Value Index (IVI) in five forest communities along a gradient of rainfall from the southeastern Amazon to the Amazon-Cerrado transition. We morphometrically evaluated 15 anatomical-functional attributes of young leaves and stems of adult plants, calculated the intraspecific variability of each species, and verified the interactions with the water availability of each location. We identified a variation pattern for all the seven species, where the attributes related to hydraulic conduction - density of xylemic vessels (DV) and theoretical hydraulic conductivity (K_h) - in young stems showed high plasticity. The average area of the vessel lumen (AV) and the thickness of the fiber lumen (LF) proved to be highly plastic for six species. The leaf attributes of adaxial (EAD) and abaxial (EAB) epidermis thickness, palisade parenchyma thickness (PP), parenchyma proportion (PP / PL), and stomatal density (DE) showed little intraspecific variability. The attributes that expressed high intraspecific variability reveal the species' adaptive and adjusting capacity in the face of variations in water availability, in some cases compensating for the factors responsible for hydraulic safety, where the lack of expected variation, such as low plasticity of DE, was offset by higher EAB or decreases in DV, but without variations in AV. The diversity of combinations of plastic attributes in the species with the greatest abundance in the communities found in this study, reinforces the hypothesis of diversity of functional niche and denotes the different survival strategies and success of colonization of environments with variable rainfall. In addition, these results highlight the complexity of the Amazon-Cerrado transition, where water availability has a greater influence on adaptive processes for some species.

Keywords: functional diversity, climate change, intraspecific variability, Amazon-Cerrado transition.

1. INTRODUÇÃO

A diversidade de espécies arbóreas na região neotropical é tida como uma das maiores do mundo e se integrada a um mosaico de distintos padrões vegetacionais e ambientais (Veloso et al., 1991; Esquivel-Muelbert et al., 2019), que incluem uma extensa variedade de florestas e savanas na Transição Amazônia-Cerrado (TAC) (Marques et al., 2019). A estrutura horizontal destas comunidades vegetais varia desde florestas de terra firme com árvores que superam 50 metros de altura (Oliveira et al., 2018), passando por cerradões com vegetação arbórea de porte médio (Marimon et al., 2014) até savanas que ocorrem na área de transição com o cerrado e encraves no bioma Amazônia (Ratter et al., 2003; Ferreira et al., 2015). Toda essa diversidade vegetacional indica também diversidade morfofuncional hídrica das espécies, inclusive uma possível variabilidade intraespecífica desses traços morfofuncionais, dado o grande número de espécies arbóreas de ampla ocorrência e distribuída por áreas que variam desde uma pluviosidade mais elevada no centro (Esquivel-Muelbert et al., 2019) até uma pluviosidade fortemente sazonal nos limites sul e leste da Amazônia (Phillips et al., 2009).

O sul da Amazônia é uma vasta região formada por um grande complexo vegetacional de florestas e savanas, onde as alterações ambientais das últimas décadas, como desmatamento, queimadas e o aquecimento global, têm gerado um aumento da intensidade e frequência dos eventos de seca e calor (Aragão et al., 2014). Além disso, essa região abriga o grande ecossistema da transição Amazônia-Cerrado, já naturalmente quente durante todo o ano (Alvares et al., 2013), que tem experimentado também um aumento gradativo do tempo duração da estação seca (Allen et al., 2010; Stropp et al., 2017). A associação do aumento de sazonalidade com o amento da frequência e intensidade de eventos de seca pode ser um complicador a mais para a vegetação, potencializando os efeitos nocivos do clima. Por exemplo, um período de estiagem mais seco e rigorosamente quente na Floresta Amazônica em 2005, decorrente do fenômeno do El Niño (Lewis et al., 2011), foi associado a um grande aumento das taxas de mortalidade de árvores no sul da Amazônia, o que gerou, e ainda tem gerado, perdas de biomassa nestas florestas (Brando et al., 2019), e explicita de forma inequívoca a vulnerabilidade destas florestas às variações intensas de estresse hídrico (Phillips et al., 2009). Em regiões com intensificação de períodos secos no verão, é provável que a dependência do crescimento e vitalidade das árvores no suprimento de água aumente no futuro, sendo urgente a necessidade de se compreender os efeitos da seca sobre as

condições morfofuncionais hídrica das plantas, cujos efeitos estão diretamente relacionados à vitalidade e a produtividade das espécies arbóreas (Schuldt et al., 2016).

Além das diferenças de pluviosidade entre as sub-regiões neotropicais, as diversas fitofisionomias são determinadas principalmente pelas variações sazonais da disponibilidade hídrica no ambiente e características edáficas de cada localidade (Fyllas et al., 2009; Elias et al. 2019), mas dentro de um certo limite natural de variação sazonal e ocorrência de eventos de seca e calor. Caso este limiar seja rompido, independentemente da posição da floresta ao longo do gradiente de precipitação (centro/borda da Amazônia), a mortalidade induzida pela seca poderá também afetar as florestas mais úmidas, mesmo no caso de variações pluviométricas mais curtas (Allen et al., 2010). Os cenários futuros indicam, consistentemente, que a biodiversidade continuará a declinar ao longo do século XXI, se não houver intervenções efetivas para frear as mudanças climáticas (Pereira et al., 2010). É esperado que isso aconteça com muitas espécies que são importantes na estruturação das fitofisionomias vegetais, por não apresentarem traços morfofuncionais e ecofisiológicos adaptados para resistir às variações hídricas e térmicas previstas (Esquivel-Muelbert et al., 2019).

Já sabemos que plantas expostas a longos períodos de estiagem apresentam maior predominância de caracteres xeromórficos (adaptações morfofuncionais à seca) e a aclimatação estrutural ao déficit hídrico sazonal pode ocorrer em diversos dos seus tecidos (Ayup et al., 2012), sendo esperado menor calibre dos vasos xilemáticos ou obstrução destes por compostos secundários nos caules (El Aou-ouad et al., 2017). Nas folhas de uma mesma espécie há uma tendência à modificações da epiderme, principalmente quanto às mudanças nos níveis de radiação (Rossatto e Kolb, 2010) e temperatura (Bieras e Sajo, 2009). Além disso, condições ambientais, como menor temperatura e/ou maiores períodos secos durante o ano, tendem a gerar maior quantidade de esclerênquima envolvendo o feixe vascular da nervura central foliar como estratégia de proteção mecânica contra os efeitos da seca (Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000).

Estas e uma outra gama de características morfológicas, fisiológicas e anatômicas tem sido analisadas em plantas por todo o mundo, especialmente para tentar entender a capacidade das espécies em tolerar a variação hídrica e térmica no ambiente (e.g. Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000; Fyllas et al., 2009; Ferreira et al., 2015; Binks et al., 2016; Bittencourt et al., 2016; Jupa et al., 2016; El Aou-ouad et al., 2017). Entretanto, relações encontradas em determinadas espécies não são evidentes em outras, como correlação entre área foliar e diâmetro de vasos xilemáticos (Binks et al., 2016), condutividade hidráulica do

xilema e densidade estomática (Brodribb et al., 2002), espessura de fibras esclerenquimáticas e paredes de vasos xilemáticos (Bittencourt et al., 2016), acúmulo de nitrogênio nas folhas e disponibilidade de água no solo (Fyllas et al., 2009). Isso estimula o desenvolvimento de novos estudos que relacionem as características funcionais das espécies utilizadas como estratégias para enfrentar a variação natural da disponibilidade de água no ambiente.

O esforço de gerar parametrizações de modelos que interpretam respostas das árvores da Amazônia à disponibilidade hídrica é desafiador devido à alta diversidade de espécies tropicais e aos dados limitados sobre como esta diversidade de espécies se traduz em diversidade funcional no que diz respeito às respostas fisiológicas ao déficit hídrico (Santiago et al., 2018). Neste estudo, nosso objetivo foi investigar relações entre características morfofuncionais do tecido lenhoso e foliar de espécies arbóreas-chave com as variações hídricas dos ambientes mais representativos do sudeste amazônico e da Transição Amazônia-Cerrado. As principais hipóteses testadas foram: (i) indivíduos de uma mesma espécie são dotados de variações estruturais significativas em suas folhas e caules em decorrência de processos de adaptação ao ambiente e (ii) indivíduos provenientes de sítios com menor disponibilidade hídrica investem em segurança hidráulica e eficiência no uso da água devido à maior variabilidade intraespecífica de seus atributos anatômicos-funcionais.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Locais de estudo

Para avaliar a variabilidade intraespecífica das espécies com elevada ocorrência nos sítios amostrados no sudeste da Amazônia mato-grossense e na transição Amazônia-Cerrado, realizamos comparações anatômicas e hidráulicas entre amostras de árvores de *Xylopia amazonica* R.E.Fr., *Trattinnickia glaziovii* Swart, *Sacoglottis guianensis* Benth, *Ocotea guianensis* Aubl., *Miconia pyrifolia* Naudin, *Chaetocarpus echinocarpus* (Baill.) Ducke e *Amaioua guianensis* Aubl. distribuídas em dez sítios florestais de vegetação nativa no estado de Mato Grosso e sul do estado do Pará, Brasil. (Figura 1).



Figura 1. Principais biomas brasileiros conforme o IBGE (à esquerda). Localização dos sítios onde as espécies foram coletadas (à direita). Apenas os sítios NXV e SIP se distanciam da linha ecotonal; os sítios SAA encontram-se no estado do Pará e os demais em Mato Grosso.

Os sítios estão em uma região ameaçada pela expansão agropecuária das últimas décadas e que também pode ser drasticamente afetada pelas mudanças ambientais esperadas para os próximos anos (Pereira et al., 2010). O clima da região do sitio SIP-01 é do tipo Am (Tropical de monções) e os demais do tipo Aw (Tropical de inverso seco) de acordo com a classificação de Köppen (Alvares et al., 2013). Os sítios estão distribuídos em uma região onde a precipitação pluviométrica varia entre 1690 e 2030 mm ano⁻¹ e o período seco se estende de maio a setembro, com meses em que não ocorrem chuvas e com a evapotranspiração atingindo valores muito baixos.

2.2. Coleta de dados

2.2.1. Seleção de espécies e material vegetal

A seleção das espécies utilizadas neste estudo foi realizada com ajuda do banco de dados do projeto CNPq/PELD Sítio 15-TRAN, coordenado pela professora Beatriz S. Marimon, e que está hospedado no site da Rede RAINFOR de inventários florestais (<u>https://www.forestplots.net/</u>). Ao todo, são monitoradas mais de 60 parcelas de florestas distribuídas na TAC, nas quais as plantas com DAP (diâmetro a altura do peito) \geq 10 cm são medidas a cada dois ou três anos. Para este estudo, utilizamos espécies que estavam entre as 10 com maior Índice de Valor de Importância (IVI) em pelo menos cinco sítios.

Coletamos material vegetal de 5 indivíduos/espécie em cada sítio de ocorrência (espécies com ocorrência em pelo menos 5 sítios). Coletamos folhas totalmente expandidas e sem sinal de herbivoria, e amostras de 1 a 1,5 cm de diâmetro e 6 cm de comprimento dos mesmos ramos de onde destacamos as folhas, selecionando aqueles localizados a partir da base da copa das árvores. O material caulinar foi armazenado em frascos com álcool 70% para conservação e as folhas herborizadas. Para as análises anatômicas transportamos as amostras para o Laboratório de Biologia Vegetal da Universidade do Estado de Mato Grosso em Alta Floresta-MT, onde as folhas foram reidratadas com água quente e glicerina (3:1) por 30 minutos conforme Smith e Smith (1942) para posterior armazenamento em álcool 70%. Seccionamos transversalmente a região mediana de duas folhas totalmente expandidas e uma amostra de caule de cada indivíduo para obtenção de lâminas histológicas. Realizamos a coloração das secções histológicas com azul de Astra e fucsina básica (Kraus et al., 1998) e vedamos as lâminas com resina Permont. Também dissociamos amostras de 2 cm² das mesmas folhas para obtenção de lâminas histológicas da superfície epidérmica (Kraus e Arduin, 1997) e cozinhamos amostras caulinares de 1 cm³ em estufa para maceração e produção de lâminas histológicas de fibras esclerenquimáticas. Nos dois últimos processos histológicos coramos as lâminas com safranina (0,5% em 50% de etanol). Em lâminas histológicas produzimos 10 amostras de cada espécie por sítio de coleta e fotografamos em um fotomicroscópio Leica® ICC50 com aumento de 100, 200 e 400 vezes. Medimos os tecidos vegetais nas fotomicrografias através dos softwares Anati Quanti (Aguiar et al., 2007) e Image J (Schneider et al.; 2012), uma lista de todas as características medidas, os acrônimos e as unidades correspondentes constam na Tabela 1.

Unidade	Definição
μm	Espessura de epiderme adaxial
μm	Espessura de epiderme abaxial
μm	Tamanho longitudinal do estômato (polar)
estômatos / mm ²	Densidade estomática
μm	Espessura de fibras da nervura central
μm	Espessura do parênquima paliçádico
μm	Espessura do parênquima lacunoso
%	Proporção entre parênquimas da asa foliar
vasos / mm ²	Densidade de vasos xilemáticos
μm^2	Área média do lúmen dos vasos xilemáticos
kg m MPa ^{-1s-1}	Condutividade hidráulica teórica
μm	Comprimento médio de fibras
μm	Espessura média de fibras
μm	Espessura da parede das fibras
μm	Espessura do lúmen das fibras
	Unidade μm μm μm estômatos / mm² μm μm2 kg m MPa ^{-1s-1} μm μm

Tabela 1. Lista de traços morfofuncionais determinados no material vegetal coletado no sul da Amazônia.

2.2.2. Variáveis ambientais

Obtivemos dados climáticos de 2005 à 2017 através da plataforma Google Earth Engine (https://code.earthengine.google.com/) e selecionamos os dados da década 2006-2015. Visando evitar distorções das médias dos preditores climáticos, excluímos o ano de 2010 devido à elevada anomalia climática de seca e calor devido ao evento do El Niño (Stropp et al., 2017). Os dados de *precipitação mensal* foram extraídos do banco de dados Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM) _ 3B43 disponíveis em https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets/TRMM_3B43_7/summary. Obtivemos a partir de dados de grade de 1×1 km² as taxas mensais de *evapotranspiração* a partir do MODIS Global Evapotranspiration Project – MOD16, disponíveis em <u>http://ntsg.umt.edu/</u>e de *espessura* equivalente da água (desvios de massa em termos de extensão vertical da água líquida em centímetros) coletadas pelos satélites da Gravity Recovery and Climate Experiment (GRACE), disponíveis em http://grace.jpl.nasa.gov/data/get-data/monthly-mass-grids-land/ (Swenson, 2012).

A partir da triagem dos dados, identificamos meses com grande variação da

precipitação e da evapotranspiração entre os anos para o mesmo mês/área. Com base em Alvares et al. (2013), Giardina et al. (2018) e Lee et al. (2013), delimitamos o período mais seco da região entre junho e setembro e o período mais chuvoso entre os meses de novembro e março. Essa delimitação foi importante para identificar variações reais na sazonalidade e intensidade da sazonalidade para cada um dos sítios de coleta. Com estes meses definidos, realizamos os cálculos das demais variáveis preditoras (Tabela 2).

Tabela 2. Características locais de dez sítios de Floresta Tropical no sudeste da Amazônia

 brasileira e Transição Amazônia-Cerrado.

					Período	o Seco			Período c	huvos	0
Sítio	Pluvi	IS	MCWD	EVPS	EVP _{min} S	ASS	AS _{min} S	EVPC	EPV _{max} C	ASC	AS _{max} C
SAA-01	1694,47	17,99	-153,80	132,41	45,60	-10,62	-30,64	53,20	117,40	2,49	45,56
SAA-02	1801,94	16,24	-158,90	140,59	54,30	-10,62	-30,64	54,19	133,20	2,47	45,56
FLO-01	1844,91	14,15	-124,43	99,38	15,80	-11,82	-30,36	64,27	168,30	4,52	46,10
FLO-02	1844,91	14,15	-129,17	101,29	31,80	-11,80	-30,36	65,48	171,60	4,27	46,10
GAU-02	1882,17	12,53	-106,43	61,90	2,70	-11,56	-29,80	70,03	160,50	4,77	42,94
TAN-02	1883,14	12,00	-128,45	101,41	30,10	-11,70	-29,66	78,57	143,10	4,47	41,83
TAN-04	1913,06	13,92	-128,02	107,63	29,40	-11,80	-31,24	83,48	168,20	5,20	48,96
POA-01	1967,25	12,01	-139,43	111,57	17,30	-11,76	-33,91	68,49	165,30	4,92	55,21
SIP-01	1998,53	18,35	-145,42	114,69	30,00	-12,20	-33,75	55,53	122,80	6,83	57,39
FRP-01	2028,26	14,24	-131,35	93,38	11,60	-11,78	-31,48	71,39	162,40	4,56	49,89

Dados os códigos: precipitação média anual (Pluvi, mm ano⁻¹); Índice de Sazonalidade (IS); Déficit Hídrico Climatológico Máximo (MCWD); evapotranspiração média do período seco (EVPS, mm mês⁻¹); evapotranspiração no mês mais seco (EVPminS, mm mês⁻¹); espessura média de água no solo no período seco (ASS, cm mês⁻¹); espessura equivalente da água no solo no mês mais seco (ASminS, cm mês⁻¹); evapotranspiração média do período chuvoso (EVPC, mm mês⁻¹); evapotranspiração no mês mais úmido (EVPmaxC, mm mês⁻¹); espessura média de água no solo no período chuvoso (ASC, cm mês⁻¹); espessura de água no solo no período chuvoso (ASC, cm mês⁻¹); espessura de água no solo no mês mais úmido (ASmaxC, cm mês⁻¹). Meses de estiagem: junho-setembro; meses chuvosos: novembro-março. Os valores são médias para a década 2006-2015 excluindo o ano de 2010.

Índice de Sazonalidade (IS) – calculamos as médias de cada período (seco e chuvoso) por ano e dividimos as médias do período chuvoso pela média do período seco, conforme a fórmula a seguir. A partir do IS anual, calculamos a média de sazonalidade de cada sítio para a década.

$$IS = \frac{\sum_{nov:mar} \overline{m}}{\sum_{jun:set} \overline{m}}$$

Déficit Hídrico Climatológico Máximo (MCWD) – seguindo dados da literatura de que florestas tropicais úmidas apresentam evapotranspiração mensal de aproximadamente 100 milímetros (Malhi et al., 2002; Aragão et al., 2007; Caioni et al., 2020), adotamos esse

valor para todos os meses em que as leituras de satélite nos forneceram valores inferiores. Calculamos então o déficit hídrico mensal (CWD) através de:

$CWD_{mensal} = Pluvi_{mensal} - EVP_{mensal}$

Depois filtramos o valor mais negativo para o ano e o definimos como seu MCWD, em seguida calculamos a média para a década para cada sítio. Se a precipitação mensal sobre o sítio no mês for superior a 100, seu déficit hídrico é definido como zero.

2.2.3. Análise estatística

Com os valores dos atributos funcionais calculamos a Variabilidade Intraespecífica (VI) por atributo morfoanatômico como a diferença entre a mediana do valor máximo entre as áreas de ocorrência de cada espécie e a mediana do valor mínimo, valor dividido pela mediana do valor máximo entre as áreas novamente. Este cálculo para VI foi adaptado do Índice de Plasticidade Fenotípica de Valladares et al. (2000). Conforme os autores, o valor de tal índice varia de 0 a 1, sendo que atributos com valores ≥ 0.5 são considerados plásticos, aqui adotamos VI ≥ 0.50 como alto. Após a seleção das variáveis com alto VI utilizamos o software R (R Core Team 2019, versão 3.6.0) com dados normalizados através da função *rescale()* do pacote *scale* (Wickham, 2018) para posterior aplicação dos testes de hipótese. A partir daí, adicionamos o atributo densidade estomática (DE) independente da sua condição de VI, pois a importância de DE é amplamente relatada para o sucesso das espécies no ambiente (e.g. Fahn e Cutler, 1992; Cao, 2000; Elias et al., 2003; Binks et al., 2016; Oliveira et al., 2018; Pireda et al., 2019). Investigamos as correlações entre os atributos selecionados de cada espécie com o método de Pearson usando a função cor() do pacote stats (R Core Team, 2019) para identificar atributos altamente correlacionadas ($\geq |0,7|$) (Material suplementar – Tabelas S1). Após testes de normalidade dos resíduos multivariados constatamos que os dados não atendiam as premissas para um teste paramétrico e optamos por realizar um teste PerMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance Using Distance Matrices) do pacote vegan (Oksanen et al., 2019) por espécie, seguido de um teste post-hoc do pacote pairwiseAdonis (Martinez Arbizu, 2019), à fim de identificar similaridades entre as áreas.

Para identificar os fatores ambientais relacionados à VI dos atributos mensurados, produzimos modelos lineares generalizados (*Generalized Linear Models* – GLM) em relação a cada atributo. Os preditores ambientais foram testados quanto a correlação e o fator de inflação da variância (*Variance Inflation Factors - VIF*) com a função *vif()* do pacote *rms* (Harrell Jr, 2019) para cada espécie. O descarte de variáveis ocorreu priorizando a manutenção das variáveis do período seco, pois consideramos a restrição de água ao longo

do ano como o fator limitante e a principal causa das adaptações que investigamos. Estes testes preliminares aos GLMs foram realizados para cada espécie, pois as áreas de ocorrência são diferentes, logo a covariância entre os preditores também pode ser. Construímos os modelos tendo como variável resposta (y) o atributo com VI \ge 0,50 e como preditores (x₁, x₂, x₃...) as variáveis ambientais de cada sítio, por exemplo:

$glm(y \sim EVPminS + ASminS + EVPC + Pluvi, data = matriz_data)$

Selecionamos os melhores modelos por atributo morfofuncional utilizando a função dredge() do pacote *MuMIn* (Barton, 2019). Limitamos a comparação dos modelos pelo delta AICc (*Akaike information criterion*), sendo os modelos selecionados com Δ AICc < 2 igualmente plausíveis (Burnham e Anderson, 2002). Utilizamos o modelo mais simples e com as melhores chances de explicar a relação entre resposta e preditores (R²).

3. RESULTADOS

A diferença máxima de precipitação (Pluvi) entre nossas áreas de coleta foi de 333 mm ano⁻¹, com uma amplitude de 1694,47 mm ano⁻¹ à 2028,26 mm ano⁻¹. O índice de sazonalidade (IS) variou de 12 a 18,35, uma amplitude total de 6,35. Destacamos as diferenças climáticas para a intensidade sazonal do período seco, onde a espessura de água no solo no mês mais seco (ASminS) variou de -29,66 a -33,91 cm mês⁻¹ (amplitude de 4,25), enquanto a evapotranspiração mensal mínima (EVPminS) variou entre 54,30 e 51,60 mm mês⁻¹ (amplitude de -2,70), um indicativo de que estes preditores não estão intimamente correlacionados.

As espécies que ocorreram em 5 ou mais áreas de coleta deste mosaico de disponibilidade hídrica são dotadas de diferentes adaptações anatômicas em relação às áreas de ocorrência. Os atributos anatômico-funcionais (AAF) que apresentaram variabilidade intraespecífica (VI) igual ou superior a 0,50 para todas as sete espécies avaliadas foram relacionadas aos vasos condutores: 1) densidade de vasos (DV) e 2) condutividade hidráulica teórica (K_h). A área de vasos (AV) e o lúmen das fibras (LF) também superaram o limiar de VI em seis espécies (Tabela 3). Entretanto, as adaptações são particulares para cada espécie, com o conjunto de atributos com VI variando significativamente entre elas.

Tabela 3. Variabilidade intraespecífica dos atributos anatômicos de 7 espécies arbóreas ocorrentes em sítios florestais do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Os valores foram calculados por caractere das amostras de cada sítio (*[valor máximo - valor mínimo] / valor máximo*). TE (tamanho do estômato), DE (densidade estomática), EAD (epiderme adaxial), EAB (epiderme abaxial), PP (parênquima paliçádico), PL (parênquima lacunoso), PP/PL (proporção PP/PL), FNC (fibras da nervura central), CF (comprimento de fibras esclerenquimáticas), EF (espessura de fibras), PF (espessura da parede das fibras), LF (lúmen das fibras), DV (densidade de vasos xilemáticos), AV (área média dos vasos) e K_h (condutividade hidráulica teórica).

Atributo	Amaioua	Chaeto.	Mico.	Ocotea	Saco.	Tratti.	Xylopia
	guianensis	echinocarpus	pyrifolia	guianensis	guianensis	glaziovii	amazonica
ТЕ	0,31	0,22	0,22	0,14	0,16	0,28	0,26
DE	0,50	0,44	0,51	0,38	0,32	0,38	0,41
EAD	0,41	0,42	0,38	0,43	0,42	0,43	0,50
EAB	0,46	0,40	0,50	0,50	0,41	0,60	0,46
PP	0,50	0,50	0,42	0,36	0,52	0,40	0,32
PL	0,48	0,42	0,35	0,42	0,46	0,42	0,28
PP/PL	0,48	0,38	0,32	0,30	0,53	0,35	0,27
FNC	0,36	0,33	0,39	0,24	0,30	0,31	0,35
CF	0,22	0,25	0,43	0,41	0,30	0,50	0,35
EF	0,33	0,44	0,36	0,34	0,34	0,35	0,35
PF	0,43	0,28	0,31	0,45	0,40	0,37	0,28
LF	0,81	0,79	0,50	0,62	0,42	0,79	0,57
AV	0,62	0,55	0,55	0,47	0,60	0,57	0,60
DV	0,55	0,68	0,54	0,75	0,54	0,77	0,67
Kh	0,83	0,92	0,83	0,83	0,68	0,88	0,87
Média	0,49	0,47	0,44	0,44	0,43	0,49	0,44

Nossas análises multivariadas comparando o conjunto de AAF entre as áreas confirmaram os resultados de VI, revelando diferença significativa entre quase todas as áreas para as sete espécies testadas (<u>Tabela A2-A8</u> – Apêndices). São similares apenas os pares SAA-01/TAN-04 para *Amaioua guianensis*; FLO-01/FLO-02 para *Miconia pyrifolia*; FLO-01/FLO-02 e FLO-02/TAN-02 para *Ocotea guianensis*; POA-01/TAN-02 para *Sacoglottis guianensis* e FLO-01/POA-01 e GAU-02/POA-01 para *Xylopia amazonica*. Na maioria dos

casos a variabilidade intraespecífica dos AAF tem relação significativa com os preditores climáticos testados (Tabela 4).

Constatamos que o gradiente de ASminS proporcionou distribuição mais nítida dos valores das amostras de vários atributos de *Amaioua guianensis*, *Chaetocarpus echinocarpus* e *Trattinnickia glaziovii* (Figuras 2 e 3), mesmo que as correlações entre os AAF e este preditor tenham contrariado nossas premissas em muitos modelos (veja detalhes na Tabela 4). O gradiente de EVPminS acomodou melhor a distribuição das amostras de *Miconia pyrifolia* e outros três atributos de *T. glaziovii*, enquanto o preditor MCWD permaneceu no processo de seleção de modelos apenas para *C. echinocarpus*. Neste caso, a disposição das amostras em relação ao gradiente para *C. echinocarpus* não revelou um padrão definido, mesmo sendo um preditor relevante para o melhor modelo de 4 atributos da espécie.

Considerando respostas dos atributos com alta VI para a maioria das espécies, DV apresentou incremento dos valores com ASminS apenas para Ocotea guianensis. Nas demais, exceto Xylopia pyrifolia (modelo não significativo), a correlação é negativa. O atributo DV não apresentou interação com a evapotranspiração em apenas duas espécies avaliadas (C. echinocarpus e X. pyrifolia). Para o Kh, obtivemos inclinações de reta pouco definidas em vários modelos, mas os resultados não foram significativos apenas em A. guianensis. A EVPminS esteve presente nos modelos selecionados para M. pyrifolia, O. guianensis, S. guianensis e X. amazonica, sempre em correlação positiva, contrariando nossas expectativas. A relação de Kh com o IS foi significativa e graficamente bem definida para O. guianensis, e X. amazonica corroborando com as premissas do presente estudo. O atributo AV teve como preditores mais participativos nos modelos por espécie ASminS (C. echinocarpus, S. guianensis e T. glasiovii) e EVPminS (A. guianensis, S. guianensis, e X. *amazonica*), ambos presentes em 3 espécies. Este atributo apresentou parcimônia com as premissas do presente estudo nas espécies T. glasiovii e X. amazonica. O atributo LF apresentou valores maiores onde há menor ASminS, quando este participou do melhor modelo para A. guianensis, C. echinocarpus, M. pyrifolia e O. guianensis.

Tabela 4. Resultado das melhores combinações (GLM) dos preditores ambientais em relação a cada atributo anatômico-funcional testado de sete espécies com alto índice de valor de importância em florestas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado.

	Atributo	Int	ASminS	EVPC	EVPminS	IS	MCWD	Pluvi	logLik	AICc	R ² ajust
	AV	0,69	#	#	-0,29	#	_	<u>-0,43</u>	4,90	-1,12	0,070
a is	DE	-0,05	0,47	#	-0,15	#	_	0,23	39,85	-68,69	0,442
iou ens	DV	0,22	-0,22	0,22	0,42	#	_	#	25,98	-40,94	0,281
mai ian	Kh ^{ns}	0,32	#	#	#	#	_	-0,18	6,02	-5,65	0,020
A gu	LF	0,56	-0,24	#	#	#	_	#	12,43	-18,47	0,066
	PP	-0,51	#	0,29	0,70	0.39	_	0,72	30,29	-47,12	0,571
	AV	0,70	-0,62	#	_	#	0,51	#	12,00	-15,21	0,289
sno	DE	0,10	0,32	0,34	_	#	#	#	24,70	-40,61	0,474
eto carp	DV	-0,05	0,43	#	_	#	-0,37	0,55	21,27	-31,33	0,512
Cha uno	Kh	0,14	#	#	_	#	#	0,22	15,40	-24,34	0,105
ech	LF	0,91	-0,64	#	_	#	0,30	-0,30	4,11	2,98	0,177
	PP	-0,07	0,41	#	_	0,22	-0,30	0,42	13,30	-12,89	0,419
	AV	0,49	#	<u>-0,36</u>	#	_	_	_	7,87	-9,21	0,209
a	DE	0,20	<u>0,59</u>	#	#	_	_	_	12,25	-17,97	0,426
oni foli	DV	0,49	-0,29	#	0,37	_	_	_	9,12	-9,33	0,289
Mic Invi	EAB	0,75	-0,28	#	-0,33	_	-	_	-7,97	24,84	0,135
N J	Kh	0,29	#	-0,33	<u>0,32</u>	—	—	—	13,20	-17,50	0,458
	LF	0,66	-0,38	-0,30	<u>0,25</u>	-	—	-	6,63	-1,85	0,349
s	DE	0,43	0,30	0,17	<u>-0,34</u>	#	-	—	22,01	-32,88	0,406
ea nsi	DV	0,15	<u>0,40</u>	#	0,33	-0,37	-	-	29,18	-47,24	0,036
cot ane	EAB	0,46	#	#	#	-0,12	_	_	16,17	-25,89	0,052
0 guid	Kh	0,26	#	#	0,08	-0,24	_	_	32,10	-55,40	0,606
	LF	0,70	-0,17	#	-0,12	#	_	_	15,03	-21,33	0,292
	AV	0,56	-0,27	#	<u>0,38</u>	_	_	#	6,97	-5,19	0,317
SiS	DE	-0,07	0,33	#	0,43	_	-	0,23	23,81	-36,48	0,378
nen	DV	0,34	-0,52	0,74	0,36	_	_	-0,35	29,61	-45,61	0,516
Sac via	Kh	0,10	-0,16	#	<u>0,43</u>	—	—	0,35	39,09	-61,04	0,479
00	PP	-0,63	1,01	-0,60	#	-	-	1,19	18,62	-26,11	0,577
	PP/PL	-0,37	0,62	-0,41	#	-	-	0,86	40,43	-69,73	0,560
	AV	0,23	0,38	-0,30	#	_	_	#	18,01	-27,15	0,396
cia	CF	0,77	-0,24	#	#	-	-	-0,56	26,76	-44,66	0,511
uich əvii	DE	0,74	-0,88	0,86	0,25	—	-	-0,53	35,50	-57,08	0,662
tim azie	DV	0,39	-0,22	0,42	#	-	-	#	16,96	-25,06	0,458
rat gl	EAB	-0,01	1,00	-0,65	-0,77	—	—	0,45	25,06	-36,22	0,600
L	Kh	-0,23	0,68	-0,35	#	-	—	0,42	14,34	-17,35	0,239
()	LF	-0,14	#	0,33	<u>0,57</u>	-	_	0,35	12,00	-12,66	0,234
pia miu	AV	0,82	#	—	0,18	-0,40	-	-0,59	12,47	-13,36	0,431
ylo	DE	-0,30	0,63	-	#	0,29	-	0,64	15,24	-18,90	0,199
X am	DV	0,16	#	_	#	#	_	0,42	12,10	-17,59	0,306

EAD	1,18	-0,60	_	0,23	-0,26	_	-0,99	9,92	-5,56	0,230
Kh	0,59	#	_	0,19	-0,34	_	-0,34	18,72	-30,21	0,392
LF ^{ns}	0,46	#	_	#	-0,13	_	-0,23	15,90	-22,77	0,066

Os valores em **negrito** indicam o preditor que apresentou melhor relação linear com nossa hipótese para o atributo modelado. Preditores ambientais eliminados pelo teste de inflação (#) e preditores eliminados na seleção de modelos (–); intercepto (Int); critério de informação de Akaike corrigido (AICc); coeficiente de determinação do modelo (R² _{ajust}); modelos não significativos (^{ns}). DE (densidade estomática), EAB (epiderme abaxial), PP (parênquima paliçádico), PL (parênquima lacunoso), PP/PL (proporção de parênquimas), CF (comprimento de fibras esclerenquimáticas), LF (lúmen das fibras), DV (densidade de vasos xilemáticos), AV (área média dos vasos) e K_h (condutividade hidráulica teórica).



Figura 2. Relação entre os atributos anatômicos-funcionais foliares com variabilidade intraespecífica $\geq 0,50$ e os preditores ambientais de disponibilidade de água e estresse hídrico em florestas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Relações significativas para cada atributo são apresentadas na Tabela 4. Espessura (Δ) equivalente da água no solo no mês mais seco (ASminS, cm mês^{- 1}); evapotranspiração média do período

chuvoso (EVPC, mm mês⁻¹); evapotranspiração no mês mais seco (EVPminS, mm mês⁻¹); precipitação média anual (Pluvi, mm ano⁻¹); Índice de Sazonalidade (IS). Pontos maiores representam valores que se repetem para uma mesma espécie.



Figura 3. Relação entre os atributos anatômicos-funcionais de caules jovens com variabilidade intraespecífica $\geq 0,50$ e os preditores ambientais de disponibilidade e estresse hídrico em florestas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Relações significativas para cada atributo são apresentadas na Tabela 4. Espessura (Δ) equivalente da água no solo no mês mais seco (ASminS, cm mês⁻¹); evapotranspiração no mês mais seco (EVPminS, mm mês⁻¹); evapotranspiração média do período chuvoso (EVPC, mm mês⁻¹); precipitação média anual (Pluvi, mm ano⁻¹); Índice de Sazonalidade (IS). Pontos maiores representam valores que se repetem para uma mesma espécie.

4. DISCUSSÃO

4.1. Influência da disponibilidade hídrica nas características anatômicas e hidráulicas das árvores

A maior frequência de variabilidade intraespecífica expressa em atributos caulinares das sete espécies – com a densidade dos vasos (DV) e a condutividade hidráulica teórica (K_h) –, é um indicativo da influência do ambiente sobre as estruturas anatômicas e o processo evolutivo das árvores. Esta condição apoia nossa primeira hipótese de que árvores provenientes de diferentes sítios apresentam variações estruturais para ajuste de resistência hídrica aos estressores ambientais de seca e calor em seus tecidos. Mais do que isso, é um indício de que a sazonalidade da região exige que as espécies mais representativas das comunidades arbóreas sejam capazes de regular o consumo de água para sobreviver com sucesso nas condições de maior sazonalidade do sul da Amazônia. Contudo, essas informações não são suficientes para assegurar que estas espécies não possam ser prejudicadas e consequentemente substituídas por outras em um possível processo de *turnover* (recrutamento *vs* mortalidade) acelerado caso persista a intensificação dos ciclos secos e quentes gerados pelas mudanças climáticas (Brando et al., 2019).

Os preditores ambientais de espessura equivalente da água no solo no mês mais seco (ASminS) e evapotranspiração no mês mais seco (EVPminS) apresentaram participação relevante para os melhores modelos de muitos atributos avaliados, estando presentes na grande maioria dos modelos (Tabela 4). Estes preditores estão relacionados às variações de atributos tanto do caule quanto das folhas e, apesar de ASminS se referir a uma variação superficial da coluna de água no solo (Landerer e Swenson, 2012), esta variação está relacionada às variações de profundidade do lençol freático (Swenson, 2012; Caioni et al., 2020), atuando como um bom indicativo da disponibilidade hídrica do local. O fato da evapotranspiração do mês mais seco (EVPminS) ter apresentado interação significativa com modelos de atributos caulinares, como área média do lúmen dos vasos xilemáticos (AV), DV e K_h, evidencia sua condição de estressor ambiental, pois a demanda evaporativa da região onde estão os sítios de coleta das amostras do presente estudo exige a liberação de grandes quantidades de água na atmosfera (Phillips et al., 2009). Neste caso, os atributos anatômico-funcionais (AAF) estão ligados à regulação da transpiração em um trade-off entre os processos metabólicos da planta e a sobrevivência sob baixa disponibilidade de água no solo.

Entre as respostas individuais, Trattinnickia glaziovii e Xylopia amazonica

apresentaram grande variação nos valores de DV e K_h, que diferiram entre sítios para a mesma espécie (Figura 3). Esses resultados contrariam nossa segunda hipótese e evidenciam que outras variáveis ambientais nos sítios influenciam no processo adaptativo e ajuste às condições ambientais por parte das espécies. Tais variações intraespecíficas ratificam a complexidade da transição Amazônia-Cerrado. Neste caso, nossos resultados para a região sugerem influência da disponibilidade hídrica nos processos adaptativos e ajustes ao meio ambiente para algumas espécies, sobretudo em ambientes florestais (ver Elias et al., 2019). Por exemplo, Sacoglottis guianensis e Trattinnickia glaziovii apresentaram alinhamento de praticamente todos os seus AAF de variabilidade ≥ 0.5 com nossa hipótese de que plantas provenientes de sítios com menor disponibilidade hídrica investem em segurança e menor eficiência hidráulica. É o caso da menor LF e AV registrado nos sítios de menor disponibilidade hídrica no período seco da região, o que denota investimento em segurança hidráulica, com diminuição da eficiência no transporte de água pelos dutos xilemáticos para a copa das árvores (Bittencourt et al., 2016), efeito que pode ser uma forma de resistência à cavitação do xilema em árvores tropicais expostas a longos períodos de estiagem (De Guzman et al., 2017). Tais estratégias podem ser consideradas mais conservadoras para manter a via hidráulica desde o solo até as folhas (Johnson et al., 2013), e as diferenças de disponibilidade hídrica neste estudo são suficientes para exacerbar a capacidade plástica das espécies investigadas.

A maior DV de *M. pyrifolia, S. guianensis* e *T. glaziovii* em sítios com menor disponibilidade de água no solo no período seco (ASminS) retrata a estratégia conservadora destas espécies (Sande et al., 2019), que investem em segurança hidráulica quando há menor disponibilidade de água (Bittencourt et al., 2016). Plantas com estratégias conservadoras são comumente encontradas em áreas de elevada sazonalidade, como as savanas e florestas de Cerrado (Maracahipes et al., 2018), e tendem a investir em segurança hidráulica, resistência ao fogo e características para suportar alta incidência direta da radiação solar (Dantas et al., 2013). No caso de *T. glaziovii*, o fato de seus atributos apresentarem forte relação com os preditores ambientais, especialmente DV, pode explicar a amplitude espacial de sua distribuição (Flora do Brasil, 2020) e colocar a Transição Amazônia-Cerrado como uma barreira para sua ocorrência, tendo em vista a maior sazonalidade da região em relação a demais ambientes da Floresta Amazônica, onde a espécie tem ampla distribuição (Flora do Brasil, 2020).

Apesar do ajuste no modelo de DV com a precipitação anual (Pluvi) em *X. amazonica* (Tabela 4 e Figura 3), a orientação da reta de tendência do modelo apresentou resultado

inverso ao esperado com base nos relatos da literatura (e.g. Ayup et al., 2012 e El Aou-ouad et al., 2017). Neste caso, as amostras de POA-01 e FLO-01 foram responsáveis pela inclinação da reta e consequente correlação positiva entre as variáveis (disponível no Figura A7 – Apêndices). Para entender esse resultado, é importante considerar que os atributos AV e K_h seguiram o predito na literatura, alinhando-se ao que consideramos um comportamento esperado em condições de baixa disponibilidade hídrica e atuando como fator compensador em relação à resposta identificada em DV.

A expressão de variabilidade intraespecífica (VI) que encontramos nas folhas contrasta com a registrada nos caules, o que dificulta a compreensão dos processos que levam a essa condição. As espécies *A. guianensis* e *M. pyrifolia* apresentaram VI para a densidade estomática (DE) e a avaliação métrica das amostras nos permite identificar o sítio POA-01 como principal responsável pela inclinação das linhas de tendência em correlação positiva com a disponibilidade hídrica no solo (Figuras A1 e A3 – Apêndices), contrariando nossas expectativas. Entretanto, resultados contrários para DE em relação à disponibilidade hídrica não são novidades na literatura em experimentos ou estudos de campo (Cao, 2000; Binks et al., 2016; Oliveira et al., 2018; Pireda et al., 2019).

Contudo a explicação para a condição encontrada no presente estudo demanda maiores investigações. O que podemos considerar aqui são dois fatores: o primeiro são as características da região (Tabela 2), que apesar de receber uma das maiores taxas médias de precipitação anual (Pluvi), atinge os valores mais negativos de espessura equivalente de água no solo no período seco (ASminS); o segundo são condições de compensação entre os atributos anatômicos-funcionais para o uso eficiente da água (Brodribb et al., 2002), principalmente DE, DV e AV. Estes traços morfofuncionais, que em A. guianensis apresentaram valores baixos na maioria dos sítios (Figuras 2 e 3), formam uma configuração capaz de gerar menores riscos de embolia nos vasos condutores, exigindo menor capacidade reguladora dos estômatos. Adicionalmente, as variações da espessura da epiderme foliar (EAD e EAB) e do parênquima fotossintetizante (PP e PL), podem estar relacionados às estratégias mais conservadoras do uso da água (Turner, 1994; Marques et al., 2000; Rossatto e Kolb, 2010; Scoffoni et al., 2017), onde o aumento da espessura das epidermes e do parênquima paliçádico podem atuar como "armazenamento" de água que chega até as folhas, evitando sua liberação rápida pelos estômatos e compensando uma condução mais eficiente dos vasos, como no caso de O. guianensis, para a qual a maior espessura de EAB foi acompanhada de maiores valores de DV (Figuras 2 e 3).

4.2. O papel da plasticidade entre indivíduos na distribuição das espécies

A aparente resposta parcial de algumas espécies às variações de disponibilidade hídrica, onde apenas alguns atributos anatômicos-funcionais respondem positivamente aos preditores, alicerça uma interpretação mais complexa da ocorrência e sucesso das espécies no ambiente. Em *A. guianensis* e *M. pyrifolia* as predições de que a menor disponibilidade hídrica pode promover uma maior DE não se confirmaram. Maior DE e controle estomático (comportamento isohídrico) sob menor disponibilidade hídrica podem promover uma maior regulação no uso da água e também da fotossíntese nos tecidos parenquimáticos, compensando a não adaptação do sistema vascular ao ambiente mais seco no período de estiagem da região. Para as espécies com alta variabilidade (VI \ge 0,50) em DE, verificamos que em sítios onde há maior DE também ocorre uma tendência à menores valores de densidade de vasos xilemáticos (DV) nos galhos (Figuras A1 e A3 – Apêndices).

Plantas que exibem variabilidade intraespecífica de tal maneira que lhes permita manter a homeostase da aptidão e reduzir a sobreposição de nicho em resposta à seca podem melhor se manter sob condições de déficit hídrico adversas (Pérez-Ramos et al., 2019), mesmo que as condições se tornem mais adversas e a disponibilidade de água diminua ainda mais (Esquivel-Muelbert et al., 2017). Neste sentido, há relatos de que em florestas tropicais grande parte da resiliência das plantas ao período de estiagem parece estar nas folhas, sendo sua eficiência hidráulica diretamente relacionada com a taxa fotossintética na estação seca (Brodribb et al., 2002), e que a folha precisa aproveitar o tempo limitado de alta umidade relativa para realizar as trocas gasosas (Elias et al., 2003), ocorrendo nítido trade-off entre eficiência e segurança hidráulica em árvores destas florestas (Sande et al., 2019).

Em *T. glaziovii* as folhas não expressaram alta variabilidade para DE (VI = 0,38), mas a espessura da epiderme foliar (EAB) apresentou clara relação linear com EVPminS, diminuindo com o aumento da disponibilidade hidráulica (Figura 2). Registramos o mesmo para *M. pyrifolia* e com EAD para *X. amazonica*. Maiores espessuras de EAB em áreas com menor disponibilidade sazonal de água podem promover, junto com o acúmulo de água nos caules (capacitância), a possibilidade da espécie se manter por mais tempo com a água disponível em seus tecidos (Santiago et al., 2018) e consequente produtividade fotossintética para a manutenção das funções vitais (Brodribb et al., 2002).

Nesta perspectiva, variações proporcionais em outros tecidos, como nas fibras esclerenquimáticas do caule, podem ter participação relevante no acúmulo de água em uma árvore, sendo um fator determinante para alterações na densidade da madeira (Gleason et al., 2016) e que alterando a capacitância do alburno (acúmulo de água nos tecidos caulinares)
também pode aumentar a segurança hidráulica das árvores. A relação linear pouco evidente entre as variações do lúmen das fibras esclerenquimáticas (LF) e os preditores ambientais que testamos (Figura 3), foi propiciado na maioria dos casos por variações em uma das áreas, como a inclinação da curva gerada por valores das amostras de POA-01 (*A. guianensis* e *C. echinocarpus*), GAU-02 (*M. pyrifolia*) e SAA-01 (*T. glaziovii*). A importância das fibras na segurança hidráulica do caule ainda é muito discutível, enquanto para algumas espécies há uma relação positiva entre maiores espessuras de parede e a segurança hidráulica (Bittencourt et al., 2016) em outras isso não ocorre. O que visualizamos com nossos resultados é que as espécies revelam plasticidade para o lúmen e que aparentemente estes não respondem fortemente aos preditores testados, mantendo valores aproximados para o caractere nos diferentes sítios de ocorrência. Se considerarmos que maior LF esteja positivamente relacionada com a capacitância do alburno (Gleason et al., 2016) e seja um investimento em segurança hidráulica (El Aou-ouad et al., 2017), a maioria dos nossos resultados confirmam essa hipótese, exceto para *O. guianensis*, mesmo que com interações fracas com um ou outro preditor ambiental (Santiago et al., 2018).

5. CONCLUSÃO

Nas espécies mais frequentes nas comunidades arbóreas do sul da Amazônia e TAC o ajuste anatômico e funcional à disponibilidade hídrica da região se encontra ligada a variações das características de condução de água da planta, identificadas aqui nas variações da densidade dos vasos xilemáticos (DV), da condutividade hidráulica teórica (K_h), da área média do lúmen dos vasos xilemáticos (AV) e da espessura do lúmen das fibras xilemáticas (LF). As folhas das espécies não apresentaram alta expressão de variabilidade para a maioria dos atributos anatômicos-funcionais, havendo maior relação linear com os preditores ambientais nos atributos de espessura de epiderme foliar (EAB e EAD), o que denota a importância de maior regulação no transporte de água ao longo dos caules para a manutenção das espécies estudadas. Muitos dos atributos anatômicos-funcionais não apresentaram variações alinhadas as nossas hipóteses, o que reitera a diversidade de estratégias de sobrevivência das espécies da região e de um maior investimento em segurança em um trade-off com a competitividade por recursos, além de padrões de compensação entre os atributos. A variação não alinhada de atributos anatômicos-funcionais relacionados com a condutividade hidráulica e a eficiência no uso da água aos preditores ambientais de

disponibilidade hídrica, mantém uma gama de lacunas de conhecimento a serem exploradas para entendermos melhor o grau de vulnerabilidade destas florestas. Estudos de fisiologia, informações mais detalhadas do solo e de abertura de dossel de cada local poderão nos fornecer informações valiosas de como o aumento da sazonalidade na região pode influenciar a composição destas comunidades vegetais.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguiar, T.V., Sant'anna-Santos, B.F., Azevedo, A.A., Ferreira, R.S., 2007. ANATI QUANTI: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. Planta Daninha 25, 649–659. <u>https://doi.org/10.1590/S0100-83582007000400001</u>

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., (Ted) Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. For. Ecol. Manage. 259, 660–684. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001

Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., De Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol. Zeitschrift 22, 711–728. https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507

Alves, E.S., Angyalossy-Alfonso, V., 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 1. Growth rings and vessels. IAWA J. 21, 3–30. https://doi.org/https://doi.org/10.1163/22941932-90000233

Aragão, L.E.O.C., Poulter, B., Barlow, J.B., Anderson, L.O., Malhi, Y., Saatchi, S., Phillips,
O.L., Gloor, E., 2014. Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests.
Biol. Rev. 89, 913–931. <u>https://doi.org/10.1111/brv.12088</u>

Aragão, L.E.O.C., Malhi, Y., Roman-Cuesta, R.M., Saatchi, S., Anderson, L.O.,
Shimabukuro, Y.E., 2007. Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts.
Geophys. Res. Lett. 34, L07701. https://doi.org/10.1029/2006GL028946

Ayup, M., Hao, X., Chen, Y., Li, W., Su, R., 2012. Changes of xylem hydraulic efficiency and native embolism of Tamarix ramosissima Ledeb. seedlings under different drought stress conditions and after rewatering. South African J. Bot. 78, 75–82. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.05.008 Barton, K., 2019. MuMIn: Multi-Model Inference.

Bieras, A.C., Sajo, M.D.G., 2009. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. Trees - Struct. Funct. 23, 451–471. https://doi.org/10.1007/s00468-008-0295-7

Binks, O., Meir, P., Rowland, L., Da Costa, A.C.L., Vasconcelos, S.S., De Oliveira, A.A.R., Ferreira, L., Mencuccini, M., 2016. Limited acclimation in leaf anatomy to experimental drought in tropical rainforest trees. Tree Physiol. 36, 1550–1561. https://doi.org/10.1093/treephys/tpw078

Bittencourt, P.R.L., Pereira, L., Oliveira, R.S., 2016. On xylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety–efficiency tradeoff. New Phytol. 211, 1152–1155. https://doi.org/10.1111/nph.14044

Brando, P.M., Paolucci, L., Ummenhofer, C.C., Ordway, E.M., Hartmann, H., Cattau, M.E., Rattis, L., Medjibe, V., Coe, M.T., Balch, J., 2019. Droughts, Wildfires, and Forest Carbon Cycling: A Pantropical Synthesis. Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 47, 555–581. https://doi.org/10.1146/annurev-earth-082517-010235

Brodribb, T.J., Holbrook, N.M., Gutierrez, M. V., 2002. Hydraulic and photosynthetic coordination in seasonally dry tropical forest trees. Plant, Cell Environ. 25, 1435–1444. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00919.x

Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. A practical information-theoretic approach, 2nd ed, Model selection and multimodel inference. Springer, New York.

Caioni, C., Silvério, D.V., Macedo, M.N., Coe, M.T., Brando, P.M., 2020. Droughts amplify differences between the energy balance components of Amazon forests and croplands. Remote Sens. 12, 525. <u>https://doi.org/10.3390/rs12030525</u>

Cao, K.F., 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. Can. J. Bot. 78, 1245–1253. https://doi.org/10.1139/cjb-78-10-1245

De Guzman, M.E., Santiago, L.S., Schnitzer, S.A., Álvarez-Cansino, L., 2017. Trade-offs between water transport capacity and drought resistance in neotropical canopy liana and tree species. Tree Physiol. 37, 1404–1414. <u>https://doi.org/10.1093/treephys/tpw086</u>

Dantas, V.L., Batalha, M.A., Pausas, J.G., 2013. Fire drives functional thresholds on the savanna–forest transition. Ecology 94, 2454–2463. <u>https://doi.org/10.1890/12-1629.1</u>

FLOREA DO BRASIL, F. 2020 (em construção). Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: <u>http://floradobrasil.jbrj.gov.br/</u>. Accessed on: 31 may. 2020

El Aou-ouad, H., López, R., Venturas, M., Martorell, S., Medrano, H., Gulías, J., 2017. Low resistance to cavitation and xylem anatomy partly explain the decrease in the endemic

Rhamnus ludovici-salvatoris. Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants 229, 1–8. https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.01.005

Elias, F., Marimon Junior, B.H., de Oliveira, F.J.M., de Oliveira, J.C.A., Marimon, B.S., 2019. Soil and topographic variation as a key factor driving the distribution of tree flora in the Amazonia/Cerrado transition. Acta Oecologica 100, 103467. https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103467

Elias, S.R.M., Assis, R.M., Stacciarini-Seraphin, E., Rezende, M.H., 2003. Anatomia foliar em plantas jovens de *Solanum lycocarpum* A.St.-Hil. (Solanaceae). Rev. Bras. Botânica 26, 169–174. <u>https://doi.org/10.1590/s0100-84042003000200004</u>

Esquivel-Muelbert, A., Baker, T.R., Dexter, K.G., Lewis, S.L., Brienen, R.J.W., Feldpausch, T.R., ... Phillips, O.L., 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. Glob. Chang. Biol. 25, 39–56. https://doi.org/10.1111/gcb.14413

Fahn, A., Cutler, D.F., 1992. Xerophytes. G. Borntraeger.

Ferreira, C.S., Carmo, W.S., Graciano-Ribeiro, D., Oliveira, J.M.F., Melo, R.B., Franco, A.C., 2015. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. Acta Amaz. 45, 337–346. <u>https://doi.org/10.1590/1809-4392201500363</u>

Fyllas, N.M., Patiño, S., Baker, T.R., Bielefeld Nardoto, G., Martinelli, L.A., Quesada, C.A.,

Paiva, R., Schwarz, M., Horna, V., Mercado, L.M., Santos, A., Arroyo, L., Jiménez, E.M., Luizão, F.J., Neill, D.A., Silva, N., Prieto, A., Rudas, A., Silviera, M., Vieira, I.C.G., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Phillips, O.L., Lloyd, J., 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. Biogeosciences 6, 2677–2708. https://doi.org/10.5194/bg-6-2677-2009

Giardina, F., Konings, A.G., Kennedy, D., Alemohammad, S.H., Oliveira, R.S., Uriarte, M., Gentine, P., 2018. Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. Nat. Geosci. 11, 405–409. <u>https://doi.org/10.1038/s41561-018-0133-5</u>

Gleason, S.M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U.G., Pratt, R.B., ... Zanne, A.E., 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. New Phytol. 209, 123–136. https://doi.org/10.1111/nph.13646

Harrell Jr, F.E., 2019. rms: Regression Modeling Strategies.

Johnson, D.M., Domec, J.-C., Woodruff, D.R., McCulloh, K.A., Meinzer, F.C., 2013. Contrasting hydraulic strategies in two tropical lianas and their host trees. Am. J. Bot. 100, 374–383. <u>https://doi.org/10.3732/ajb.1200590</u>

Jupa, R., Plavcová, L., Flamiková, B., Gloser, V., 2016. Effects of limited water availability

on xylem transport in liana *Humulus lupulus* L. Environ. Exp. Bot. 130, 22–32. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.05.008

Kraus, J.E., Arduin, M., 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal - Google Acadêmico, 1st ed. Edur, Seropédica.

Kraus, J.E., de Sousa, H.C., Rezende, M.H., Castro, N.M., Vecchi, C., Luque, R., 1998. Astra Blue and Basic Fuchsin Double Staining of Plant Materials. Biotech. Histochem. 73, 235–243. <u>https://doi.org/10.3109/10520299809141117</u>

Landerer, F.W., Swenson, S.C., 2012. Accuracy of scaled GRACE terrestrial water storage estimates. Water Resour. Res. 48. <u>https://doi.org/10.1029/2011WR011453</u>

Lee, J.E., Frankenberg, C., Van Der Tol, C., Berry, J.A., Guanter, L., Boyce, C.K., Fisher, J.B., Morrow, E., Worden, J.R., Asefi, S., Badgley, G., Saatchi, S., 2013. Forest productivity and water stress in Amazonia: Observations from GOSAT chlorophyll fluorescence. Tohoku J. Exp. Med. 230, 20130171. <u>https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0171</u>

Lewis, S.L., Brando, P.M., Phillips, O.L., van der Heijden, G.M.F., Nepstad, D., 2011. The 2010 Amazon Drought. Science (80). 331, 554–554. https://doi.org/10.1126/science.1200807

Maracahipes-Santos, L., Santos, J.O. dos, Reis, S.M., Lenza, E., 2018. Temporal changes in species composition, diversity, and woody vegetation structure of savannas in the Cerrado-Amazon transition zone. Acta Bot. Brasilica 32, 254–263. <u>https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0316</u>

Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H.A., Lopez-Gonzalez, G., Lloyd, J., Franczak, D.D., de Oliveira, E.A., Maracahipes, L., Miguel, A., Lenza, E., Phillips, O.L., 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. Plant Ecol. Divers. 7, 281–292. https://doi.org/10.1080/17550874.2013.818072

Marques, A.R., Garcia, Q.S., Rezende, J.L.P., Fernandes, G.W., 2000. Variações nas características foliares de duas espécies de *Miconia* no cerrado brasileiro sob diferentes intensidades de luz. Ecol. Trop. 41, 47–56.

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. Biodivers. Conserv. https://doi.org/10.1007/s10531-019-01720-z

Martinez Arbizu, P., 2019. pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2018. vegan: Community Ecology Package.

Oliveira, R.S., Costa, F.R.C., van Baalen, E., de Jonge, A., Bittencourt, P.R., Almanza, Y., Barros, F. de V., Cordoba, E.C., Fagundes, M. V., Garcia, S., Guimaraes, Z.T.T.M., Hertel, M., Schietti, J., Rodrigues-Souza, J., Poorter, L., 2018. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. New Phytol. <u>https://doi.org/10.1111/nph.15463</u>

Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D., Gilman, E.L., Guénette, S., Hurtt, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R., Walpole, M., 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. Science (80-.). https://doi.org/10.1126/science.1196624

Pérez-Ramos, I.M., Matías, L., Gómez-Aparicio, L., Godoy, Ó., 2019. Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. Nat. Commun. 10. <u>https://doi.org/10.1038/s41467-019-10453-0</u>

Phillips, O.L., Aragao, L.E.O.C., Lewis, S.L., Fisher, J.B., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., ...Torres-Lezama, A., 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. Science (80-.). 323, 1344–1347. <u>https://doi.org/10.1126/science.1164033</u>

Pireda, S., da Silva Oliveira, D., Borges, N.L., do Amaral Ferreira, G., Barroso, L.M., Simioni, P., Vitória, A.P., Da Cunha, M., 2019. Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. Environ. Exp. Bot. 164, 190–202. <u>https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.05.012</u>

R Core Team, 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing.

Ratter, J.A., Bridgewater, S., Ribeiro, J.F., 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. Edinburgh J. Bot. 60, 57–109. <u>https://doi.org/10.1017/S0960428603000064</u>

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 Bot. Brasilica 24, 605–612. <u>https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300002</u>

Santiago, L.S., De Guzman, M.E., Baraloto, C., Vogenberg, J.E., Brodie, M., Hérault, B., Fortunel, C., Bonal, D., 2018. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. New Phytol. 218, 1015–1024. <u>https://doi.org/10.1111/nph.15058</u>

Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of

image analysis. Nat. Methods 9, 671-675. https://doi.org/10.1038/nmeth.2089

Schuldt, B., Knutzen, F., Delzon, S., Jansen, S., Müller-Haubold, H., Burlett, R., Clough, Y., Leuschner, C., 2016. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? New Phytol. 210, 443–458. https://doi.org/10.1111/nph.13798

Scoffoni, C., Albuquerque, C., Brodersen, C.R., Townes, S. V., John, G.P., Cochard, H., Buckley, T.N., McElrone, A.J., Sack, L., 2017. Leaf vein xylem conduit diameter influences susceptibility to embolism and hydraulic decline. New Phytol. 213, 1076–1092. https://doi.org/10.1111/nph.14256

Smith, F.H., Smith, E.C., 1942. Anatomy of the inferior ovary of Darbya. Am. J. Bot. 29, 464–471. <u>https://doi.org/10.2307/2437312</u>

Stropp, J., dos Santos, I.M., Correia, R.A., dos Santos, J.G., Silva, T.L.P., dos Santos, J.W., Ladle, R.J., Malhado, A.C.M., 2017. Drier climate shifts leaf morphology in Amazonian trees. Oecologia 185, 525–531. <u>https://doi.org/10.1007/s00442-017-3964-7</u>

Swenson, S.C., 2012. GRACE monthly land water mass grids netcdf release 5.0. Ver. 5.0. PO.DAAC, CA, USA. <u>https://doi.org/10.5067/TELND-NC005</u>

Turner, I.M., 1994. Sclerophylly: Primarily Protective? Funct. Ecol. 8, 669. https://doi.org/10.2307/2390225

Valladares, F., Wright, S.J., Lasso, E., Kitajima, K., Pearcy, R.W., 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. Ecology 81, 1925–1936. <u>https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1925:PPRTLO]2.0.CO;2</u>

Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.

van der Sande, M.T., Poorter, L., Schnitzer, S.A., Engelbrecht, B.M.J., Markesteijn, L., 2019. The hydraulic efficiency–safety trade-off differs between lianas and trees. Ecology 100. <u>https://doi.org/10.1002/ecy.2666</u>

Wickham, H., 2018. scales: Scale Functions for Visualization.

São coautores deste paper: Ben Hur Marimon Junior, Ivone Vieira da Silva, Paulo Sérgio Morandi, Oliver Phillips, Beatriz Schwantes Marimon.

7. APÊNDICES

Tabela A1. Coeficientes de correlação de Pearson para relações lineares entre as variáveis (atributos anatômicos-funcionais plásticos e preditores ambientais) para sete espécies de alto valor de importância em comunidades florestais do sudeste da Amazônia e Transição Amazônia-Cerrado.

Amaioua g	guianen	sis										
	DV	PP	LF	AV	Kh	Pluvi	IS	MCWD	EVPminS	ASminS	EVPC	
DE	-0,29	-0,04	-0,11	0	-0,04	0,26	-0,21	0,47	-0,32	0,41	0,39	
DV		0,36	-0,12	-0,25	0,09	-0,12	0,13	-0,31	0,41	-0,06	0	
PP			-0,38	-0,29	-0,14	0	0,23	-0,32	0,45	0,14	0,04	
LF				0,14	0,03	0,13	-0,2	0,12	-0,26	-0,31	-0,01	
AV					0,91	-0,19	0,07	-0,05	-0,03	-0,06	-0,15	
Kh						-0,23	0,06	-0,14	0,14	-0,02	-0,09	
Pluvi							-0,72	0,6	-0,77	-0,48	0,67	
IS								-0,73	0,65	0,24	-0,77	
MCWD									-0,83	0,05	0,82	
EVPminS										0,36	-0,56	
ASminS											-0,05	
Chaetocar	pus ech	inocarp	ous									
	DV	PP	LF	AV	Kh	Pluvi	IS	MCWD	EVPminS	ASminS	EVPC	
DE	-0,06	0,09	-0,06	-0,24	-0,14	-0,22	0,02	0,16	0,4	0,47	0,57	
DV		0,25	-0,29	-0,15	0,36	0,64	0,03	-0,46	0,15	-0,26	0,2	
PP			-0,23	-0,14	0,1	0,47	0,47	-0,32	0,14	-0,12	0,2	
LF				0,26	0,02	-0,1	-0,11	0,04	-0,14	-0,25	-0,18	
AV					0,56	0,1	-0,1	0,09	-0,28	-0,35	-0,14	
Kh						0,37	-0,04	-0,07	-0,13	-0,23	0,06	
Pluvi							0,17	-0,5	-0,12	-0,63	0,12	
IS								-0,11	-0,07	-0,05	-0,13	
MCWD									-0,59	0,69	-0,18	
EVPminS										-0,03	0,71	
ASminS											0,08	
Miconia p	yrifolia						- 7					
	EAB	LF	DV	AV	Kh	Pluvi	IS	MCWD	EVPminS	ASminS	EVPC	
DE	-0,26	-0,26	-0,17	0,15	0,01	-0,5	0,35	0,11	0,11	0,67	-0,14	
EAB		0,02	-0,18	-0,08	-0,34	0,31	-0,43	0,27	-0,35	-0,27	0,14	
LF			0,14	0,08	0,3	-0,14	0,27	-0,57	0,45	-0,31	-0,42	
DV				-0,18	0,3	0,03	0,31	-0,51	0,47	-0,31	0,01	
AV					0,69	-0,29	0,13	-0,16	0,11	0,14	-0,49	
Kh						-0,44	0,52	-0,64	0,6	0,02	-0,61	
Pluvi							-0,86	0,4	-0,58	-0,74	0,74	
15								-0,72	0,88	0,44	-0,59	
MCWD									-0,9	0,28	0,6	
EVPminS										0,05	-0,48	
ASminS											-0,21	

												81
Ocotea gu	ianensi	is										
	EAB	LF	DV	Kh	Pluvi	IS	MCWD	EVPminS	ASminS	EVPC		
DE	-0,02	0	0,06	-0,17	-0,07	-0,31	0,71	-0,48	0,42	0,06		
EAB		-0,06	0,31	0,15	-0,08	-0,26	-0,09	0,1	0,16	-0,01		
LF			-0,15	-0,04	0,17	-0,12	-0,05	-0,2	-0,23	-0,14		
DV				0,49	-0,03	-0,5	-0,07	0,31	0,36	0,33		
Kh					0,32	-0,55	-0,14	0	-0,12	0,14		
Pluvi						-0,54	-0,33	-0,06	-0,77	0,48		
IS							-0,1	0,3	0,09	-0,22		
MCWD								-0,74	0,62	-0,11		
EVPminS									-0,06	0,38		
ASminS										0		
Sacoglotti	s guian	ensis										
Ū	PP	PP/PL	DV	AV	Kh	Pluvi	IS	MCWD	EVPminS	ASminS	EVPC	
DE	-0,11	-0,07	-0,01	0,09	0	-0,31	0,3	-0,35	0,52	0,32	-0,24	
PP		0,83	-0,22	-0,29	-0,21	0,32	-0,38	0,52	-0,38	0,48	0,34	
PP/PL			-0,12	-0,11	-0,05	0,42	-0,45	0,47	-0,35	0,37	0,38	
DV				-0,07	0,44	0,28	-0,27	-0,16	0,11	-0,34	0,33	
AV					0,64	-0,21	0,36	-0,59	0,52	-0,29	-0,41	
Kh						0,22	-0,06	-0,37	0,27	-0,49	-0,04	
Pluvi							-0,94	0,58	-0,66	-0,32	0,77	
IS								-0,76	0,75	0,06	-0,94	
MCWD									-0,94	0,33	0,75	
EVPminS										-0,02	-0,67	
ASminS											0,15	
Trattinnic	kia gla	ziovii										
	EAB	CF	LF	DV	AV	Kh	Pluvi	IS	MCWD	EVPminS	ASminS	EVPC
DE	-0,03	-0,15	0	0,55	-0,39	-0,26	0,33	-0,3	0,58	-0,51	-0,11	0,6
EAB		-0,27	-0,08	0,1	-0,01	0,11	0,3	-0,5	0,57	-0,55	0,18	0,4
CF			-0,25	-0,2	0,25	0,13	-0,67	0,4	-0,46	0,47	0,19	-0,4
LF				0,12	0,03	0,2	0,01	-0,26	0,01	0,19	0,21	0,2
DV					-0,54	-0,01	0,42	-0,43	0,62	-0,52	-0,05	0,6
AV						0,75	-0,5	0,09	-0,42	0,5	0,38	-0,4
\mathbf{K}_{h}							-0,26	-0,17	-0,13	0,26	0,39	-0,1
Pluvi								-0,2	0,54	-0,75	-0,62	0,4
IS									-0,78	0,41	-0,63	-0,9
MCWD										A 0 -	0.14	1
EVPminS										-0,87	- /	
										-0,87	0,32	-0,7
ASminS										-0,87	0,32	-0,7 0,3
ASminS Xylopia an	nazonio	<u>ca</u>								-0,87	0,32	-0,7 0,3
ASminS Xylopia an	nazonio EAD	ca LF	DV	AV	Kh	Pluvi	IS	MCWD	EVPminS	-0,87 ASminS	0,32 EVPC	-0,7 0,3
ASminS Xylopia an DE	nazonia EAD -0,19	<i>ca</i> LF -0,14	DV -0,02	AV -0,01	Kh 0,09	Pluvi -0,14	IS 0,24	MCWD 0,04	EVPminS 0,35	-0,87 ASminS 0,26	0,32 EVPC 0,43	-0,7 0,3
ASminS Xylopia an DE EAD	nazonia EAD -0,19	<i>ca</i> LF -0,14 0,12	DV -0,02 -0,24	AV -0,01 0,28	Kh 0,09 0,11	Pluvi -0,14 -0,34	IS 0,24 0,1	MCWD 0,04 -0,17	EVPminS 0,35 0,16	-0,87 ASminS 0,26 0,18	0,32 EVPC 0,43 -0,21	-0,7 0,3
ASminS Xylopia an DE EAD LF	<i>nazonia</i> EAD -0,19	ca LF -0,14 0,12	DV -0,02 -0,24 -0,12	AV -0,01 0,28 0,14	Kh 0,09 0,11 0,06	Pluvi -0,14 -0,34 -0,25	IS 0,24 0,1 -0,1	MCWD 0,04 -0,17 0,29	EVPminS 0,35 0,16 -0,25	-0,87 ASminS 0,26 0,18 0,28	0,32 EVPC 0,43 -0,21 -0,19	- 0,7 0,3
ASminS Xylopia an DE EAD LF DV	nazonia EAD -0,19	ca LF -0,14 0,12	DV -0,02 -0,24 -0,12	AV -0,01 0,28 0,14 -0,05	Kh 0,09 0,11 0,06 0,36	Pluvi -0,14 -0,25 0,58	IS 0,24 0,1 -0,1 -0,32	MCWD 0,04 -0,17 0,29 -0,28	EVPminS 0,35 0,16 -0,25 0,12	-0,87 ASminS 0,26 0,18 0,28 -0,45	0,32 EVPC 0,43 -0,21 -0,19 0,24	-0,7 0,3
ASminS Xylopia and DE EAD LF DV AV	nazonia EAD -0,19	ca LF -0,14 0,12	DV -0,02 -0,24 -0,12	AV -0,01 0,28 0,14 -0,05	Kh 0,09 0,11 0,06 0,36 0,73	Pluvi -0,14 -0,25 0,58 -0,34	IS 0,24 0,1 -0,1 -0,32 -0,31	MCWD 0,04 -0,17 0,29 -0,28 0,06	EVPminS 0,35 0,16 -0,25 0,12 0,1	-0,87 ASminS 0,26 0,18 0,28 -0,45 0,43	0,32 EVPC 0,43 -0,21 -0,19 0,24 -0,06	- 0,7 0,3
ASminS Xylopia and DE EAD LF DV AV Kh	nazonia EAD -0,19	ca LF -0,14 0,12	DV -0,02 -0,24 -0,12	AV -0,01 0,28 0,14 -0,05	Kh 0,09 0,11 0,06 0,36 0,73	Pluvi -0,14 -0,25 0,58 -0,34 0,05	IS 0,24 0,1 -0,1 -0,32 -0,31 -0,5	MCWD 0,04 -0,17 0,29 -0,28 0,06 -0,17	EVPminS 0,35 0,16 -0,25 0,12 0,1 0,1 0,26	-0,87 ASminS 0,26 0,18 0,28 -0,45 0,43 0,14	0,32 EVPC 0,43 -0,21 -0,19 0,24 -0,06 0,16	- 0,7 0,3

					82
IS	0,05	0,03	0,12	-0,18	
MCWD		-0,71	0,68	-0,18	
EVPminS			-0,09	0,7	
ASminS				0,08	

Valores de 0,7 a 0,9 (±) indicam uma correlação forte; > 0,9 indicam uma correlação muito forte. Consulte as Tabelas 1 e 2 para definições de abreviações. Correlações superiores a 0,6 são significativas ($p \le 0,01$).

Análises multivariadas por espécie

Tabela A2. Valores de R² do teste *post-hoc* derivado da comparação dos atributos plásticos (IPF > 0,50) entre as áreas para *Amaioua guianensis*.

Áreas	FLO-01	FRP-01	POA-01	SAA-01	SAA-02	TAN-02
FRP-01	0,286 *					
POA-01	0,264 *	0,442 *				
SAA-01	0,381 *	0,451 *	0,271 *			
SAA-02	0,506 *	0,353 *	0,412 *	0,402 *		
TAN-02	0,317 *	0,097	0,361 *	0,196 *	0,248 *	
TAN-04	0,487 *	0,305 *	0,470 *	0,427 *	0,079	0,198 *

* Valores com p \leq 0,05 usando p ajustado sobre *adonis2()* em PERMANOVA. R² da análise completa = 0,47.

Tabela A3. Valores de R^2 do teste *post-hoc* derivado da comparação dos atributos plásticos (IPF > 0,50) entre as áreas para *Chaetocarpus echinocarpus*.

Áreas	FLO-01	FRP-01	GAU-02	POA-01	TAN-02
FRP-01	0,346 *				
GAU-02	0,112 *	0,515 *			
POA-01	0,267 *	0,478 *	0,275 *		
TAN-02	0,263 *	0,311*	0,393 *	0,456 *	
TAN-04	0,155 *	0,288 *	0,233 *	0,389 *	0,225 *

* Valores com p \leq 0,05 usando p ajustado sobre *adonis2()* em PERMANOVA. R² da análise completa = 0,43.

Áreas	FLO-01	FLO-02	GAU-02	POA-01	SAA-02
FLO-02	0,121				
GAU-02	0,247 *	0,463 *			
POA-01	0,291 *	0,2820 *	0,608 *		
SAA-02	0,430 *	0,576 *	0,462 *	0,515 *	
TAN-04	0,163 *	0,449 *	0,389 *	0,488 *	0,500 *

Tabela A4. Valores de R^2 do teste *post-hoc* derivado da comparação dos atributos plásticos (IPF > 0,50) entre as áreas para *Miconia pyrifolia*.

* Valores com p \leq 0,05 usando p ajustado sobre *adonis2()* em PERMANOVA. R² da análise completa = 0,54.

Tabela A5. Valores de R^2 do teste *post-hoc* derivado da comparação dos atributos plásticos (IPF > 0,50) entre as áreas para *Ocotea guianensis*.

Áreas	FLO-01	FLO-02	GAU-02	POA-01	TAN-02
FLO-02	0,099				
GAU-02	0,346 *	0,287 *			
POA-01	0,085	0,182 *	0,325 *		
TAN-02	0,482 *	0,407 *	0,578 *	0,408 *	
TAN-04	0,147 *	0,054	0,414 *	0,266 *	0,646 *

* Valores com p \leq 0,05 usando p ajustado sobre *adonis2()* em PERMANOVA. R² da análise completa = 0,43.

Tabela A6. Valores de R² do teste *post-hoc* derivado da comparação dos atributos plásticos (IPF > 0,50) entre as áreas para *Sacoglottis guianensis*.

Áreas	FLO-01	GAU-02	POA-01	SAA-01	SAA-02
GAU-02	0,302 *				
POA-01	0,421 *	0,494 *			
SAA-01	0,730 *	0,682 *	0,287 *		
SAA-02	0,469 *	0,422 *	0,292 *	0,692 *	
TAN-02	0,435 *	0,370 *	0,249	0,640 *	0,380 *

* Valores com p \leq 0,05 usando p ajustado sobre *adonis2()* em PERMANOVA. R² da análise completa = 0,59.

Áreas	SAA-01	SAA-02	SIP-01	TAN-02
SAA-02	0,279 *			
SIP-01	0,356 *	0,387 *		
TAN-02	0,421 *	0,388*	0,231 *	
TAN-04	0,581 *	0,502 *	0,447 *	0,541 *

Tabela A7. Valores de R^2 do teste *post-hoc* derivado da comparação dos atributos plásticos (IPF > 0,50) entre as áreas para *Trattinnickia glaziovii*.

* Valores com p \leq 0,05 usando p ajustado sobre *adonis2()* em PERMANOVA. R² da análise completa = 0,53.

Tabela A8. Valores de R^2 do teste *post-hoc* derivado da comparação dos atributos plásticos (IPF > 0,50) entre as áreas para *Xylopia amazonica*.

Áreas	FLO-01	GAU-02	POA-01	TAN-02
GAU-02	0,155 *			
POA-01	0,121	0,059		
TAN-02	0,120 *	0,246 *	0,164 *	
TAN-04	0,402 *	0,341 *	0,181 *	0,645 *

* Valores com p \leq 0,05 usando p ajustado sobre *adonis2()* em PERMANOVA. R² da análise completa = 0,31.

Projeção gráfica dos **melhores ajustes por atributo** anatômico-funcional em Modelos Lineares Generalizados (GLM) para cada espécie analisada neste estudo.



Figura A1. Relação entre os atributos anatômicos-funcionais e os preditores ambientais (GLM) para *Amaioua guianensis* em florestas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Note que entre os modelos selecionados, apenas AV e K_h tiveram melhor parcimônia com a precipitação, os demais atributos anatômico-funcionais analisados mostraram melhor relação com preditores da sazonalidade.



Figura A2. Relação entre os atributos anatômicos-funcionais e os preditores ambientais (GLM) para *Chaetocarpus echinocarpus* em florestas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Note que as amostras dos atributos anatômico-funcionais do sítio POA-01 são um fator de distorção para a maioria dos testes.



Figura A3. Relação entre os atributos anatômicos-funcionais e os preditores ambientais (GLM) para *Miconia pyrifolia* em florestas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Note que as amostras de SAA-01 são as principais responsáveis pela orientação da reta nos modelos para EAB e K_h .



Figura A4. Relação entre os atributos anatômicos-funcionais e os preditores ambientais (GLM) para *Ocotea guianensis* em florestas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Note que a inclinação do modelo para DE é decorrente das amostras de GAU-02 e que os demais atributos geram modelos com inclinações de reta mais suaves.



Figura A5. Relação entre os atributos anatômicos-funcionais e os preditores ambientais (GLM) para *Sacoglottis guianensis* em florestas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Note que as linhas de tendência para DE e DV indicam uma diminuição da densidade das estruturas com a maior disponibilidade de água no solo no período seco, enquanto AV e K_h tendem a um aumento que acompanha a demanda evaporativa.



Figura A6. Relação entre os atributos anatômicos-funcionais e os preditores ambientais (GLM) para *Trattinnickia glaziovii* em florestas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Note que as amostras de TAN-04 destoam da tendência de variação dos atributos em praticamente todos os modelos; as linhas de tendência indicam um maior investimento em esclerofilia pela espécie com a menor disponibilidade hídrica.



Figura A7. Relação entre os atributos anatômicos-funcionais e os preditores ambientais (GLM) para *Xylopia amazonica* em florestas do sudeste da Amazônia brasileira e transição Amazônia-Cerrado. Note que as amostras apenas EAD e AV apresentam uma interação nítida entre o atributo e a preditora ambiental.

Capítulo 3 – Atributos Anatômico-Funcionais e Vulnerabilidade à Seca de Árvores no Sul da Amazônia

A ser submetido para publicação ao periódico New Phytologist

Resumo

Compreender como a vegetação responde ao estresse hídrico e térmico é fundamental para prever o futuro das florestas, especialmente na transição Amazônia-Cerrado, onde as florestas estão próximas de seus limites climáticos. Comparamos os atributos anatômicofuncionais de folhas e caules de 106 árvores das 10 espécies mais dominantes de duas florestas sazonais tropicais, uma em solos profundos e bem drenados (cerradão) e outra em ambiente ripário (floresta de galeria), para examinar se as principais espécies arbóreas apresentam indicadores anatômicos de resistência ou vulnerabilidade à seca. As espécies de cerradão são caracterizadas por estruturas predominantemente mais espessas para a cutícula foliar, epiderme superior e mesofilo do que as florestas de galeria, características indicativas de adaptação à restrição hídrica. Na floresta de galeria, a condutividade hidráulica teórica dos caules foi significativamente maior, indicando menor investimento das principais espécies arbóreas contra os efeitos da seca. As características funcionais anatômicas das espécies de cerradão indicam uma possibilidade potencialmente maior de sobreviver a qualquer aumento da intensidade da estação seca na região em comparação com as florestas de galeria. Mesmo assim, é possível que as espécies de cerradão também sejam afetadas por mudanças climáticas extremas devido às condições hídricas mais restritivas. Apesar das diferenças anatômicas e funcionais entre as fitofisionomias, a diversidade de árvores na transição Amazônia-Cerrado está relacionada com uma grande variedade de nichos morfofuncionais hidráulicos, onde a floresta de galeria é mais homogênea e vulnerável. Nossos resultados sugerem o forte potencial de mudanças composicionais florísticas e funcionais nessas comunidades, especialmente na floresta de galeria, se as temperaturas e a intensidade da estação seca aumentarem conforme o esperado. Revelamos com isso a necessidade urgente de medidas de proteção especial para evitar que as fitofisionomias desta região se tornem ainda mais vulneráveis às mudanças climáticas devido à intensa fragmentação da paisagem.

Palavras-chave: anatomia funcional, cavitação, florestas tropicais, lâmina foliar.

CHAPTER 3 – ANATOMICAL FUNCTIONAL TRAITS AND HYDRAULIC VULNERABILITY OF TREES IN SOUTHERN AMAZONIA

ABSTRACT

Understanding tree species responses to drought is critical for predicting the future of forests, especially at the Amazon-Cerrado transition, where climate is changing rapidly. We compared the anatomical functional traits of the dominant tree species of two tropical forests, one on deep, well-drained soils (cerradão) and one in a riparian environment (gallery forest), to examine possible anatomical indicators of resistance or vulnerability to drought. Cerradão species generally had thicker leaf cuticle, upper epidermis and mesophyll than gallery forests, traits that are indicative of adaptation to water restriction. In the gallery forest, the theoretical hydraulic conductivity of the stems was significantly higher, indicating lower investment against drought. The anatomical functional traits of cerradão species indicate a potential greater probability of surviving water restriction compared to the gallery forests. Even so, it is possible that cerradão species may also be affected by extreme climate changes due to the more water-restrictive environment. Despite the anatomical and functional differences between the phytophysiognomies, tree diversity in the Amazon-Cerrado transition is related to a large range of hydraulic morphofunctional niches, where the gallery forest is more vulnerable. Our results suggest the strong potential for floristic and functional compositional shifts under continued climate change, especially in the gallery forest.

Keywords: functional anatomy, cavitation, tropical forests, leaf blade.

1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas estão afetando a estrutura e o funcionamento global das florestas tropicais, principalmente devido ao aumento dos eventos de seca e calor (Flato et al., 2013; Hubau et al., 2020). Embora alguns modelos tenham relacionado características morfofisiológicas à resiliência das plantas às variações climáticas (Fortunel et al., 2019), são necessárias mais informações sobre a anatomia do tecido vegetal e características funcionais anatômicas (e.g. hidráulica estomática) para compreendermos sua influência no desempenho hidráulico das plantas durante a seca (Bartlett et al., 2016). No entanto, poucos estudos foram realizados para verificar a relação entre a anatomia dos tecidos lenhoso e folhas das espécies arbóreas com a resposta das florestas tropicais às mudanças climáticas à medida que o aumento da temperatura e a disponibilidade de água diminuem (Bonan, 2008; Binks et al., 2016).

Nas últimas décadas, houve um aumento generalizado da mortalidade de árvores na Amazônia em resposta à seca severa (Phillips et al., 2009; Rowland et al., 2015; Jiménez-Muñoz et al., 2016, Hubau et al., 2020) e aumento de temperatura, especialmente no sul da Amazônia (e.g. Esquivel-Muelbert et al., 2019, Nogueira et al., 2019, Meira Junior et al., 2020). Tal condição suscita preocupações devido aos principais papéis que as florestas tropicais desempenham na regulação do sistema climático global (Pan et al., 2011; Spracklen et al., 2012), o que é crítico para os ciclos globais de água e carbono devido à grande extensão geográfica e produtividade anual das florestas tropicais (Giardina et al., 2018). Para derivar inferências confiáveis sobre a vulnerabilidade da vegetação tropical às mudanças climáticas, e especialmente secas repetidas, é necessário entender melhor a anatomia dos tecidos lenhosos e foliares das espécies arbóreas que dominam na Amazônia.

A Amazônia é heterogênea em ambientes, e sua floresta varia em estrutura e composição florística (Rowland et al., 2015), especialmente na fronteira sul e sudeste em contato com o bioma Cerrado (savana), um cinturão de ~ 6.000 km conhecido como transição Amazônia-Cerrado (TAC) (Marques et al., 2019). O clima na ACT é fortemente sazonal, com a vegetação composta por uma mistura complexa de diferentes florestas e savanas hiperdinâmicas (*sensu* Marimon et al., 2014) que ocorrem em um mosaico de contatos floresta-savana (Marques et al., 2019). Dentre essas fitofisionomias, o cerradão representa uma mistura filtrada de espécies florestais e de savana (Marimon et al., 2014) em solos bem drenados, revelando uma condição especial de seleção de nicho de espécies

adaptadas a ambientes mais secos. A ausência de fogo e maior teor de argila do solo em relação ao cerrado adjacente (fácies da savana) atua como filtro ambiental, facilitando o estabelecimento de espécies florestais como as hiperdominantes *Tachigali vulgaris* e *Emmotum nitens* (Marimon-Junior & Haridasan, 2005). Da mesma forma, aqueles solos com maior disponibilidade de água na TAC ao longo dos riachos também atuam como um filtro de espécies, onde a seleção de nichos favorece o estabelecimento das espécies arbóreas que melhor se adaptam à maior disponibilidade de água no solo (Elias et al., 2019). Essas condições particulares geram a vegetação ripária conhecida como "florestas de galeria", que desempenham papéis importantes, principalmente por causa de sua função ecológica de proteção dos cursos de água (Wantzen et al., 2012).

Vários estudos tentaram entender como as espécies arbóreas respondem aos estressores ambientais atuando juntos em escala local, especialmente sob condições de temperaturas mais altas e menor disponibilidade de água (e.g. Tyree & Ewers, 1991; Cochard et al., 2008; Bieras & Sajo, 2009; Markesteijn et al., 2011; Binks et al., 2016; Blackman et al., 2018), investigando individualmente variações de densidade e diâmetro de vasos xilemáticos dos caules, espessura de cutícula, epidermes e parênquimas foliares, assim como a densidade estomática. Essas informações em escala local podem fornecer a base para inferências em escala regional sobre o grau de estresse, crescimento e adaptabilidade das espécies arbóreas. No entanto, existem estudos e dados insuficientes sobre como a maioria das plantas difere na anatomia dos seus tecidos (Cetin et al., 2018) diante de um clima em mudança profunda. Como consequência, toda a vasta zona de transição floresta-savana tropical na América do Sul permanece cronicamente pouco estudada.

A fronteira sul da Amazônia é um laboratório natural de transição savana-floresta para investigar esses efeitos climáticos devido à alta sazonalidade e sensibilidade dessas florestas aos efeitos do aquecimento global, especialmente eventos de calor e seca (Sullivan et al., 2020; Tiwari et al., 2020). A alta sazonalidade da TAC (Marimon et al., 2014) também pode atuar como um forte filtro climático de espécies que favorece aquelas de anatomia funcional do tecido foliar e lenhoso adaptadas a evitar perdas excessivas de água por transpiração. Esse efeito de seleção de nicho pode atingir seu extremo sob certas condições de estresse ambiental, como baixa disponibilidade de água no solo associada às altas temperaturas (Poorter et al., 2010), especialmente acima de 32 °C de temperatura máxima média, além da qual a biomassa florestal pode diminuir rapidamente (Sullivan et al., 2020). Como o déficit hídrico no tecido foliar afeta muitos processos-chave fisiológicos (e.g. fotossíntese e respiração) (El Aou-ouad et al., 2017), as árvores na TAC devem lidar com a

contrastante disponibilidade de água entre as estações seca e chuvosa, ajustando as perdas de água pela plasticidade nas características teciduais (Bastias et al., 2018). Por exemplo, a resistência à cavitação do xilema pode ser um fator importante para muitas espécies de árvores para evitar falhas hidráulicas nos tecidos do sistema condutor (Cochard et al., 2008; El Aou-ouad et al., 2017).

Nós comparamos características funcionais anatômicas de 10 espécies de árvores em um ambiente com restrição hídrica sazonal (floresta de cerradão) com 10 espécies de árvores em ambiente sem restrição hídrica sazonal significativa (floresta de galeria) para responder às seguintes perguntas: (i) Quais caracteres anatômicos diferem entre espécies de árvores dominantes nessas comunidades? (ii) O ambiente sazonalmente não restrito à água da floresta da galeria é um filtro de espécies que selecionam caracteres não xéricos (seleção de nicho)? (iii) As espécies dominantes de cada comunidade compartilham algum padrão anatômico de adaptação às condições sazonais de restrição hídrica? Para responder a essas perguntas, testamos as seguintes hipóteses: (i) espécies arbóreas de florestas com restrição sazonal de água na TAC exibem adaptações anatômicas foliares e lenhosas de restrições hídricas semelhantes às relatadas na literatura para espécies arbóreas de savanas sazonais, como o cerrado típico; (ii) plantas de florestas não sazonais para restrição de água na TAC, como florestas de galeria, possuem um padrão anatômico de mesófitos, sem tecido de folhas e caules tolerante à dessecação como grande proporção de parênquima paliçádico e fibras; (iii) espécies dominantes de ambas florestas apresentam características funcionais anatômicas distintas, respondendo de diferentes maneiras às limitações da água, consequentemente explorando nichos ecológicos distintos (e.g., Tyree & Ewers, 1991; Markesteijn et al., 2011).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Locais de estudo

A floresta de galeria está localizada nas margens do córrego do Bacaba, no Parque Municipal do Bacaba (PMB) (14 ° 43'06,5 "S 52 ° 21'43,1" W), município de Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil (Fig. 1). A temperatura anual e as chuvas no PMB variam entre 24 ~ 26 ° C e 1.600 ~ 1.900 mm (Alvares et al., 2013). O córrego Bacaba tem fluxo perene, fornecendo disponibilidade de água ao longo do ano para a vegetação. O local possui neossolo litólico, com rochas expostas em vários pontos e é bem preservado da atividade

humana. As nascentes do córrego se localizam dentro dos limites do PMB, cruzando toda a unidade de conservação, que perfaz um total de 492 ha e localiza-se às margens da BR 158 (Elias et al., 2019).



Fig. 1 Área de estudo na Transição Amazônia-Cerrado, Brasil. Diferentes tons de verde representam as vegetações baseadas no mapeamento de biomas originais do projeto RADAMBRASIL-IBGE (IBGE, 1982). Os limites dos biomas da Amazônia e do Cerrado são superados por faixas de vegetação de transição. O mapa foi gerado no QGIS v.3.14, usando mapas de fundo do banco de dados do Ministério do Meio Ambiente do Brasil (https://www.mma.gov.br/).

O cerradão está localizado no município de Ribeirão Cascalheira, Estado de Mato Grosso (12 ° 49'22,1 "S 51 ° 46'13,5" W), com temperatura média anual de 24 ~ 26° C e chuvas de 1.400 ~ 1.700 mm (Alvares et al., 2013). Possui copa contínua, vegetação rasteira e sem gramíneas (Marimon et al., 2014). Ocorre em terreno bem drenado de interflúvio e com a disponibilidade de água dependente do regime de chuvas sujeito a forte sazonalidade climática, o que causa severa escassez de água nos meses mais secos, de junho a outubro, que aqui trataremos como sob déficit hídrico sazonal (DHS). O local do cerradão consiste predominantemente de floresta primária, sem sinais evidentes de ação humana e está dentro de uma reserva legal de área privada. A florística, com lista completa de espécies, e a fitossociologia do cerradão consta em Marimon et al. (2006) e descrição de cerradão similar são encontradas em Marimon-Junior e Haridasan (2005). O clima em ambas as áreas é Köppen Aw continental, com duas estações bem definidas, uma chuvosa de outubro a março e outra seca de abril a setembro, com variabilidade inter-sazonal significativa na temperatura e disponibilidade de água.

2.2. Coleta e processamento de amostras

O trabalho de campo foi realizado de março a outubro de 2017, estação seca na região, por amostragem das 10 espécies arbóreas mais representativas de cada área de acordo com o Índice de Valor de Importância (IVI), que leva em consideração a frequência, abundância e dominância relativa de cada espécie na comunidade (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974) (Tabela 1). Coletamos um total de 106 árvores durante nossas campanhas de campo para avaliar parcelas permanentes monitoradas pelo Projeto Transição Cerrado-Floresta Amazônia (CNPq/PELD-UNEMAT-NX) e pela Rede RAINFOR de Inventários Florestais na Amazônia (Universidade de Leeds, Reino Unido). Selecionamos 5 indivíduos com a base da copa entre 12 e 15 metros por espécie, em parcelas que possuem 1 hectare de área e são amostras permanentes e representativas da estrutura vegetacional natural onde estão inseridas, sem efeito de borda aparente ou ação antrópica. Vale ressaltar que as espécies selecionadas representam mais de 80% da área basal da comunidade arbórea em cada uma das áreas estudadas (Tabela 1).

Tabela 1. Principais espécies de árvores selecionadas (IVI) no cerradão e floresta de galeria que representam > 80% de toda a biomassa viva acima do solo. IVI = índice do valor de importância (%).

Cerradão	IVI	Gallery forest	IVI
Bowdichia virgilioides Kunth	4,56	Apuleia leiocarpa (Vogel) J.F. Macbr.	4,39
Emmotum nitens (Benth.) Miers	7,19	Aspidosperma subincanum Mart.	6,53
Mezilaurus crassiramea (Meisn.) Taub. ex Mez	8,24	Ephedranthus parviflorus S.Moore	4,77
Myrcia splendens (Sw.) DC.	4,74	Hymenaea courbaril L.	4,89
Pouteria ramiflora (Mart.) Radlk.	6,11	Mabea pohliana (Benth.) Müll. Arg.	3,30
Pterodon pubescens (Benth.) Benth.	10,35	Pouteria gardneri (Mart. & Miq.) Baehni	3,33
Qualea grandiflora Mart	3,87	Pouteria torta (Mart.) Radlk.	4,77
Roupala montana Aubl	2,79	Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand	4,64
Tachigali vulgaris L.G.Silva & H.C.Lima	3,73	Protium altissimum (Aubl.)	4,57
Xylopia sericea A.StHil.	14,28	Unonopsis guatterioides (A.DC.) R.E.Fr.	2,56

Coletamos pelo menos três folhas e uma amostra de caule (galho) da base do dossel

de cada indivíduo, totalizando 15 folhas/espécie/local e cinco caules/espécie/local. Utilizamos folhas com menor quantidade de danos causados por herbívoros ou patógenos e totalmente expandidas, permitindo minimizar a interferência do estágio de desenvolvimento foliar em seu tamanho. Seguindo o padrão de coleta da RAINFOR, as folhas foram herborizadas no campo, já as amostras de galhos com cerca de 5 cm de comprimento e 1,5 cm de diâmetro foram armazenadas em frascos com etanol a 70% para posterior transporte.

No laboratório, analisamos a área foliar das amostras herborizadas através de medição automática com o integrador de área foliar Licor 3100, e determinamos o teor de massa seca da folha em balança de precisão, sendo as folhas posteriormente submetidas a um processo de reidratação de acordo com Smith & Smith (1942), onde mergulhamos uma quantidade das amostras em água e glicerina (3:1) a 90 °C em béquer, deixando resfriar naturalmente e descansar por 12 horas. Para análise do tecido foliar, realizamos seções transversais nas regiões centrais das folhas de 5 indivíduos por espécie (três folhas/indivíduo/espécie/local) por amostragem aleatória. As seções foram coradas com azul astra e fucsina básica (Kraus et al., 1998). Das mesmas folhas colhemos amostras da lâmina foliar com aproximadamente 2 cm² e destacamos as superfícies epidérmicas (adaxial e abaxial) pelo método de dissociação Jeffrey modificado (Johansen, 1940), no qual coramos com fucsina básica (Kraus & Arduin, 1997) e montados em lâminas histológicas cobrindo com gelatina glicerinada para registro fotográfico e Entellan[®] para armazenamento.

As amostras de caule foram divididas ao meio e uma parte foi fervida (água + glicerina, 3: 1) por 2 dias, em média, para amolecimento e posterior corte em micrótomo (Kraus & Arduin, 1997) com seções de 12 a 20 µm. As seções foram submetidas à desidratação de álcool e coloração básica de fucsina (Kraus et al., 1998). As amostras de caule já processadas levadas de volta ao cozimento em solução de ácido acético glacial com peróxido de hidrogênio (1:1) para amolecimento completo e maceração subsequente (Kraus & Arduin, 1997). O material fragmentado foi lavado em água corrente e corado com safranina aquosa a 1%. Todas as lâminas histológicas das hastes foram montadas em glicerina (Purvis et al., 1964) para gravação fotográfica e lâminas permanentes foram vedadas com Entellan[®] para armazenamento.

A partir das lâminas histológicas registramos fotomicrografias com aumento de 100, 200 e 400 vezes por meio de capturador de imagem digital Leica[®] (LAS E.Z. 1.7.0), acoplado a um microscópio Leica[®] ICC50. Nas fotos, medimos os tecidos com o auxílio do software Anati Quant 2[®] UFV (Aguiar et al., 2007) e Image J. As características funcionais avaliadas estão listadas na Tabela 2.

Traço Funcional	Símbolo	Unidade	Função *
Cutícula adaxial	CADA	Ausente / Fina /	
Cutícula abaxial	CABA	Moderada / Grossa	Diminui a transpiração e
Presença de tricomas	TRIC	A/B/C/D (de ausente até alta densidade)	proteção contra UV-B ¹² .
Espessura de epiderme adaxial	EPAD	μm	Conservação da água no órgão
Espessura de epiderme abaxial	EPAB	μm	13.
Índice estomático	IEST	%	Regulação da perda de
Densidade estomática	DEST	Estômatos mm -2	água/respiração foliar 145.
Hipoderme	HIPO	Presença / ausência	Conservação da água no órgão
Câmara subestomática	CAM	Presença / ausência	Controle da pressão sobre os
Esp. do parênquima lacunoso	LACU	μm	vasos condutores da folha ⁶ .
Esp. do parênquima paliçádico	PALI	μm	Limitam a perda de água,
Proporção de parênquimas da asa	זם מס	0/	aumentam a capacitância do
foliar	PP-PL	^{%0}	mesofilo e difusão da luz sob
Esp. do mesofilo da asa foliar	MESO	μm	excesso de luminosidade ^{7 5} .
Extensão de bainha esclerenquimática	EXTB	Categórica	Suporte mecânico para folhas
Esp. de fibras da nervura central	FNC	μm	expostas a ventos ² .
Área foliar específica	AFE	g cm ⁻²	Refletem a assimilação de
Massa seca da folha	MS	g	carbono e o investimento de
Área foliar	AF	cm ²	biomassa na captura de luz ^{8 5} .
Densidade de vasos xilemáticos	DVAS	Vasos mm ⁻²	Regulam o transporte de água
Área média do lúmen dos vasos		2	"down-up", a segurança
xilemáticos	AVAS	μm²	hidráulica e resistência à
Condutividade hidráulica teórica	K_h	Kg m kg m ⁻¹ MPa ^{-1s-1}	cavitação ^{9 10} . ^{11 12} .
Comprimento médio de fibras	CFIB	μm	Participam do suporte aos
Espessura média de fibras	EFIB	μm	dutos do xilema e densidade da madeira ^{13 14} .

Tabela 2. Características funcionais medidas para a comparação das duas comunidades arbóreas do Cerrado.

* Autores que discutem as funções dos atributos: ¹ Cutter (1986), ² Bieras e Sajo (2006) ³ Larcher (2004), ⁴ Binks et al. (2016), ⁵ Oliveira et al. (2018b), ⁶ Scoffoni et al. (2017), ⁷ Vogelmann (1993), ⁸ Westoby et al. (2000), ⁹ Poorter et al. (2010), ¹⁰.Markesteijn et al. (2011), ¹¹ Rowland et al. (2015), ¹².El Aou-ouad et al. (2017), ¹³ Jacobsen et al. (2005) e ¹⁴ Lens et al., 2011).

Calculamos a partir das medidas iniciais: IEST através da equação IEST = NE/(CE

+ NE), em que NE é o número de estômatos e CE o número de células epidérmicas por mm² (Cutter, 1986); AFE sendo a razão entre AF e MS (AF/MS); PP-PL através da equação PP-PL = PP/(PP + PL)·100; e K_h de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille pela fórmula K_h = $(\pi p_w/128^{\eta}) \cdot DV \cdot D_h^4$ (Tyree & Ewers, 1991; Poorter et al., 2010), onde K_h é a condutividade hidráulica teórica (em kg m MPa^{-1s-1}), ρ_w é a densidade da água a 20 °C (998,2 kg/m⁻³), η é a viscosidade da água a 20 °C (1,002·10⁻³ Pa s), DV é a densidade do vaso por mm² e D_h é o diâmetro do vaso ponderado hidraulicamente (mm), determinado pelo diâmetro médio em mm de 30 vasos xilemáticos com a equação $D_h = (\Sigma d4/N)^{1/4}$, onde "D" é o diâmetro de cada vaso e "N" o número de vasos medidos por amostra. O diâmetro de cada vaso foi mensurado em fotomicrografias de 100 e 200 vezes e vasos elípticos tiveram seu diâmetro estipulado pela média das distâncias do polo menor e do polo maior.

2.3. Análise de dados

Centramos os valores das características em torno da média e os redimensionamos para variação unitária antes da análise. Testamos a correlação entre os traços funcionais anatômicos com a função *cor()* no pacote *stats* do programa R (R Core Team, 2019) em cada área, independentemente, para verificar se há diferenças na configuração e organização dos tecidos entre as comunidades. Validamos a significância estatística das correlações usando a função cor_test() do pacote rstatix (Kassambara, 2020).

Para testar como o conjunto de atributos de cada amostra varia, executamos uma PCA (Principal Component Analysis) usando a função *PCAmix()* no pacote PCAmixdata (Chavent et al., 2017), extraindo os scores dos 5 primeiros eixos da PCA para cada unidade de amostragem. Testamos a significância de cada eixo PCA em relação às espécies dominantes pelo teste t de Student usando a função *t.test()* e as premissas de análise com a função *shapiro.test()*, ambos no pacote stats (R Core Team, 2019). Como a distribuição dos resíduos não atendeu às premissas, aplicamos o teste de Mann-Whitney usando a função *wilcox.test()* com correção de Bonferroni do mesmo pacote R. Finalmente, calculamos o tamanho do efeito com a função *kruskal_effsize()* do pacote rstatix (Kassambara, 2020). Assumimos que apesar da história evolutiva e as relações filogenéticas terem influência sobre a formação destas comunidades, a dimensão dos caracteres anatômico-funcionais pode ser determinante para a manutenção ou substituição destas espécies nos locais onde ocorrem, tendo em vista que as variações da divergência filogenética e a diferenciação ecológica não são necessariamente correlacionadas (Rios et al., 2014).

3. RESULTADOS

99

Na área de cerradão, sob déficit hídrico sazonal (DHS) devido à sazonalidade das chuvas, detectamos menor número de correlações fortes entre os atributos funcionais mensurados. O único par de correlação que ocorreu exclusivamente no cerradão foi a correlação positiva entre a espessura da epiderme foliar superior e a espessura de fibras da nervura central (EPAD x FNC). Na floresta de galeria (não-DHS), verificamos um maior número de correlações entre os atributos, sendo exclusivas as correlações positivas entre as espessuras de epiderme abaxial foliar (EPAB) e parênquima paliçádico (PALI), EPAB e a proporção de parênquimas da asa foliar (PP-PL), PALI e a espessura do mesofilo da asa foliar (MESO), PALI e PP-PL, além da correlação negativa entre PALI e a espessura do parênquima lacunoso (LACU). Estas correlações entre os traços anatômico-funcionais medidos em cada área mostraram padrões muito distintos, revelando diferenças importantes no layout dos tecidos das comunidades (Tabela 3). As duas florestas apresentaram alguns padrões de correlação similares que merecem destaque, como as correlações positivas entre densidade (DEST) e índice estomático (IEST), LACU e MESO, massa seca foliar (MS) e área foliar (AF), condutividade hidráulica teórica (K_h) e área média do lúmen dos vasos (AVAS). Na análise de componentes principais (PCA) combinando características funcionais de folhas e caules, os 5 eixos iniciais acumularam uma explicação de variação de 58,6%. As variáveis AFE, PALI, EPAD e MESO contribuíram mais para o eixo 1, sendo as mais relevantes para a separação gráfica das amostras (Fig. 2); as fibras da nervura central (FNC), densidade de tricomas (TRIC), cutícula abaxial (CABA) e área média do lúmen dos vasos xilemáticos (AVAS), foram as mais relevantes para o eixo 2.

Detectamos diferença significativa entre as comunidades de cerradão e floresta de galeria relacionando os escores dos eixos PCA à área de ocorrência das espécies (Fig. 2). Na PCA, os escores de características funcionais do cerradão tendem a ser mais altos que da floresta de galeria (eixos 1 e 3), porém atributos como AFE, MS e DEST, que são maiores na floresta de galeria, atenuam as diferenças (Fig. 3). As diferenças não são apenas quantitativas, mas visuais, com padrões distintos para epiderme e mesofilo da lâmina foliar observados nos dois tipos de floresta (Fig. 4). Muitas características funcionais avaliadas quantitativamente apresentaram alta variação entre as áreas, indicando evidentes diferenças adaptativas das espécies arbóreas. Notavelmente, as espécies de cerradão são dotadas de folhas mais espessas, uma diferença gerada pela maior espessura da epiderme adaxial para

algumas espécies e parênquima fotossintético. Há também um maior investimento no parênquima paliçádico em *Apuleia leiocarpa* e *Hymenaea courbaril*, duas espécies da floresta de galeria (Figs. 3 e 4). As diferenças entre os traços funcionais do caule são menos evidentes, com as espécies de cerradão apresentando maiores valores médios para comprimento de fibra (CFIB) e espécies de floresta de galeria maiores valores para condutividade hidráulica teórica (K_h), onde embora 4 espécies tenham apresentado K_h superior a 100 kg m MPa^{-1s-1}, a principal responsável pela superioridade de K_h foi *Mabea pohliana* (Fig. 5), devido ao diâmetro médio muito maior de seus vasos em comparação com as outras espécies. Outras espécies da floresta de galeria como *A. leiocarpa*, *H. courbaril* e *P. gardneri* apresentaram diâmetros dos dutos xilemáticos que elevam a média dos valores da área do lúmen dos vasos (AVAS) da localidade (Fig. 6D-E).



Fig. 2 Análise de componentes principais mostrando a distribuição de vetores de características funcionais para cerradão e floresta de galeria (a) e eixo com diferenças estatísticas pelo teste de Mann-Whitney (b). Consulte os *apêndices* para obter mais detalhes sobre a carga fatorial das características por eixo - <u>Tabela A1</u>.

Tabela 3. Matriz de correlação de Pearson para características funcionais quantitativas de comunidades arbóreas de cerradão e floresta de galeria. Diagonal inferior esquerda - cerradão DHS (sob déficit hídrico sazonal); Diagonal superior direita - floresta de galeria (não DHS). Veja a Tabela 2 para legendas dos atributos funcionais.

	Correlação no cerradão								Correlação na galeria								
	EPAD	EPAB	IEST	DEST	FNC	PALI	LACU	MESO	PP/PL	AFE	MS	AF	DVAS	AVAS	Kh	CFIB	EFIB
EPAD	1,00	0,60	0,15	0,34	0,10	0,43	-0,31	0,44	0,39	-0,32	-0,05	-0,24	-0,21	0,18	0,10	0,08	0,25
EPAB	0,24	1,00	0,15	0,27	-0,30	0,70	-0,65	0,62	0,70	-0,56	-0,09	-0,45	-0,28	0,33	0,12	0,03	-0,04
IEST	0,45	-0,08	1,00	0,85	-0,06	-0,06	-0,01	-0,11	0,06	-0,25	-0,22	-0,32	0,12	0,12	0,12	-0,32	-0,03
DEST	0,09	-0,34	0,78	1,00	0,14	0,13	-0,20	0,05	0,24	-0,37	-0,11	-0,31	-0,03	-0,02	-0,05	-0,38	-0,03
FNC	0,74	0,11	0,49	0,04	1,00	-0,36	0,42	-0,25	-0,35	0,03	0,23	0,28	0,18	-0,40	-0,24	-0,14	0,33
PALI	0,17	0,42	-0,13	-0,29	0,06	1,00	-0,88	0,92	0,93	-0,59	0,22	-0,21	-0,28	0,20	0,01	0,25	-0,19
LACU	-0,15	0,20	-0,23	-0,11	-0,12	-0,04	1,00	-0,62	-0,96	0,57	-0,05	0,33	0,41	-0,21	0,03	-0,12	0,24
MESO	-0,05	0,38	-0,27	-0,24	-0,08	0,44	0,88	1,00	0,75	-0,50	0,31	-0,08	-0,13	0,17	0,04	0,31	-0,11
PP/PL	0,24	0,03	0,21	0,07	0,09	0,40	-0,90	-0,61	1,00	-0,69	0,12	-0,33	-0,35	0,21	-0,02	0,15	-0,19
AFE	-0,24	-0,24	-0,15	0,09	-0,27	-0,14	-0,51	-0,53	0,40	1,00	-0,19	0,42	0,20	-0,20	-0,10	0,03	0,14
MS	0,33	0,24	-0,11	-0,24	0,29	0,12	0,25	0,28	-0,21	-0,24	1,00	0,78	0,26	-0,23	-0,09	0,07	-0,09
AF	0,26	0,13	-0,15	-0,21	0,20	0,03	0,04	0,05	-0,07	0,15	0,90	1,00	0,38	-0,35	-0,15	0,06	0,04
DVAS	0,26	-0,30	0,66	0,52	0,41	-0,35	-0,17	-0,33	0,01	-0,09	-0,08	-0,09	1,00	-0,56	-0,32	-0,32	0,13
AVAS	-0,29	0,09	-0,43	-0,28	-0,35	-0,10	0,43	0,34	-0,42	-0,03	-0,13	-0,15	-0,39	1,00	0,87	0,34	-0,15
Kh	-0,29	-0,06	-0,19	-0,05	-0,27	-0,24	0,34	0,19	-0,41	0,00	-0,24	-0,24	-0,01	0,90	1,00	0,20	-0,21
CFIB	0,24	0,03	0,17	0,15	0,14	0,20	0,35	0,41	-0,21	-0,34	0,00	-0,13	0,12	0,16	0,18	1,00	0,16
EFIB	0,65	0,04	0,44	0,18	0,59	-0,04	-0,17	-0,17	0,20	-0,14	0,00	-0,04	0,29	-0,18	-0,15	0,35	1,00

Correlação forte ($\geq | 0,7$) é destacada em negrito. Significância da análise de correlação pareada = p <0,001).



Fig. 3 Principais atributos foliares medidos nas espécies das duas formações florestais. Veja a lista completa nos *apêndices* para obter mais detalhes sobre a distribuição de atributos categóricos - <u>Tabela A2</u>.



Fig. 4 Cortes transversais foliares de espécies dominantes de comunidades arbóreas de duas formações florestais do Cerrado. Folhas de Cerradão com tricomas em *Emmotum nitens* (A), epiderme espessa em *Pterodon pubescens* (B) e cutícula espessa em *Pouteria ramiflora* (C); folhas da floresta de galeria do mesofilo dorsiventral e mostrando espaçamento muito maior no parênquima lacunoso: *Aspidosperma subincanum* (D), *Ephedranthus parviflorus* (E) e *Unonopsis guatterioides* (F). Barras: 150 μm.



Fig. 5 Atributos do caule medidos nas espécies das de duas formações florestais do Cerrado na face sul da Amazônia.



Fig. 6 Secções transversais dos (caules) galhos jovens de espécies dominantes de comunidades arbóreas de duas formações florestais do Cerrado: (A-C) plantas de cerradão com maior densidade de vasos e menor diâmetro de vasos (*Myrcia splendens, Tachigali vulgaris* e *Mezilaurus crassiramea*, respectivamente); (D-F) Plantas florestais de galeria com menor densidade de vasos e maior diâmetro (*Pouteria gardneri, Apuleia leiocarpa* e *Mabea pohliana,* respectivamente). Barras: 200 μm.

4. DISCUSSÃO

O número reduzido de correlações entre os atributos funcionais da comunidade cerradão relacionados às restrições sazonais da água indica um investimento diversificado nos tecidos dos caules e folhas das principais espécies dessa comunidade, corroborando o desacoplamento de estratégias do espectro de atributos relacionado à economia da folha e da segurança hidráulica do caule (Baraloto et al., 2010; Braga et al., 2016), sendo visíveis na Fig. 2A e Tabela 2. A hipótese de que as folhas da comunidade do cerradão apresentariam características xeromórficas foi claramente apoiada, indicando a seleção de espécies com base na disponibilidade de água no solo. No entanto, contrariando as nossas expectativas, essa seleção de nicho por filtragem de espécies foi parcialmente suportada para a comunidade da floresta de galeria, ou seja, vegetação normalmente sem restrição de água no solo, onde várias características xeromórficas também estavam presentes. Essa condição ficou evidente quando

analisamos a área foliar das espécies (AF), o índice estomático (IEST) e a distribuição de fibras na lâmina foliar (FNC e EXTB) (Fig. 3). No geral, os diferentes padrões encontrados nas espécies de cada comunidade corroboram a teoria de diferentes estratégias adaptativas (Markesteijn et al., 2011) da construção de nichos e alinham-se com as explicações da diversidade das florestas tropicais (Oliveira et al., 2018a), onde a fenologia foliar e os comportamentos de regulação da água parecem ser uma propriedade específica de cada espécie em vez de um atributo de grupo funcional (Braga et al., 2016).

Uma explicação para o xeromorfismo registrado na floresta de galeria, pode ser o fato do local em si ser heterogêneo e incluir também uma encosta bem drenada com a presença de rochas expostas nos limites com o cerrado (bordas), dominada por grandes espécies de árvores como *Apuleia leiocarpa* e *Hymenaea courbaril*, que apresentam características mais xéricas. Nas outras espécies da floresta de galeria os atributos anatômico-funcionais estão menos relacionados à tolerância à seca, uma possível resposta aos filtros ambientais do ecossistema que lhes garantem abastecimento mais regular de água, com baixos investimentos em segurança hidráulica. Assim, a dominância das espécies mesoxéricas *A. leiocarpa* e *H. courbaril* na encosta é um indicativo de que condições secas podem promover a substituição de espécies comuns da floresta de galeria por outras originárias de florestas mais secas. Até o momento, este é o primeiro estudo que indica tais fatores relacionados à sensibilidade das matas ripárias a possíveis diminuições na disponibilidade de água, anteriormente Aguirre-Gutierres et al. (2019) identificaram que florestas tropicais mais secas aumentaram sua abundância de espécies decíduas e mudaram funcionalmente mais do que as florestas mais úmidas.

Essa variação da flora relacionada à variação do relevo na paisagem da área de estudo foi descrita pela primeira vez por Elias et al. (2019), onde as espécies arbóreas foram distribuídas de acordo com variações edáficas e topográficas, com espécies xéricas e mesoxéricas concentradas na encosta superior do Parque Bacaba (savanas de afloramento rochoso) e aquelas de morfologia mais típica de ambientes úmidos na encosta inferior (florestas de galeria). Portanto, os fatores bióticos relacionados a esse padrão de distribuição de espécies estão claramente relacionados ao nicho hidrológico, bem como diretamente relacionado aos atributos funcionais e ao tecido vegetal especializado.

A diversidade de características funcionais de espécies arbóreas em uma comunidade está relacionada à capacidade de cada espécie em lidar com os estressores ambientais (da Costa et al., 2010; Bartlett et al., 2012; Binks et al., 2016), incluindo as espécies congenéricas que coexistem em ambientes semelhantes (Markesteijn et al., 2011; Castagneri et al., 2017). Assim, podemos inferir que a resistência de espécies arbóreas a eventos de seca e calor está relacionada

às interações de fatores ambientais e características funcionais dos tecidos vegetais, principalmente no caso de ambientes sazonais da transição Amazônia-Cerrado. No entanto, essas interações podem não ser facilmente detectadas entre a maioria das características funcionais dos tecidos vegetais e a resistência hidráulica da planta (Cochard et al., 2008).

A maior área foliar específica (AFE) em espécies da floresta de galeria (Fig. 3) pode ser atribuída à disponibilidade de água no solo mais regular ao longo do ano, e pode explicar a maior eficiência no uso da água para espécies de savana (Hoffmann et al., 2005) e cerradão. Valores mais baixos são comuns em ambientes pobres em nutrientes, provavelmente porque permitem maior longevidade das folhas e maior eficiência nutricional, melhorando o balanço de carbono em condições mais quentes e mais secas e aumentando as taxas de sobrevivência das árvores (Sakschewski et al., 2016). Os efeitos da irradiação solar e da temperatura da superfície, combinados com a disponibilidade de água são uma indicação positiva de menor tempo de retorno das folhas sob maior irradiância e temperatura, permitindo a construção de folhas com maior potencial fotossintético (Niinemets, 2001) em espécies arbóreas da floresta de galeria.

A densidade estomática (DEST) é um importante parâmetro ecofisiológico na resposta das plantas a vários fatores ambientais, incluindo a tolerância à seca (Larcher, 2004), e é comumente relacionada ao estresse hídrico por muitos autores (Cutler et al., 1977; Fahn & Cutler, 1992; Cetin et al., 2018) enquanto outros discordam e relacionam DEST à intensidade luminosa que penetra o dossel (Binks et al., 2016; Simioni et al., 2017). Considerando que a estrutura de dossel contínuo é similar nos habitats de cerradão e galeria, e que o cerradão possui certa capacidade de retenção de água nos solos, podemos considerar que DEST destas comunidades possa estar atrelada à história evolutiva das espécies e sinais filogenéticos (Braga et al., 2016), resultado evidenciado pela proximidade dos valores das 3 espécies de *Pouteria* e os elevados valores para as 2 espécies de *Protium*.

A manutenção da umidade no cerradão ainda que limitada é atribuída à textura dos solos, que é mais argilosa em relação às áreas de savana do bioma Cerrado, e proporciona maior retenção de água para as árvores ao longo do ano (Marimon-Junior & Haridasan, 2005). Se as mudanças climáticas afetarem a região de maneira mais drástica, conforme previsto para as regiões tropicais (e.g. Bonan, 2008; Rowland et al., 2015), esses solos poderão ter um déficit hídrico maior que o normal devido ao rebaixamento do lençol freático, o que afetará a vegetação.

Não há evidências de que as duas comunidades estudadas já estejam sendo severamente afetadas pelo déficit hídrico, embora o ecossistema do cerradão seja mais seco do que a floresta

de galeria. A predominância de estruturas supra-epidérmicas maiores, como cutícula espessa e presença densa de tricomas tectores no cerradão, pode estar entre as principais características morfológicas funcionais responsáveis pela manutenção da água nessa vegetação. Os tricomas tectores estão associados à possível redução da perda de água pelo aquecimento das lâminas foliares (Larcher, 2004) e à inibição de fitófagos (Theobald et al., 1979). Essas estruturas e sua diversidade são amplamente registradas em descrições anatômicas de árvores de cerrado (Beiguelman, 1962; Bieras & Sajo, 2009; Ariano & Silva, 2016; Simioni et al., 2017) e são descritas entre os mecanismos fisiológicos que melhor limitam a perda de água, mesmo quando as plantas não são submetidas ao estresse hídrico severo. Talvez devido à proximidade geográfica dos ambientes de savana do Cerrado, várias espécies das comunidades estudadas mantenham traços funcionais de sua origem genética em locais com períodos mais longos de estresse ambiental devido à forte sazonalidade das chuvas, exposição ao sol, ventos e baixa capacidade de retenção de água no solo.

A maior espessura dos tecidos do revestimento das folhas e possíveis tecidos de armazenamento de água (hipoderme ou epiderme espessa) (ver Larcher, 2004) na comunidade de cerradão pode estar desempenhando um papel relevante na manutenção da estabilidade fisiológica das folhas e é proporcionalmente maior em florestas com menor disponibilidade de água (Sugden, 1985) quando se compara grupos ao longo de gradientes de precipitação ou em locais de disponibilidade de água muito diferentes (Bieras & Sajo, 2009; Ariano & Silva, 2016; Binks et al., 2016; Simioni et al., 2017; Cetin et al., 2018). Essas epidermes tendem a ser compostas por células de paredes mais espessas, onde casos de esclerificação epidérmica são relatados (Fahn & Cutler, 1992; Bieras & Sajo, 2009), como encontrado aqui em *Roupala montana* na comunidade de cerradão. A hipoderme e sua reconhecida função de armazenamento de água são relatadas em algumas espécies de árvores do Cerrado (Metcalfe & Chalk, 1950; Bieras & Sajo, 2009), inclusive para *Brosimum virgilioides* (Morretes & Ferri, 1959; Ferreira et al. 2015), aqui amostradas com essa mesma característica.

A relação PP-PL (parênquimas da lâmina foliar) de cada habitat revela uma maior ocorrência de parênquima lacunoso nas espécies da floresta de galeria e, além disso, o mesofilo da lâmina foliar é composto por espaços intercelulares conspícuos (Fig. 4D, F). Nesse caso, a maior quantidade de parênquima lacunoso na lâmina foliar está associada ao menor investimento em segurança hidráulica e resistência à seca (Binks et al., 2016) tendo em vista que a localidade não exige maior regulação da pressão de vapor de água no interior da folha. Valores de parênquima paliçádico (PP) \geq 50% são comumente registrados em árvores de savana neotropicais (Bieras & Sajo, 2009; Ferreira et al., 2015; Ariano & Silva, 2016; Simioni et al., 2017), este atributo funcional está associado a exposição direta ao sol, sendo capaz de distribuir a luz de maneira mais uniforme entre as camadas das folhas (Vogelmann, 1993) e facilitar a captação de CO₂, mantendo a fotossíntese mesmo em algumas condições de seca (Oliveira et al., 2018b). A presença de maiores proporções de parênquima paliçádico no cerradão pode estar associada a uma maior penetração da luz através do dossel ou ainda ao controle mais eficiente do transporte de água nos tecidos da folha em plantas sob seca progressiva (Scoffoni et al., 2017), diminuindo os riscos de embolia no caule. O mesofilo da lâmina foliar também é predominantemente espesso para as folhas de cerradão (Fig. 6) e, como há menos espaço entre as células, consequentemente há maior massa seca de folhas dessa comunidade. Existem outros fatores que contribuem mais fortemente para a composição da massa seca das folhas (MS), mas como não há grande diferença na quantidade de fibras (FNC) entre os habitats, o PP parece ser decisivo na contribuição para o MS.

A partir da quantidade de parênquima nas lâminas foliares, pode-se calcular a suculência foliar, fortemente correlacionada com a espessura do mesofilo foliar (Niinemets, 2001). Os ecofisiologistas normalmente atribuem a suculência das folhas à capacidade de armazenamento de água do órgão (Schwinning & Ehleringer, 2001; De La Riva et al., 2016), onde altos valores geralmente estão associados às plantas xerófilas. Consequentemente, podemos inferir que as plantas de cerradão tendem a acumular mais água em suas folhas.

Ao considerar o maior acúmulo de água nas folhas de cerradão, devemos avaliar os mecanismos de transporte de água para o topo das árvores. Dutos, vasos e traqueídes são as rotas de conexão e devem promover esse transporte de maneira segura, capaz de manter uma coluna de água intacta sob pressão negativa (Rowland et al., 2015; El Aou-ouad et al., 2017). Detectamos variação consistente na condutividade hidráulica teórica (K_h) em cada um dos habitats, porém os valores mais altos foram amostrados em espécies da floresta de galeria e os menores em espécies de cerradão (Fig. 6). Esta condição é sinal de que as espécies da floresta de galeria não apresentam uma adaptação consistente para maior segurança hidráulica assim como sugerido por Oliveira et al. (2018b) para plantas de áreas úmidas da Amazônia central, o que seria necessário para as espécies da galeria no caso de um aumento na frequência e intensidade de eventos de seca e calor na região. O desmatamento e outros usos destrutivos da terra nos interflúvios também podem afetar as florestas de galeria, pois essas intervenções podem rebaixar o lençol freático. Assim, a associação do uso indevido da terra com as mudanças climáticas pode ser uma interação fatal para muitas espécies de árvores das florestas remanescentes da galeria.

Outra questão importante a ser abordada em relação aos tecidos vegetais e estressores
ambientais é a relação entre a arquitetura hidráulica da planta, seu nicho ecológico e a vulnerabilidade à cavitação (Tyree & Ewers, 1991). Gleason et al. (2016) compilaram dados de dezenas de estudos e identificaram uma fraca correlação entre segurança e eficiência hidráulica nos vasos. Mais curioso é o fato dos autores identificarem diversas espécies que apresentam baixa eficiência e baixa segurança hidráulica. Em nossa análise acreditamos que espécies florestais de galeria tenham baixo investimento em resistência à seca se considerarmos o Kh (condutividade hidráulica teórica), o qual depende diretamente do diâmetro do vaso. Existem diferenças relevantes entre o diâmetro dos vasos xilemáticos das espécies, onde os vasos condutores estreitos tendem a fornecer maior segurança hidráulica para as árvores em florestas secas (Markesteijn et al., 2011), portanto, maior resistência aos estressores ambientais de seca e calor. Essa condição foi mais evidente nas espécies de cerradão, que apresentaram menor área média do lúmen dos vasos (AVAS) do que nas espécies da floresta de galeria, exceto Aspidosperma subincanum. No entanto, A. subincanum "compensa" parcialmente os baixos valores de AVAS com uma densidade de vasos de três a quatro vezes maior do que as outras espécies da floresta de galeria, o que acarreta uma diminuição da condutividade potencial e maior segurança contra a embolia nos vasos (Gleason et al., 2016).

Quanto às fibras de xilema, as espécies com predominância de maiores comprimentos de fibra (CFIB) e espessura (EFIB) são mais comuns no cerradão, muitas também ocorrendo no cerrado (*Myrcia splendens, Emmotum nitens, Roupala montana, Qualea grandiflora, Pouteria ramiflora* e *Xylopia sericea*). As fibras longas na arquitetura hidráulica das árvores são comumente relacionadas a menor resistência ao suporte dos dutos do xilema e por vezes não apresentam relação direta com resistência a cavitação (Lens et al., 2011). É possível que as propriedades mecânicas das fibras do xilema, bem como outros tipos de células associadas aos vasos, interfiram nas chances de embolia do vaso (Jacobsen et al., 2005), mas essas interações ainda não são totalmente compreendidas.

A arquitetura hidráulica do lenho das espécies estudadas indica menor vulnerabilidade da comunidade de cerradão a um provável aumento da sazonalidade climática, já naturalmente alta na região, via aumento da frequência e intensidade de secas e ondas de calor. No entanto, isso não garante a sobrevivência das espécies de cerradão, que podem não suportar períodos de seca mais severos, podendo haver uma forte mudança na composição florística dessas comunidades devido à pressão de seleção de espécies. Esta situação de vulnerabilidade das espécies foi modelada por Sullivan et al. (2020), que previram redução na biomassa florestal na Amazônia em função de mudanças climáticas em longo prazo, com reduções significativas no crescimento das árvores devido ao aumento da temperatura. O mesmo foi verificado por

Esquivel-Muelbert et al. (2018), que descreveu alterações na composição florísticas ao sul da Amazônia em função das mudanças climáticas, especialmente devido ao aumento da temperatura, frequência e intensidade dos eventos de seca. Neste caso, considerando que as espécies arbóreas mais importantes da floresta de galeria têm características anatômicas que indicam claramente maior demanda diária de água (por exemplo, tecido não xerófito), um aumento na temperatura, frequência e intensidade de eventos secos também pode ser fatal para essas florestas.

Em geral, as diferentes características hidráulicas da floresta de galeria e do cerradão no presente estudo refletem o quanto as diferentes características funcionais contribuem para a diversificação e a coexistência de espécies em florestas tropicais (Oliveira et al., 2018b), corroborando com a premissa de que diferentes graus e formas de adaptação e resistência à baixa disponibilidade de água e altas temperaturas ocorrem nos trópicos (Bartlett et al., 2012).

Aqui, talvez nossa principal descoberta seja o fato de que a variação interespecífica no investimento em estruturas anatômicas das folhas e caules jovens das espécies de árvores da floresta de galeria (sem restrição sazonal da água) é mais uniforme do que no Cerradão (Fig. 3 e 5), provavelmente devido aos filtros ambientais que lhes permitem maior produtividade sem a necessidade de investimento em estruturas de segurança hidráulica, principalmente devido aos altos custos energéticos. Essa condição torna esta, bem como todas as outras comunidades arbóreas ribeirinhas, especialmente sensíveis à intensificação de eventos de seca, o que pode afetar drasticamente os serviços ecossistêmicos fornecidos por essas comunidades, como regulação de fluxos hídricos e qualidade da água nas bacias hidrográficas.

5. CONCLUSÃO

Nossas análises revelam que as espécies arbóreas dominantes das comunidades de cerradão são dotadas de um aparato anatômico-funcional com maiores adaptações xerofíticas do que as equivalentes das florestas de galeria. No entanto, apesar das diferenças estruturais e funcionais entre os dois grupos, ambos podem ser vulneráveis às condições climáticas mais extremas, pois os solos no cerradão têm capacidade limitada de armazenamento de água e as principais condições anatômicas das espécies dominantes da floresta de galeria não são consistentes com o nível teórico necessário de segurança hidráulica.

Apesar da predominância de atributos xerófitos na comunidade do cerradão e do menor investimento em segurança hidráulica nas espécies dominantes da floresta de galeria, muitos atributos anatômicos e funcionais dessas comunidades são semelhantes e aparecem em espécies sem proximidade filogenética, o que reitera a amplitude de nicho hidrológico das comunidades. Assim, a proximidade de muitos valores para os traços funcionais das duas comunidades revela a grande pressão do ambiente na composição de espécies arbóreas e na anatomia dos tecidos de madeira e folhas da comunidade florestal da galeria.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguiar TV, Sant'anna-Santos BF, Azevedo AA, Ferreira RS. 2007. ANATI QUANTI: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. *Planta Daninha* 25: 649–659.

Aguirre-Gutiérrez J, Oliveras I, Rifai S, Fauset S, Adu-Bredu S, Affum-Baffoe K, Baker TR, Feldpausch TR, Gvozdevaite A, Hubau W, et al. 2019. Drier tropical forests are susceptible to functional changes in response to a long-term drought (J Penuelas, Ed.). *Ecology Letters* 22: 855–865.

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, De Moraes Gonçalves JL, Sparovek G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–728.

El Aou-ouad H, López R, Venturas M, Martorell S, Medrano H, Gulías J, Aou-ouad AH El, Rosana L, Aou-ouad H El. 2017. Low resistance to cavitation and xylem anatomy partly explain the decrease in the endemic Rhamnus ludovici-salvatoris. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 229: 1–8.

Ariano APR, Silva IV da. 2016. Leaf anatomy of Qualea parviflora (Vochysiaceae) in three phytophysiognomies of the Mato Grosso State, Brazil. *Acta Amazonica* **46**: 119–126.

Bartlett MK, Klein T, Jansen S, Choat B, Sack L. **2016**. The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **113**: 13098–13103.

Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters* **15**: 393–405.

Bastias CC, Valladares F, Ricote NM, Benavides R, Ricote M. N, Benavides R. **2018**. Local canopy diversity does not influence phenotypic expression and plasticity of tree seedlings exposed to different resource availabilities. *Environmental and Experimental Botany* **156**: 38–47.

Beiguelman B. 1962. Contribuição para o estudo anatômico das plantas do cerrado: I. Anatomia da folha e do caule de Erythroxylum suberosum St Hil. *Revista de Biologia* **3**: 97–110.

Bieras AC, Sajo MDG. **2009**. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. *Trees - Structure and Function* **23**: 451–471.

Binks O, Meir P, Rowland L, Da Costa ACL, Vasconcelos SS, De Oliveira AAR, Ferreira L, Mencuccini M. 2016. Limited acclimation in leaf anatomy to experimental drought in tropical rainforest trees. *Tree Physiology* **36**: 1550–1561.

Blackman CJ, Gleason SM, Cook AM, Chang Y, Laws CA, Westoby M. **2018**. The links between leaf hydraulic vulnerability to drought and key aspects of leaf venation and xylem anatomy among 26 Australian woody angiosperms from contrasting climates. *Annals of Botany*: 1–9.

Bonan GB. **2008**. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science (New York, N.Y.)* **320**: 1444–9.

Braga N da S, Vitória AP, Souza GM, Barros CF, Freitas L. **2016**. Weak relationships between leaf phenology and isohydric and anisohydric behavior in lowland wet tropical forest trees. *Biotropica* **48**: 453–464.

Castagneri D, Regev L, Boaretto E, Carrer M. **2017**. Xylem anatomical traits reveal different strategies of two Mediterranean oaks to cope with drought and warming. *Environmental and Experimental Botany* **133**: 128–138.

Cetin M, Sevik H, Yigit N. 2018. Climate type-related changes in the leaf micromorphological characters of certain landscape plants. *Environmental Monitoring and Assessment* **190**: 404.

Chavent M, Kuentz V, Labenne A, Liquet B, Saracco J. 2017. PCAmixdata: Multivariate Analysis of Mixed Data.

Cochard H, Barigah ST, Kleinhentz M, Eshel A. 2008. Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among Prunus species? *Journal of Plant Physiology* **165**: 976–982.

Cutler JM, Rains DW, Loonis RS. **1977**. The Importance of Cell Size in the Water Relations of Plants. *Physiologia Plantarum* **40**: 255–260.

Cutter EG. 1986. Anatomia vegetal : parte I - células e tecidos. São Paulo: Roca.

da Costa ACL, Galbraith D, Almeida S, Fisher R, Phillips O, Metcalfe D, Levy P, Portela B, Costa M, Meir P. 2010. Effect of seven years of experimental drought on the aboveground biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist* **187**: 579–591.

Elias F, Marimon Junior BH, de Oliveira FJM, de Oliveira JCA, Marimon BS. 2019. Soil

and topographic variation as a key factor driving the distribution of tree flora in the Amazonia/Cerrado transition. *Acta Oecologica* **100**: 103467.

Esquivel-Muelbert A, Baker TR, Dexter KG, Lewis SL, Brienen RJW, Feldpausch TR, Lloyd J, Monteagudo-Mendoza A, Arroyo L, Álvarez-Dávila E, *et al.* 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global Change Biology* 25: 39–56.

Fahn A, Cutler DF. 1992. Xerophytes. G. Borntraeger.

Ferreira CS, Carmo WS, Graciano-Ribeiro D, Oliveira JMF, Melo RB, Franco AC. 2015. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. *Acta Amazonica* 45: 337–346.

Flato G, Marotzke J, Abiodun B, Braconnot P, Chou SC, Collins W, Cox P, Driouech F, Emori S, Eyring V, *et al.* 2013. Evaluation of Climate Models. In: Intergovernmental Panel on Climate Change, ed. Climate Change 2013 - The Physical Science Basis. Cambridge: Cambridge University Press, 741–866.

Fortunel C, Stahl C, Heuret P, Nicolini E, Baraloto C. 2020. Disentangling the effects of environment and ontogeny on tree functional dimensions for congeneric species in tropical forests. *New Phytologist* 226: 385–395.

Giardina F, Konings AG, Kennedy D, Alemohammad SH, Oliveira RS, Uriarte M, Gentine P. 2018. Tall Amazonian forests are less sensitive to precipitation variability. *Nature Geoscience* 11: 405–409.

Gleason SM, Westoby M, Jansen S, Choat B, Hacke UG, Pratt RB, Bhaskar R, Brodribb TJ, Bucci SJ, Cao K-F, *et al.* 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* 209: 123–136.

Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology* **19**: 932–940.

Hubau W, Lewis SL, Phillips OL, Affum-Baffoe K, Beeckman H, Cuní-Sanchez A, Daniels AK, Ewango CEN, Fauset S, Mukinzi JM, *et al.* 2020. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature* **579**: 80–87.

IBGE PR. **1982**. *Fitogeografia brasileira : classificação fisionômico - ecológica da vegetação neotropical* (L Góes Filho and HP Veloso, Eds.). Salvador: Ministério das Minas e Energia.

Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock WA, Davis SD. 2005. Do Xylem Fibers Affect Vessel Cavitation Resistance? *Plant Physiology* **139**: 546–556.

Jiménez-Muñoz JC, Mattar C, Barichivich J, Santamaría-Artigas A, Takahashi K, Malhi Y, Sobrino JA, Schrier G Van Der. 2016. Record-breaking warming and extreme drought in

the Amazon rainforest during the course of El Niño 2015-2016. Scientific Reports 6: 1–7.

Johansen DA. 1940. Plant microtechnique. London: McGraw-Hill Book Company.

Kassambara A. 2020. rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests.

Kraus JE, Arduin M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal - Google Acadêmico. Seropédica: Edur.

Kraus JE, de Sousa HC, Rezende MH, Castro NM, Vecchi C, Luque R. **1998**. Astra Blue and Basic Fuchsin Double Staining of Plant Materials. *Biotechnic & Histochemistry* **73**: 235–243.

de la Riva EG, Olmo M, Poorter H, Ubera JL, Villar R. **2016**. Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 mediterranean woody species along a water availability gradient (C Armas, Ed.). *PLoS ONE* **11**: 1–18.

Larcher W. 2004. Ecofisiologia Vegetal. São Carlos: RiMa.

Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S. 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus Acer. *New Phytologist* **190**: 709–723.

Marimon-Junior BH, 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 Botanica Brasilica* **19**: 913–926.

Marimon BS, Marimon-Junior BH, Feldpausch TR, Oliveira-Santos C, Mews HA, Lopez-Gonzalez G, Lloyd J, Franczak DD, de Oliveira EA, Maracahipes L, *et al.* 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity* **7**: 281–292.

Markesteijn L, Poorter L, Bongers F, Paz H, Sack L. 2011. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist* **191**: 480–495.

Marques EQ, Marimon-Junior BH, Marimon BS, Matricardi EAT, Mews HA, Colli GR. 2019. Redefining the Cerrado–Amazonia transition: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*.

Meira Junior MS de, Pinto JRR, Ramos NO, Miguel EP, Gaspar RDO, Phillips OL. 2020. The impact of long dry periods on the aboveground biomass in a tropical forest: 20 years of monitoring. *Carbon Balance and Management* **15**: 12.

Metcalfe CR, Chalk L. 1950. Anatomy of the dicotyledons, Vols. 1 and 2. Anatomy of the dicotyledons, Vols. 1 and 2.

Morretes BL de, Ferri M. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do

Cerrado. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras 16: 7–70.

Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York: Wiley.

Niinemets Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82: 453–469.

Nogueira DS, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Oliveira EA, Morandi P, Reis SM, Elias F, Neves EC, Feldpausch TR, Lloyd J, *et al.* 2019. Impacts of Fire on Forest Biomass Dynamics at the Southern Amazon Edge. *Environmental Conservation* **46**: 285–292.

Oliveira RS, Costa FRC, van Baalen E, de Jonge A, Bittencourt PR, Almanza Y, Barros F de V., Cordoba EC, Fagundes M V., Garcia S, *et al.* 2018a. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist*.

Oliveira I, Meyer A, Afonso S, Gonçalves B. 2018b. Compared leaf anatomy and water relations of commercial and traditional *Prunus dulcis* (Mill.) cultivars under rain-fed conditions. *Scientia Horticulturae* 229: 226–232.

Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, *et al.* 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science (New York, N.Y.)* 333: 988–93.

Phillips OL, Aragao LEOC, Lewis SL, Fisher JB, Lloyd J, Lopez-Gonzalez G, Malhi Y, Monteagudo A, Peacock J, Quesada CA, *et al.* 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* 323: 1344–1347.

Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona J-CC, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* **185**: 481–492.

Purvis MJ, Collier DC, Walls D. 1964. Laboratory techniques in botany. *Laboratory techniques in botany*.: 371.

R Core Team. 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing.

Rios RS, Salgado-Luarte C, Gianoli E. **2014**. Species Divergence and Phylogenetic Variation of Ecophysiological Traits in Lianas and Trees (S Delzon, Ed.). *PLoS ONE* **9**: e99871.

Rowland L, Da Costa ACLL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AARR, Pullen AM, Doughty CE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS, *et al.* 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* **528**: 119–122.

Sakschewski B, von Bloh W, Boit A, Poorter L, Peña-Claros M, Heinke J, Joshi J,

Thonicke K. **2016**. Resilience of Amazon forests emerges from plant trait diversity. *Nature Climate Change* **6**: 1032–1036.

Schwinning S, Ehleringer JR. 2001. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulsedriven arid ecosystems. *Journal of Ecology* **89**: 464–480.

Scoffoni C, Albuquerque C, Brodersen CR, Townes S V., John GP, Cochard H, Buckley TN, McElrone AJ, Sack L. 2017. Leaf vein xylem conduit diameter influences susceptibility to embolism and hydraulic decline. *New Phytologist* 213: 1076–1092.

Simioni PF, Eisenlohr P V., Pessoa MJG, Silva IV da. 2017. Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: Do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? *Flora* 226: 38–46.

Smith FH, Smith EC. 1942. Anatomy of the inferior ovary of Darbya. *American Journal of Botany* 29: 464–471.

Spracklen D V., Arnold SR, Taylor CM. **2012**. Observations of increased tropical rainfall preceded by air passage over forests. *Nature* **489**: 282–285.

Sugden AM. 1985. Leaf anatomy in a Venezuelan montane forest. *Botanical Journal of the Linnean Society* 90: 231–241.

Sullivan MJP, Lewis SL, Affum-Baffoe K, Castilho C, Costa F, Sanchez AC, Ewango CEN, Hubau W, Marimon B, Monteagudo-Mendoza A, *et al.* 2020. Long-term thermal sensitivity of Earth's tropical forests. *Science* 368: 869–874.

Theobald WL, Krahulik JL, Rollins RC. **1979**. Tricome description and classification. In: Metcalfe CR, Chalk L, eds. Anatomy of the dicotyledons. New York: Claredon Press, 40–53.

Tiwari R, Gloor E, Cruz WJA, Schwantes Marimon B, Marimon-Junior BH, Reis SM, Souza IA, Krause HG, Slot M, Winter K, *et al.* 2020. Photosynthetic quantum efficiency in south-eastern Amazonian trees may be already affected by climate change. *Plant, Cell & Environment*: pce.13770.

Tyree MT, Ewers FW. **1991**. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**: 345–360.

Vogelmann TC. 1993. Plant Tissue Optics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **44**: 231–251.

Wantzen KM, Couto EG, Mund EE, Amorim RSS, Siqueira A, Tielbörger K, Seifan M. 2012. Soil carbon stocks in stream-valley-ecosystems in the Brazilian Cerrado agroscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 151: 70–79.

7. APÊNDICES

Tabela A1. Resultados da análise de componentes principais aplicada a dados mistos. Os valores explicativos de cada eixo estão à esquerda; a colaboração de cada atributo anatômico está à direita.

	PC	CAmix	Carregamentos quadrados (%)						
	Autovalores	Proporção	Acumulado	Atributos	tributos Eixo 1		Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5
Eixo 1	4,76	16,40	16,40	SLA	13,28	1,24	0,24	0,02	0,04
Eixo 2	3,92	13,51	29,91	PALI	12,78	2,04	2,28	0,01	1,36
Eixo 3	3,15	10,87	40,78	ADEP	9,96	5,29	0,18	0,33	2,36
Eixo 4	2,69	9,27	50,06	MESO	9,07	4,35	2,39	5,14	0,88
Eixo 5	2,48	8,54	58,60	PP-SP	7,31	0,01	10,35	4,74	1,49
Eixo 6	2,27	7,84	66,44	DLM	6,29	0,69	4,32	6,08	0,03
Eixo 7	1,49	5,14	71,57	ABEP	6,06	0,66	4,61	2,33	2,30
Eixo 8	1,37	4,71	76,29	FIBL	5,73	1,39	1,16	1,11	0,95
Eixo 9	1,25	4,30	80,59	FIBT	5,26	4,77	0,67	0,30	1,82
Eixo 10	1,10	3,81	84,40	TRIC	4,77	12,73	16,33	11,72	18,87
Eixo 11	0,82	2,84	87,23	ADAC	4,64	7,79	0,38	19,01	17,56
Eixo 12	0,77	2,64	89,88	ABAC	3,92	10,78	9,00	15,82	17,19
Eixo 13	0,70	2,42	92,30	Kh	3,14	3,84	2,91	3,68	4,17
Eixo 14	0,54	1,87	94,17	XDEN	2,52	5,00	5,99	0,57	1,69
Eixo 15	0,31	1,08	95,25	MIDF	2,05	13,94	0,00	1,56	5,65
Eixo 16	0,27	0,93	96,18	SDEN	1,08	1,60	4,05	2,46	0,21
Eixo 17	0,24	0,84	97,01	SIND	0,75	6,36	1,45	2,04	0,94
Eixo 18	0,21	0,73	97,75	XARE	0,73	8,04	4,49	3,87	4,09
Eixo 19	0,17	0,60	98,35	НҮРО	0,35	0,06	0,58	3,18	13,80
Eixo 20	0,13	0,44	98,78	LA	0,28	2,54	4,91	5,78	0,02
Eixo 21	0,09	0,32	99,10	SPON	0,05	1,63	13,69	8,79	0,00
Eixo 22	0,09	0,30	99,40	SSE	0,01	2,60	7,76	0,02	2,03
Eixo 23	0,07	0,25	99,65	SUBC	0,00	2,66	2,27	1,46	2,56
Eixo 24	0,05	0,19	99,84						
Eixo 25	0,02	0,08	99,93						
Eixo 26	0,02	0,05	99,98						
Eixo 27	0,01	0,02	100,00						

Espécies	Floresta	CADA	CABA	HIPO	CAM	EXTB	TRIC*
B. virgilioides	Cerradão	Moderado	Mínima	Presente	Presente	Ausente	А
E. nitens	Cerradão	Grossa	Grossa	Ausente	Presente	Ausente	D
M. crassiramea	Cerradão	Fina	Moderado	Ausente	Presente	Presente	В
M. splendens	Cerradão	Moderado	Moderado	Ausente	Presente	Ausente	С
P. ramiflora	Cerradão	Fina	Fina	Ausente	Ausente	Ausente	А
P. pubescens	Cerradão	Moderado	Moderado	Ausente	Ausente	Ausente	А
Q. grandiflora	Cerradão	Fina	Mínima	Ausente	Ausente	Presente	В
R. montana	Cerradão	Moderado	Moderado	Ausente	Presente	Ausente	А
T. vulgaris	Cerradão	Fina	Mínima	Ausente	Presente	Presente	А
X. sericea	Cerradão	Moderado	Fina	Ausente	Presente	Presente	А
A. leiocarpa	Galeria	Fina	Fina	Ausente	Presente	Presente	А
A. subincanum	Galeria	Fina	Mínima	Ausente	Presente	Ausente	С
E. parviflorus	Galeria	Mínima	Mínima	Ausente	Presente	Presente	А
H. courbaril	Galeria	Grossa	Moderado	Ausente	Presente	Presente	А
M. pohliana	Galeria	Fina	Fina	Ausente	Presente	Ausente	А
P. gardneri	Galeria	Fina	Fina	Ausente	Ausente	Ausente	А
P. torta	Galeria	Moderado	Fina	Ausente	Presente	Presente	А
P. heptaphyllum	Galeria	Fina	Fina	Ausente	Ausente	Presente	А
P. altissimum	Galeria	Fina	Fina	Ausente	Ausente	Presente	А
U. guatterioides	Galeria	Fina	Mínima	Ausente	Presente	Ausente	А

Tabela A2. Caracterização qualitativa de seis atributos anatômico funcionais das espécies de maior índice de valor de importância em duas formações florestais de Cerrado:

* A densidade de tricomas abaxial (TRIC) foi categorizada em 4 níveis de "A" baixa/ausente à "D" superfície epidérmica completamente coberta.

São coautores deste paper: Ben Hur Marimon Junior, Beatriz Schwantes Marimon, Wesley Jonatar Alvez da Cruz, Oliver Phillips, David Galbraith, Emanuel Gloor & Ivone Vieira da Silva

Capítulo 4 – Adaptabilidade Morfofuncional de Árvores à Seca Sazonal no Sul da Amazônia

A ser submetido para publicação no periódico Journal of Vegetation Science

RESUMO

Objetivo: Verificar, através de atributos morfofuncionais anatômicos do tecido lenhoso e foliar de espécies arbóreas, se há um aumento substancial de xeromorfismo relacionado à sazonalidade climática no sul da Amazônia.

Localização: Amazônia Meridional e Transição Amazônia-Cerrado (TAC), Brasil.

Métodos: Coletamos amostras de folhas e galhos de 855 árvores pertencentes à 171 espécies com maior valor de importância (IVI) em 14 diferentes comunidades arbóreas ao longo de um gradiente de pluviosidade entre 1.600 e 2.300 mm ano ⁻¹. Medimos 20 atributos anatômicos-funcionais (AAF) relacionados à resistência à seca e eficiência no uso da água de cada árvore e confeccionamos amostras de lâminas histológicas. Avaliamos a correlação entre os AAF e os preditores climáticos de cada comunidade, agrupamos as espécies considerando seus AAF e analisamos como as dimensões dos AAF variam em relação aos preditores usando modelos generalizados lineares mistos.

Resultados: As espécies geraram amplitudes distintas dos AAF nas comunidades, mas com relação significativa entre o xeromorfismo e sazonalidade. Comunidades mais *secas* apresentaram folhas com maiores espessuras de epiderme adaxial, estômatos menores e maior espessura da asa foliar. A condutividade hidráulica potencial dos galhos, a área do lúmen do xilema, a densidade dos vasos xilemáticos e o comprimento e a espessura da parede das fibras esclerenquimáticas também variaram conforme nossas predições, apresentando maior xeromorfismo e consequente maior segurança hidráulica teórica nas comunidades mais sazonais.

Conclusões: Apesar das diferentes amplitudes dos AAF, possivelmente por suas diferentes histórias evolutivas e fatores filogenéticos, a xerofilia verificada nas comunidades arbóreas em ambientes mais secos neste estudo, revelaram a aparente regulação da perda de água pelas folhas e atenuam a vulnerabilidade do xilema de galhos à embolia. A gama de AFF que se relacionam aos diferentes preditores ambientais enriquece nosso conhecimento quanto a variedade de estratégias adaptativas das espécies para resistir aos períodos secos

crescentes nos trópicos, especialmente ao sul da Amazônia, região mais afetada pelas mudanças climáticas. Como neste estudo avaliamos as espécies de maior IVI nas comunidades, consideramos que a condição de AAF aqui verificada é representativa das estratégias conservativas de espécies arbóreas da região.

Palavras-chave: atributos funcionais, biodiversidade, fitogeografia, florestas tropicais, mudanças climáticas.

Chapter 4 – Tree Morphofunctional Adaptability To Seasonal Drought in Southern Amazon

ABSTRACT

Objective: To verify, through anatomical morphofunctional attributes of the woody and leaf tissue of tree species, if there is a substantial increase in the xeromorphism related to climatic seasonality in southern Amazon.

Location: Southern Amazon and Amazon-Cerrado Transition (TAC), Brazil.

Methods: We collected samples of leaves and branches from 855 trees comprising 171 species with the highest importance value (IVI) in 14 different tree communities present along a rainfall gradient between 1,600 and 2,300mm year -1. We measured 20 anatomical-functional attributes (AAF) related to the drought resistance and water use efficiency of each tree and made samples of histological slides. We assessed the correlation between the AAF and the climate predictors of each community, grouped the species considering their AAF and analyzed how the dimensions of the AAF vary in relation to the predictors using generalized linear mixed models.

Results: The species generated different amplitudes of the AAF in the communities, but with a significant relationship between xeromorphism and seasonality. Communities of drier environments had leaves with greater thickness of adaxial epidermis, smaller stomata, and greater leaf wing thickness. The potential hydraulic conductivity of the branches, the area of the xylem lumen, the density of the xylem vessels, and the length and thickness of the sclerenchymatic fiber wall also varied according to our predictions, presenting greater xeromorphism and consequently, greater theoretical hydraulic security in more seasonal communities. **Conclusions**: Despite the different amplitudes of the AAF, possibly due to their different evolutionary histories and phylogenetic factors, the xerophilia observed in the arboreal communities in drier environments investigated in this study, revealed the apparent regulation of water loss by the leaves and mitigates the vulnerability of the branch xylem to embolism. The range of AFFs that relate to different environmental predictors enriches our knowledge of the variety of adaptive species strategies to withstand the growing dry periods in the tropics, especially in the south of the Amazon, that is the region most affected by climate change. As in this study we evaluated the species with the highest IVI in the communities, we consider that the condition of AAF verified here is representative of the conservative strategies of tree species in the region.

Keywords: functional attributes, biodiversity, phytogeography, tropical forests, climate change.

1. INTRODUÇÃO

As florestas tropicais abrigam a maior biodiversidade do mundo, contribuem majoritariamente para a produtividade de biomassa do planeta e são as maiores reservas de carbono vivo atualmente (Esquivel-Muelbert et al., 2019). Contudo, estes importantes ecossistemas estão expostos a um clima em rápida transformação, com grande aumento da frequência e intensidade de eventos de seca (Birami et al., 2020). As florestas tropicais armazenam ~230 petagramas de carbono em sua biomassa viva acima do solo, condição que pode ser severamente afetada pelas secas e ondas de calor, especialmente devido à elevação da mortalidade das árvores, aumento da respiração autotrófica e incêndios florestais (Brando et al., 2019). Neste cenário, é necessário compreender as respostas adaptativas das espécies arbóreas às mudanças ambientais, especialmente em relação aos traços funcionais morfoanatômicos, condições do tecido lenhosos e foliar importantes para a segurança hidráulica e térmica das plantas (He et al., 2018).

A resposta das florestas diante das pressões geradas pelas mudanças climáticas é um efeito emergente em nível do ecossistema, mas têm sua origem em nível individual, com respostas fisiológicas adaptativas particulares de cada espécie arbórea às mudanças em seus ambientes locais (Levine et al., 2016). Nos ecótonos entre florestas e savanas, por exemplo, pode haver maior vulnerabilidade das árvores à seca devido à variedade de respostas adaptativas das espécies em sua comunidade e suas estratégias de sobrevivência já no limiar climático de sobrevivência da floresta (Pivovaroff et al., 2015). Apesar das crescentes evidências de que as diferenças de características morfofuncionais intraespecíficas são de grande importância, ainda não está totalmente esclarecido em quais circunstâncias os efeitos dos gradientes ambientais superam os da ontogenia e taxonomia quanto às dimensões funcionais relacionadas ao uso de recursos (Fortunel et al., 2020). Tampouco sabemos quais espécies podem persistir durante secas extremas e até que ponto esta condição é ou não produto da combinação entre a aridez do ambiente e as estratégias de sobrevivência relacionadas a características intrínseca ao tecido foliar e lenhoso de determinada espécie (Pivovaroff et al., 2015).

É mais comum, apesar de também limitado, encontrarmos trabalhos abordando a ecofisiologia das espécies, visando na maioria das vezes compreender as respostas fisiológicas e padrões de vulnerabilidade à seca e ao calor. Contudo, conhecer a natureza do tecido vegetal pode levantar importantes aspectos ecológicos relacionados à sobrevivência

das espécies arbóreas tropicais. Por exemplo, até mesmo componentes da variação fenotípica que estejam diretamente conectados à quantidade de nicho estabilizador e às diferenças médias de aptidão entre as espécies concorrentes (Pérez-Ramos et al., 2019), podem estar intimamente relacionados com características dos tecidos lenhosos e foliares da planta. Neste caso, cada espécie pode ter um conjunto de características diferentes e nem sempre de sucesso para lidar com mudanças climáticas.

Esta não-linearidade no desempenho de plantas individuais indica que para previsões precisas sobre o tempo e a natureza das respostas das florestas às mudanças climáticas, devemos considerar o efeito do clima e dos solos sobre o desempenho dos indivíduos (Levine et al., 2016), pois os efeitos de condições ambientais extremas de seca, estresse térmico ou a combinação de ambos, na sobrevivência das árvores estão longe de ser claras (Birami et al., 2020). Já sabemos que precipitação e topografia moldam conjuntamente a composição funcional das comunidades arbóreas, onde baixas precipitações e restrições hídricas filtram estratégias de resistência à seca ao longo do espectro econômico do lenho, enquanto precipitação e disponibilidade hídrica mais elevadas atuam como fator de mudança de estratégias ao longo do espectro econômico das folhas (Blanchard et al., 2019). Entretanto, as respostas estruturais e fisiológicas não são tão óbvias assim. Espécies de dossel da floresta tropical que crescem com precipitação média anual elevada e ao mesmo tempo experimentam vários meses de estiagem, com disponibilidade reduzida de água no solo, podem ter alta resistência ao embolismo, capazes de suportar estações secas severas graças à perda precoce do turgor foliar e à baixa vulnerabilidade do xilema de galhos à embolia (Ziegler et al., 2019).

Diversas características são associadas para resultar em uma arquitetura hidráulica segura da planta (Pivovaroff et al., 2015), onde as adaptações anatômicas são capazes de gerar maior eficiência na condutividade hídrica (El Aou-Ouad et al., 2017), como menores dimensões e paredes mais espessas dos vasos condutores (Ayup et al., 2012). As dimensões e porosidade das membranas dos vasos tendem a ser reduzidas nos vasos formados sob condições de seca, resultando em maior resistência à cavitação (Sperry et al., 2005; Jupa et al., 2016; Santiago et al., 2018). Além dos mecanismos de transporte e armazenamento de água no caule, folhas podem apresentar diversas características ligadas à baixa disponibilidade hídrica, como cutícula e epiderme espessas, distribuição hipoestomática (Biera e Sajo, 2009; Falcão et al., 2015; Simioni et al., 2017), mesofilo dorsiventral, formação compacta do parênquima clorofiliano lacunoso e maior desenvolvimento do parênquima paliçádico (Chartzoulakis et al., 2000; Rossato e Kolb, 2010), fibras vasculares

mais numerosas e de paredes mais espessas nos polos do floema (Bieras e Sajo, 2009; Ariano e Silva, 2016), projeções das paredes celulares e presença de cutina revestindo as câmaras subestomáticas (Fahn e Cutler, 1992; Ariano e Silva, 2016).

O ambiente, o estágio de desenvolvimento e a filogenética das espécies arbóreas contribuem diferencialmente para estas condições funcionais (Fortunel et al., 2020). A tolerância à seca baseada em características de condutividade hidráulica difere enormemente dentro de gêneros ou famílias, indicando que características hidráulicas contribuem tanto para a diversificação quanto para a coexistência de espécies nas florestas tropicais (Oliveira et al., 2018). Assim, a sobrevivência da árvore durante a seca depende de vários fatores, incluindo a vitalidade cambial, que por sua vez pode depender de várias outras características (Powers et al., 2020). Além disso, as principais resistências ao fluxo de água nas árvores podem não estar no caule, mas nos galhos (Landsberg et al., 2017).

Nosso principal objetivo foi investigar a relação da gama de atributos anatômicofuncionais (AAF) predominantes nas comunidades florestais do sudeste da Amazônia e Transição Amazônia-Cerrado (TAC) com a resistência à seca, visando melhor compreender como a flora neotropical apresenta resistência ou vulnerabilidade às principais mudanças ambientais. Além disso, comparamos padrões morfoanatômicos destas comunidades avaliando a possível convergência adaptativa dos AAF ao longo de um gradiente de precipitação. Nossa principal pergunta é: menores taxas de precipitação anual ao longo de um gradiente pluviométrico aumentam a proporção de caracteres xeromórficos em comunidades arbóreas do sudeste da Amazônia e TAC? Testamos a hipótese de que existe um aumento substancial dos atributos morfofuncionais anatômicos relacionados à resistência à seca (xeromorfismo), determinado por um gradiente de sazonalidade pluviométrico do centro em direção à borda da Amazônia.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em 14 sítios de vegetação nativa na face sul-sudeste da Amazônia brasileira, aqui denominada Amazônia Meridional, e transição Amazônia-Cerrado (TAC) (Figura 1). O clima dos sítios ALF-01 e ALF-03 é do tipo Am (Tropical de monções) e os demais do tipo Aw (Tropical de inverso seco) de acordo com a classificação de Köppen (Alvares et al., 2013). A precipitação pluviométrica varia entre 1.690 e 2.030 mm

ano⁻¹ e o período seco se estende de maio a setembro, com meses que podem ficar totalmente sem chuvas e baixos valores de evapotranspiração. As médias de precipitação anual variam consideravelmente entre as áreas, ocorrendo três regiões distintas de distribuição de chuvas na faixa de ocorrência dos sítios do presente estudo, onde as diferentes características de topografia e solo geram também diferentes índices de evapotranspiração e acúmulo de água no solo (Tabela 1). A vegetação nos sítios varia de Floresta Ombrófila densa (senso IBGE-Radambrasil, 1982), que é uma vegetação florestal típica de terra firme na Amazônia, à formações classificadas como cerradão, uma fitofisionomia florestal do Cerrado e da borda Sul-Sudeste da Amazônia com presença de dossel contínuo nitidamente mais baixo que as florestas amazônicas do interior.



Figura 1. Localização dos sítios de vegetação florestal no sudeste da Amazônia brasileira e Transição Amazônia-Cerrado. As zonas A, B e C representam um gradiente pluviométrico.

2.2. Métodos de campo e laboratório

Durante o período de estiagem, realizamos campanhas de monitoramento entre os anos de 2016 e 2018 e coletamos amostras de folha e caule da base da copa de 5 indivíduos por espécie em cada sítio. Selecionamos as espécies posicionadas entre as 10 com maior Índice de Valor de Importância (IVI) na comunidade arbórea de cada sítio (árvores com DAP \geq 10 cm). As espécies somadas compunham pelo menos 80% da abundância relativa de cada comunidade. Todos os sítios foram selecionados a partir de estudos prévios de composição florística e dinâmica vegetacional, onde as plantas dentro de 01 hectare de vegetação são monitoradas a cada 2 ou 3 anos através do Projeto CNPq/PELD¹ Sítio 15 – Transição Cerrado-Floresta Amazônica em estudo conjunto com a RAINFOR - Rede Amazônica de Inventários Florestais.

Coletamos amostras de 171 espécies, perfazendo um total de 855 indivíduos coletados. Realizamos a herborização do material foliar conforme metodologia descrita em Fidalgo e Bonini (1989), e amostras do lenho foram coletadas dos mesmos galhos de onde coletamos as folhas (~1,5 cm de diâmetro e 6 cm de comprimento) e seu armazenamento ocorreu em frascos com álcool 70%. Priorizamos a coleta de galhos de árvores que não fossem emergentes de dossel e que a base da copa estivesse entre 10 e 12 metros de altura à fim de evitar distorções das características geradas pelo excesso de exposição à luz solar, ao vento ou à própria altura.

As análises anatômicas do tecido vegetal foram realizadas no Laboratório de Biologia Vegetal (LAAV) da Universidade do Estado de Mato Grosso, Campus de Alta Floresta (UNEMAT/AF). Retiramos amostras da região mediana da lâmina foliar, reidratamos em água com glicerina (proporção 10:1) à 95 °C, conforme protocolo descrito em Smith e Smith (1942) e deixamos descansar por 12 horas, em seguida acondicionamos em álcool 70%. Do material hidratado seguimos para a dissociação das epidermes foliares pelo método de Jeffrey (Franklin, 1945) com modificações, onde armazenamos porções da lâmina foliar com 2 cm² em recipiente de plástico contendo peróxido de hidrogênio (volume 30) e ácido acético glacial (proporção de 1:1) e mantivemos em estufa a 60° C por períodos que variaram entre 24 h e 80 h. Após avaliações periódicas nesse intervalo de tempo, lavamos as amostras que se dissociavam em água destilada e com o auxílio de pincel separamos as faces abaxial e adaxial das epidermes, em seguida realizamos coloração dos fragmentos de epiderme com fucsina básica (Roeser, 1962) e armazenamos em microtúbulos de 2 mililitros. Para produzirmos lâminas histológicas de secções transversais foliares destacamos das amostras hidratadas a área da nervura central com uma porção de aproximadamente 1 cm de largura da asa foliar e seccionamos com o uso de lâminas de aço obtendo finas réplicas por folha. Selecionamos então as melhores réplicas, desidratamos em hipoclorito sódico a 2%, lavamos repetidamente em água destilada e pigmentamos com azul de astra e fucsina básica (Kraus et al., 1998).

¹ Pesquisa Ecológica de Longa Duração

		Valores médios		Período Seco				Período chuvoso				
Área	Faixa	Pluvi	IS	MCWD	EVPS	ASS	EVPminS	ASminS	EVPC	ASC	EPVminC	ASminC
ALF-01	А	2300,30	9,67	-147,83	120,37	-13,63	14,80	-36,41	50,43	7,03	106,80	62,39
ALF-03	А	2163,30	10,48	-141,65	120,17	-13,19	49,60	-35,18	47,66	7,35	110,30	60,66
FLO-01	В	1844,91	14,15	-124,62	99,38	-11,82	15,80	-30,36	64,27	4,52	168,30	46,10
FLO-02	В	1844,91	14,15	-129,34	101,29	-11,80	31,80	-30,36	65,48	4,27	171,60	46,10
FRP-01	В	2028,26	14,24	-131,74	93,38	-11,78	11,60	-31,48	71,39	4,56	162,40	49,89
GAU-02	В	1882,17	12,53	-106,49	61,90	-11,56	2,70	-29,80	70,03	4,77	160,50	42,94
NXV-02	С	1602,15	16,89	-102,13	42,28	-11,45	2,50	-27,95	67,90	3,19	154,80	33,54
POA-01	В	1967,25	12,01	-140,83	111,57	-11,76	17,30	-33,91	68,49	4,92	165,30	55,21
SAA-01	В	1694,47	17,99	-153,67	132,41	-10,62	45,60	-30,64	53,20	2,49	117,40	45,56
SAA-02	В	1801,94	16,24	-158,63	140,59	-10,62	54,30	-30,64	54,19	2,47	133,20	45,56
SIP-01	В	1998,53	18,35	-145,45	114,69	-12,20	30,00	-33,75	55,53	6,83	122,80	57,39
SMT-02	В	1843,87	14,14	-102,08	46,20	-11,80	2,00	-30,36	79,85	4,51	156,10	46,10
TAN-02	В	1883,14	12,00	-128,66	101,41	-11,70	30,10	-29,66	78,57	4,47	143,10	41,83
TAN-04	В	1913,06	13,92	-128,05	107,63	-11,80	29,40	-31,24	83,48	5,20	168,20	48,96

Tabela 1. Características ambientais dos 14 sítios de vegetação florestal ao longo de um gradiente de precipitação na Amazônia Meridional e Transição Amazônia-Cerrado para o período de uma década (2006-2015).

Dados e códigos dos locais: precipitação média anual (Pluvi, mm ano ⁻¹); Índice de Sazonalidade (IS); Déficit Hídrico Climatológico Máximo (MCWD); evapotranspiração média do período seco (EVPS, mm mês ⁻¹); evapotranspiração no mês mais seco (EVPminS, mm mês ⁻¹); espessura equivalente da água no solo, média do período seco (ASS, cm mês ⁻¹); espessura equivalente da água no solo no mês mais seco (ASminS, cm mês ⁻¹); evapotranspiração média do período chuvoso (EVPC, mm mês ⁻¹); evapotranspiração no mês mais úmido (EVPmaxC, mm mês ⁻¹); espessura equivalente da água no solo no mês mais úmido (ASmaxC, cm mês ⁻¹); espessura equivalente da água no solo, média do período chuvoso (ASC, cm mês ⁻¹); espessura equivalente da água no solo no mês mais úmido (ASmaxC, cm mês ⁻¹). Meses de estiagem: junho-setembro; meses chuvosos: novembro-março. Os valores são médias para a década 2006-2015 excluindo o ano de 2010. As informações de coleta dos dados dos preditores ambientais e a forma como calculamos cada variável estão disponíveis no <u>Apêndice 1</u>.

Para os caules inserimos 1 amostra de aproximadamente 3 cm de cada indivíduo em recipiente contendo água e glicerina líquida (proporção de 3:1) e mantivemos em estufa a 75° C por cerca de 72 h. Realizamos secções transversais e longitudinais de 12 a 20 µm em micrótomo rotativo (Leica RM2235). Após obter boas réplicas das secções histológicas, levamos o material restante novamente à estufa (75° C) por cerca de 100 h para amolecimento em frascos contendo peróxido de hidrogênio (volume 30) e ácido acético glacial (proporção 1:1). Logo após retirarmos as amostras da estufa, lavamos em água corrente e maceramos o material sobre lâminas de vidro, conforme metodologia descrita em Franklin (1945). Do material caulinar produzimos três conjuntos de lâminas histológicas distintas: transversal, longitudinal e maceração, todos corados com Safranina (Berlyn & Miksche, 1976).

Com as secções anatômicas de folha e caule selecionadas, confeccionamos lâminas histológicas semipermanentes, tendo como meio gelatina glicerinada e registramos imagens digitais utilizando capturador de imagens digital Leica[®] LAS E.Z. 1.7.0 acoplado a um fotomicroscópio Leica[®] ICC50 com aumento de 100, 200 e 400 vezes. Nas imagens produzidas, realizamos medições dos tecidos vegetais com os softwares Anati Quanti (Aguiar et al., 2007) e ImageJ (Schneider et al., 2012; <u>http://rsb.info.nih.gov/ij</u>). Com as melhores secções de cada espécie por área, montamos lâminas permanentes com fixador verniz vitral incolor 500[®] (Paiva et al., 2006) e as mantivemos armazenadas na coleção do LAAV – UNEMAT/AF.

2.3. Seleção dos atributos anatômico-funcionais e análises estatísticas

Identificamos as características estruturais mais relevantes com base em dados da literatura (e.g. Fahn & Cutler, 1992; Turner, 1994; Cao, 2000; Sperry et al., 2005; Bieras & Sajo, 2009; Rossato & Kolb, 2010; Ayup et al., 2012; Simioni et al., 2017; Falcão et al., 2015; Pivovaroff et al., 2015; Jupa et al., 2016; El Aou-Ouad et al., 2017; Santiago et al., 2018) e construímos uma planilha de dados incluindo nas colunas os atributos anatômicofuncionais (Tabela 2) e as variáveis ambientais (independentes); e nas linhas cada unidade amostral (indivíduo/área).

AAF	Sigla	Unidade de medida
Cutícula epidérmica espessa	CUT	Presença / ausência
Presença de tricomas abundante	TRI	Presença / ausência
Espaços no mesofilo	EME	Presença / ausência
Nível dos estômatos *	NE	Nivelado / acima / abaixo
Tamanho médio dos estômatos	TE	μm
Densidade estomática	DE	Estômatos mm ⁻²
Espessura de epiderme adaxial	EAD	μm
Espessura de epiderme abaxial	EAB	μm
Espessura do feixe da nervura central	FNC	μm
Espessura do parênquima paliçádico	PP	μm
Espessura do parênquima lacunoso	PL	μm
Espessura da asa foliar	ASF	μm
Hipoderme *	HIP	μm
Proporção PALI / LACU	PP/PL	%
Densidade de vasos xilemáticos	DV	Vasos mm ⁻²
Área lúmen dos vasos xilemáticos	AV	μm^2
Condutividade hidráulica teórica	$\mathbf{K}_{\mathbf{h}}$	Kg m MPa ^{-1s-1}
Comprimento médio de fibras	CF	μm
Espessura média de fibras	EF	μm
Espessura da parede das fibras	PF	μm
Espessura do lúmen das fibras	LF	μm

Tabela 2. Atributos anatômico-funcionais (AAF) avaliados, suas definições e métricas.

* AAF descartados devido a mínima variação entre os sítios.

Para categorizar atributos de CUT e TRI consideramos dados da literatura (e.g. Bieras & Sajo, 2009; Ariano & Silva, 2016) para definir como cutícula funcional a presença de espessura aproximada ou superior a 50% da EAD e tricomas abundantes a presença de uma camada contínua e não espaçada dos tricomas na superfície EAB em vista transversal. O atributo EME foi definido com base em predominância de espaços no PL (presença) ou adensamento de células (ausência). Os atributos calculados a partir de medições iniciais como PP/PL e K_h estão tem sua base de cálculo descrita no capítulo 3 desta tese.

Dos AAF investigados, obtivemos 10 valores para cada espécie, sendo duas amostras (pseudoréplicas) por indivíduo. Após estes valores formatados na planilha de dados, excluímos *outliers* que pudessem distorcer os resultados das análises estatísticas. Para continuidade das análises multivariadas, em ambiente R (R Development Core Team 2019, versão 3.6.0) utilizamos a função *rescale()* do pacote do pacote *scale* (Wickham, 2018) para padronização das variáveis numéricas entre 0 e 1. Em seguida realizamos um teste de correlação de Pearson usando a função *cor()* do pacote *stats* (R Core Team, 2019);

descartamos variáveis altamente correlacionadas ($\geq |0,7|$) (<u>Apêndice 2 – Tabela A1</u>) e procedemos para as análises subsequentes.

Exploramos a distribuição dos dados entre as comunidades utilizando um teste de análise fatorial de dados mistos (Factor analysis of mixed data – FAMD) através da função FAMD() do pacote FactoMineR (Le et al., 2008) para averiguar se as espécies se aglomerariam conforme faixas de pluviosidade. Testamos ainda a formação de agrupamentos usando uma abordagem híbrida com a combinação de cluster hierárquico e os métodos k-means via função hkmeans() do pacote factoextra (Kassambara & Mundt, 2017). Antes de construirmos modelos lineares mistos generalizados (Generalized linear mixed *model* – *GLMM*), a fim de evitar *falso positivo* nos modelos explicativos, testamos o valor de inflação da variáveis (Variance Inflation Factors - VIF) com a função vif() do pacote rms (Harrell Jr, 2019) Para a construção dos GLMM's usamos as funções *lmer()* e glmer()² do pacote *lme4* (Bates et al., 2015) com os preditores ambientais IS, MCWD, EVPminS, ASminS e EVPC utilizando como fator de aleatorização a coluna "Espécie" do nosso conjunto de dados. Com os GLMM's testamos interações significativas entre os AAF e os preditores ambientais ao longo do gradiente de precipitação. Para cada AAF, comparamos um modelo nulo (sintaxe R: $mod_0 = AAF1 \sim (1 | Espécie))$ com um modelo selecionado pelo método AICc (Akaike information criterion), sendo os modelos selecionados com $\Delta AICc < 2$ igualmente plausíveis (Burnham & Anderson, 2002). Para avaliar o poder explicativo dos modelos selecionados, calculamos os R²'s marginais e condicionais, os quais descrevem a influência relativa do efeito fixo dos preditores ambientais. Os R²'s marginais também foram usados para verificar o poder explicativo total do efeito fixo e aleatório de cada modelo (preditores ambientais + Espécie), respectivamente. Ambos foram feitos de forma automatizada via função tabmodel() do pacote sjPlot (Lüdecke, 2020).

3. RESULTADOS

3.1. Relação entre atributos anatômico-funcionais e disponibilidade hídrica

Verificamos que a predominância de xeromorfismo nas comunidades arbóreas Amazônia Meridional e TAC está mais relacionada às variações de disponibilidade hídrica geradas pela sazonalidade da região do que simplesmente pela pluviosidade anual. Esta condição ficou evidente nos padrões anatômico-funcionais das comunidades, que se

² A função *glmer()* foi utilizada para as variáveis resposta categóricas

apresentaram significativamente relacionados à razão entre a pluviosidade do período chuvoso e o período seco (índice de sazonalidade – IS), às taxas de evapotranspiração mínima do período seco (EVPminS), taxas de evapotranspiração média do período chuvoso (EVPC), à coluna de disponibilidade de água no solo no período seco (ASminS) e ao déficit hídrico climatológico máximo (MCWD).

O preditor *faixa pluviométrica* foi descartado nos testes preliminares por inflar as possibilidades de erro dos modelos lineares e mascarar a importância de fatores ambientais de cada local. Dos 19 atributos anatômico-funcionais (AAF) que analisamos, 14 tiveram suas variações ajustadas a algum modelo com os preditores (Figuras 2, 3 e 4). Tanto para as folhas quanto para os caules registramos atributos alinhados à premissa de que o tempo de duração da estação seca acentua a xerofilia das comunidades arbóreas e não apenas o total pluviométrico anual. Destacamos aqui os atributos com R² marginal (R²_{marg}) superior a 0,1: tamanho dos estômatos (TE) com melhor relação linear com IS e R²_{marg} = 0,24; condutividade hidráulica teórica (K_h) com melhor relação linear com ASminS e R²_{marg} = 0,12; e espessura da parede de fibras esclerenquimáticas (PF) com melhor relação linear com IS e R²_{marg} = 0,10.

Outros modelos com significância estatística e R^2_{marg} inferior a 0,1 também seguem nossas predições e estão representados na Figura 2, são eles: espessura de epiderme abaxial (EAB) com melhor relação linear com IS, espessura de epiderme adaxial (EAD) com melhor relação linear com EVPminS, espessura da asa foliar (ASF) com melhor relação linear com MCWD; área do lúmen dos vasos xilemáticos (AV) com melhor relação linear com ASminS, densidade dos vasos xilemáticos (DV) com melhor relação linear com EVPminS e comprimento de fibras esclerenquimáticas (CF) com melhor relação linear com IS.



Figura 2. Relação entre atributos anatômico-funcionais (AAF) e os preditores ambientais. AAF de folhas (a) e AAF de caules jovens (b). A relação linear mais parcimoniosa de cada atributo é ilustrada, regressões lineares são representadas por linhas pretas e as variações preditas por modelo aditivo (não-linear) são representadas por linha bege. Valores de diversos atributos foram log-transformados para maior acurácia do modelo.

Outros atributos apresentaram ajuste significativo com os modelos gerados. Entretanto, suas variações entre os gradientes ambientais são visualmente nulas e/ou com R^{2}_{marg} extremamente baixo ($\leq 0,01$), vimos isso para a densidade estomática (DE), espessura de cutícula (CUT) e abundância de tricomas (TRI) (modelos distribuídos nas Figura 2 e 3). A proporção entre parênquimas da asa foliar (Figura 2) apresentou ajuste contrário às nossas expectativas, assim como espessura de fibras esclerenquimáticas e seu lúmen, estes dois atributos não apresentaram um ajuste linear claro a nenhum preditor ambiental (Figura 4).



Figura 3. Relação entre atributos funcionais da superfície foliar e os preditores ambientais. A relação linear mais parcimoniosa de cada atributo é ilustrada e regressões lineares são representadas por linhas pretas. As variações preditas por modelo aditivo (não-linear) são representadas por linha bege. Valor 1 indica presença da característica por espécie e 0 a ausência.





3.2. Padrões anatômico-funcionais das comunidades

Dentro de cada comunidade que analisamos ao longo do gradiente de pluviosidade, as espécies geraram diferentes amplitudes de distribuição dos atributos. A diferença entre os grupos não é estatisticamente clara na análise fatorial (Figura 5), mas espécies de comunidades pertencentes a diferentes faixas de pluviosidade se aproximam, formando grupos similares, enquanto muitas espécies de uma mesma comunidade se afastam. O "peso" de cada variável para a formação dos grupos é relativamente baixo, gerando um maior número de grupos possíveis no *cluster*, a ponto de nossa dedução sobre a formação de 3 possíveis grupos apresentar grande heterogeneidade O mais nítido na representação gráfica é a participação dos atributos caulinares AV, K_h e DV para a separação das amostras provenientes da área de menor pluviosidade (Figura 6).



Figura 5. Análise Fatorial de Dados Mistos com a disposição das amostras em relação ao conjunto de variáveis resposta no plano bidimensional. As amostras (pontos) se agrupam e as faixas de pluviosidade (elipses) se sobrepõem. ■CUT; ◆TRI e ▼EME.



Figura 6. Cluster com a disposição das espécies considerando suas médias no conjunto atributos anatômico funcionais. As cores indicam a formação de grupos com maior similaridade. Os grupos (cores) não acompanharam a distribuição das faixas de pluviosidade. A "faixa C", que compreende o sítio NXV-02 (TAC), está distribuída pelos três grupos.

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados revelam que, apesar das variações geradas pela diversidade de espécies avaliadas em cada sítio de estudo, as comunidades são dotadas de características anatômicas relacionadas às diferenças hídricas de seus ambientes. Nesse caso, a diversificação de investimento em estruturas e tecidos foliares e caulinares que detectamos

entre espécies dentro de um mesmo sítio indica que diferentes conjuntos de adaptações morfofuncionais (Polle et al., 2019) estão sendo utilizados pelas espécies para lidar com a seca sazonal. Consequentemente, ficam evidentes as estratégias distintas das espécies arbóreas para a realização do seu nicho hidrológico (Silvertown et al., 2015) e sucesso de colonização nestas florestas sujeitas às secas sazonais (Väänänen et al., 2019). Estas variações entre espécies são decorrentes da história evolutiva particular de cada uma, onde o conjunto de atributos morfofuncionais é resultado de uma contínua seleção de adaptações com relação a aquisição de nutrientes e economia de água para a segregação do nicho hidrológico de cada espécie (Silvertown et al., 2015). Atributos foliares e caulinares relacionados à economia de água e segurança hidráulica variam independentemente, onde múltiplas dimensões de atributos permitem a exploração de nichos variados e a coexistência de maior número de espécies (Li et al., 2015).

Os fatores que dirigem as respostas das plantas às condições hídricas do ambiente estão ligados à intensidade, frequência e duração do período seco e a capacidade dos solos em reter e disponibilizar água de cada localidade. Apesar de muito autores relacionarem o investimento em tecidos à disponibilidade de nutrientes no solo das florestas tropicais (e.g. He et al., 2018; Levionnois et al., 2020; Marechaux et al., 2020), temos a convicção que mesmo havendo uma grande capacidade das espécies em resistir aos atuais períodos de seca (Ziegler et al., 2019), a disponibilidade de água do inverno seco do sul da Amazônia é um filtro ambiental mais rigoroso do que as variações de nutrientes ou outros atributos do solo.

Características como estômatos menores podem estar relacionados ao melhor controle estomático na regulação da liberação de vapor de água pela lâmina foliar (Durand et al., 2019), gerando maior eficiência hidráulica. As espécies arbóreas com grandes margens de segurança aparentemente evitam danos letais em seus sistemas vasculares fechando os estômatos no início da seca ou produzindo um xilema resistente à embolia, um mecanismo que parece compensar outras estratégias adaptativas em potencial (Powers et al., 2020), pois estômatos menores são mais rapidamente fechados (Durand et al., 2019). Neste caso, uma resposta menos alinhada às nossas expectativas ocorreu com a densidade estomática (DE), onde a linha de tendência do modelo apresentou uma leve inclinação à diminuição de DE em relação à maior sazonalidade climática. Entretanto, ao analisarmos a posição das amostras em relação a cada sítio, inferimos que esta variável apresenta considerável estabilidade em relação às comunidades amostradas (Figura 2). Resultados contrários ao esperado para DE não são uma novidade em investigações científicas que simulam o estresse hídrico e a gradativa diminuição da disponibilidade hidráulica para plantas adultas (Binks et al., 2016; Pireda et al., 2019) ou jovens (Durand et al., 2019). Alguns autores relacionam sua variação não somente à disponibilidade hidráulica, mas também à luminosidade que penetra o dossel das comunidades vegetais (Cao, 2000; Simioni et al., 2017), fator que aqui não investigamos.

Das 14 comunidades investigadas, apenas TAN-02 e SAA-01 apresentaram amostras mais coesas para DE. Nas demais comunidades, ocorreram espécies com valores desde 150 até 600 estômatos mm⁻², valores em algumas espécies semelhantes e até superiores à médias de plantas de savanas de Cerrado (Simioni et al., 2017). Curiosamente, a comunidade com maior amplitude entre o 1° e o 3° *quantis* foi ALF-01, onde também tivemos os maiores valores de pluviosidade registrados em nossa coleta de dados. De fato, nosso conhecimento de campo nos permite formular explicações para essa característica e não ligá-la estritamente ao fator climatológico, pois esta comunidade localiza-se em uma região de preservação permanente da borda sudeste da Floresta Amazônica sobre áreas com variações do terreno, possuindo declives e até mesmo rochas expostas em alguns locais, onde as diferenças de profundidade do lençol freático podem levar estas espécies à realização de diferentes nichos hidrológicos resultantes de distintas estratégias de sobrevivência e segregação de nichos entre as espécies arbóreas dominantes na comunidade. Trata-se da junção de precipitação e topografia moldando conjuntamente a composição funcional das comunidades arbóreas (Blanchard et al., 2019), como registrado por Elias et al. (2019) na TAC.

Ainda não foi possível compreender porque caracteres como a espessura da cutícula (CUT) e a densidade de tricomas (TRI), amplamente citados na literatura como responsáveis por regular as perdas de água pelas folhas (e.g. Fahn e Cutler, 1992; Bieras e Sajo, 2009; Ariano e Silva, 2016, Binks et al., 2016) não apresentaram interação com os preditores testados (Figura 3). A presença de cutícula espessa se mostrou presente em aproximadamente metade de todas as comunidades, com maior ocorrência em 3 delas, enquanto tricomas abundantes na superfície abaxial das folhas foi menos ocorrente, sendo o sítio FRP-01 o único em que metade ou mais das espécies estão dotadas desse atributo. Uma das explicações pode ser o solo mais arenoso e de menor capacidade de retenção de água do sítio FRP-01, condição que causa maior severidade hídrica durante a estação seca.

As epidermes foliares apresentaram variações inversas quando plotamos suas distribuições em relação a evapotranspiração do período seco (Figura 2). A variação da epiderme adaxial (EAD) cumpriu nossas expectativas e nos permite inferências baseadas na literatura, como o fato de uma maior espessura da epiderme ter relação com estratégias de conservação de água nos tecidos foliares, sobretudo em plantas de comunidades que são

expostas a sazonalidade mais intensa (Turner, 1994). Uma vez que o acúmulo e manutenção de água neste e outros tecidos da planta pode colaborar para a segurança hidráulica da planta, funcionando como uma reserva de uso imediato (Santiago et al., 2018), pode atuar também na manutenção do turgor da folha (Fahn e Cutler, 1992). Dessa forma, a tensão sobre tecidos de condução de água diminui, e este atributo se configura como uma condição de resistência ao estresse hídrico, permitindo o crescimento e manutenção da planta em condições de seca (Oliveira et al., 2018). A epiderme abaxial (EAB), que segue tendência contrária em relação ao gradiente de evapotranspiração, pode ter sua variação vinculada às variações de TE, onde estômatos menores também poderiam estar cercados por células epidérmicas menores, otimizando ainda mais o controle estomático (Durand et al., 2019).

A disposição e quantidade de parênquimas fotossintetizantes variaram ao longo do nosso gradiente de umidade. Esta condição também está relacionada ao armazenamento de água nos tecidos foliares. Variações mesmo que sensíveis da espessura total da asa foliar (ASF) evidenciam maior armazenamento de água na lâmina foliar de plantas onde o déficit hídrico (MCWD) é mais severo. Entretanto, não identificamos aumento da proporção entre parênquima paliçádico e lacunoso (PP/PL), mas sim um alinhamento mais parcimonioso de sua variação com a evapotranspiração média do período chuvoso (EVPC). Mas por que a variação desse tecido está associada à evapotranspiração de um período com boa disponibilidade hídrica nas comunidades? Os registros sobre parênquima paliçádico na literatura o relacionam às plantas xerófitas como provedores de um eficiente sistema de limitação da perda de água (Fahn e Cutler, 1992; Bieras e Sajo, 2009; Rossato e Kolb, 2010; Simioni et al., 2017). Sua maior proporção em sítios com alta demanda de EVPC inicialmente não fazem sentido, mas se considerarmos que os três sítios do extremo de EVPC apresentam os valores mais concisos e elevados de PP/PL entre as espécies de uma mesma comunidade, é possível que estes sítios possam estar expostos a veranicos (períodos de estiagem) durante o verão chuvoso da região (Alvares et al. 2013, Brando e t al., 2019). Isso explicaria porque as espécies destas comunidades tenham todas um padrão aproximado para a proporção PP/PL, umas vez que as condições de curtos mas intensos períodos de estresse hídrico na estação chuvosa na região podem promover o domínio competitivo de plantas com uma estratégia conservadora de uso de recursos, o que inclui o tecido paliçádico e os tecidos de alta densidade, como as fibras esclerenquimáticas. Além disso, a maior área de superfície das células do mesofilo fotossintetizante pode facilitar a absorção de CO₂ e assim manter a fotossíntese sob condições de estresse hídrico (Chartzoulakis et al., 2000). Desta forma, o uso mais eficiente da água é um resultado esperado (Peres-Ramos et al., 2019) em uma resposta fisiológica que envolve diversas estruturas, não só das folhas, mas também dos caules.

Nos caules, as variações da maioria dos atributos seguiram as predições da literatura, assumindo melhor alinhamento nos modelos (associação x~y) com preditores distintos. A condutividade hidráulica teórica (Kh) se mostrou sensivelmente relacionada com as variações da coluna de água no solo no período seco (ASminS). De fato, comunidades com menores variações de ASminS tendem a apresentar maiores valores de Kh. As principais evidências anatômicas de adaptação à baixa disponibilidade de água são atribuídas a eficiência na condutividade hídrica (El Aou-ouad et al., 2017), devido, principalmente, às dimensões dos vasos condutores (Ayup et al., 2012) e de fibras esclerenquimáticas capazes de propiciar maior suporte aos vasos (Bittencourt et al., 2016). Nesse estudo, a área média do lúmen dos vasos (AV), uma das principais responsáveis pelos valores de K_h, seguiram tendência similar, tendo ajuste mais adequado também à ASminS. As dimensões e porosidade das membranas dos vasos tendem a ser reduzidas quando formados sob condições de seca, resultando em maior resistência à cavitação (Sperry et al., 2005; Jupa et al., 2016). Por isso, é importante que plantas expostas a períodos mais intensos de déficit hídrico no solo tenham vasos condutores que ofereçam maior segurança contra a cavitação. O trade-off entre condução e segurança hidráulica é amplamente discutido na literatura (e.g. Hacke et al., 2000; Brodribb, 2009; Poorter et al., 2010; Bitencourt et al., 2016; Jupa et al., 2016; El Aou-ouad et al., 2017) e entre as principais características vinculadas à plantas de estratégias conservadoras está a maior densidade de dutos xilemáticos, menor área média do lúmen e maior espessamento de suas paredes. Nós identificamos que a densidade de vasos (DV) das comunidades vão aumentando conforme a evapotranspiração do período seco (EVPminS). Aparentemente, a demanda evaporativa da região, aliada à baixa disponibilidade de umidade do solo em boa parte do período de estiagem (Anderegg et al., 2015), resulta em um estresse cíclico sobre estas plantas, promovendo o predomínio de mais uma estratégia de proteção contra a cavitação dos vasos (Pivovaroff et al., 2015).

A espessura das fibras esclerenquimáticas do caule (EF) apresentou relação linear mais parcimoniosa com ASminS, condição contrária à que esperávamos. Entretanto as variações ao longo do gradiente são grandes (Figura 4). Já o lúmen de fibras (LF) não apresentou ajuste aos modelos testados. Plantas que operam sob potenciais de água mais negativos devido à maior segurança hidráulica têm que lidar com forças implosivas e momentâneas mais fortes no xilema (Bitencourt et al., 2016) e a gama de caracteres anatômicos relacionadas a essa variação é muito complexa. De fato, fibras mais espessas (EF) seriam determinantes para o aumento da segurança hidráulica contra a implosão dos vasos (Jacobsen et al., 2005), variação não observada neste estudo.

Maiores espessuras de paredes de fibras (PF) e fibras mais curtas (CFIB) como identificamos para sítios sob maior sazonalidade (Figura 2), podem ser ainda mais determinantes que EF, pois tais características podem fornecer maior suporte físico para os vasos condutores (Bitencourt et al., 2016). Há uma relação direta entre PF mais espessas e uma maior densidade do lenho. Espécies com o lenho mais denso crescem mais lentamente, mas apresentam maiores taxas de sobrevivência, principalmente durante períodos de seca (Fortunel et al., 2020), estratégia ecológica nitidamente conservadora. Parece haver uma compensação entre os investimentos em segurança e eficiência hidráulica para vários táxons. Tais compensações são pouco documentadas para determinar a coexistência de espécies em ambientes heterogêneos, podendo haver troca fisiológica entre taxa de crescimento e tolerância à disponibilidade de recursos, o que podem gerar superioridade competitiva em condições mais úmidas ou mais secas (Peres-Ramos et al., 2019).

Os mecanismos de sobrevivência à seca relacionados à segurança do xilema e o acesso à água no solo variam amplamente entre as espécies, promovendo uma vasta multiplicidade de estratégias de sobrevivência à seca em ecossistemas mais complexos e sazonais (Pivovaroff et al., 2015). Níveis semelhantes de resistência à seca em termos de sobrevivência podem ser alcançados através de diferentes estratégias de resistência, mas em termos de isohidricidade³ pode haver também diferentes níveis de vulnerabilidade à seca extrema (Väänänen et al., 2019). Como a seca e outras tensões osmóticas resultam em múltiplos mecanismos de tolerância ou prevenção, não existem estratégias simples para melhorar o desempenho das árvores em ambientes com restrição hídrica sazonal (Polle et al., 2019). A magnitude e a direção das respostas induzidas pela seca dependem do comportamento hidráulico de cada espécie (Janssen et al., 2020), mesmo que alguns autores considerem até a possibilidade de espécies que utilizam estratégias hidráulicas de alto risco também tenham capacidade de restabelecer vasos embolizados (Klein et al., 2018) quando há o retorno da disponibilidade hídrica, hipótese ainda não comprovada. Para nós, os mecanismos relacionados à resistência à embolia dos vasos são menos confusos e legítimos, uma vez que em todas as comunidades que avaliamos as espécies apresentam atributos que lhe conferem certo grau de adaptação aos períodos de estiagem. Neste caso, é relevante considerar que espécies arbóreas expostas à sazonalidade apresentam risco de falha

³ As plantas isohídricas tendem a se manter relativamente estáveis sob condições de seca.

hidráulica diminuído, suportando estações secas normais ou até mesmo atipicamente severas, graças à perda precoce do turgor foliar e à baixa vulnerabilidade do xilema à embolia (Ziegler et al., 2019). Mesmo assim, ainda continua sendo uma grande incógnita as consequências do aumento da severidade e frequência dos eventos de seca extrema na sobrevivência das espécies arbóreas da Amazônia (Esquivel-Muelbert et al., 2019).

5. CONCLUSÃO

Nesse estudo descobrimos que dentro de cada comunidade arbórea as espécies geram diferentes amplitudes nos valores dos atributos anatômico-funcionais (AAF) decorrentes provavelmente de suas histórias evolutivas, processos de distribuição no ambiente e fatores filogenéticos. Ainda assim, identificamos nove AAF que tendem a responder adaptativamente à restrição hídrica nas 14 comunidades florestais da Amazônia Meridional e Transição Amazônia-Cerrado. Estes AAF se relacionaram significativamente ao índice de sazonalidade (IS), às taxas de evapotranspiração mínima do período seco (EVPminS) e à média do período chuvoso (EVPC), à coluna de disponibilidade de água no solo no período seco (ASminS) e ao déficit hídrico climatológico máximo (MCWD). Nestas comunidades ocorrem variações em AAF da superfície foliar (TE, EAD e EAB), da espessura da asa foliar (ASF) e do sistema vascular dos galhos (K_h, AV, DV, CF e PF) que acentuam a xerofilia das comunidades, fazendo com que haja uma aparente regulação da perda de água pelas folhas, atenuando a vulnerabilidade do xilema de galhos à embolia. A gama de AAF que se relaciona aos diferentes preditores ambientais exacerba a variedade de estratégias adaptativas das espécies para resistir aos períodos secos regulares e/ou até mesmos aos eventos mais drásticos e episódicos. Devemos considerar ainda que aqui avaliamos as espécies com o mais alto valor de importância nas comunidades, o que representa cerca de 80% da biomassa viva dos ecossistemas investigados. Contudo, estas estratégias podem não representar a maioria das estratégias conservativas de espécies arbóreas tropicais quando pensamos na comunidade como um todo.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., De Moraes Gonçalves, J.L., & Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–

728.

Anderegg, W.R.L., Flint, A., Huang, C.Y., Flint, L., Berry, J.A., Davis, F.W., Sperry, J.S., & Field, C.B. 2015. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nature Geoscience* 8: 367–371.

El Aou-ouad, H., López, R., Venturas, M., Martorell, S., Medrano, H., Gulías, J., Aou-ouad, A.H. El, Rosana, L., & Aou-ouad, H. El. 2017. Low resistance to cavitation and xylem anatomy partly explain the decrease in the endemic Rhamnus ludovici-salvatoris. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 229: 1–8.

Ariano, A.P.R., & Silva, I.V. da. 2016. Leaf anatomy of Qualea parviflora (Vochysiaceae) in three phytophysiognomies of the Mato Grosso State, Brazil. *Acta Amazonica* 46: 119–126.

Ayup, M., Hao, X., Chen, Y., Li, W., & Su, R. 2012. Changes of xylem hydraulic efficiency and native embolism of Tamarix ramosissima Ledeb. seedlings under different drought stress conditions and after rewatering. *South African Journal of Botany* 78: 75–82.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {Ime4}. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.

Berlyn, G.P., & Miksche, J.P. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Iowa State University, Ames.

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

Binks, O., Meir, P., Rowland, L., Da Costa, A.C.L., Vasconcelos, S.S., De Oliveira, A.A.R., Ferreira, L., & Mencuccini, M. 2016. Limited acclimation in leaf anatomy to experimental drought in tropical rainforest trees. *Tree Physiology* 36: 1550–1561.

Birami, B., Nägele, T., Gattmann, M., Preisler, Y., Gast, A., Arneth, A., & Ruehr, N.K. 2020. Hot drought reduces the effects of elevated CO2 on tree water-use efficiency and carbon metabolism. *New Phytologist* 226: 1607–1621.

Bittencourt, P.R.L., Pereira, L., & Oliveira, R.S. 2016. On xylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety–efficiency tradeoff. *New Phytologist* 211: 1152–1155.

Blanchard, G., Munoz, F., Ibanez, T., Hequet, V., Vandrot, H., Girardi, J., & Birnbaum, P. 2019. Regional rainfall and local topography jointly drive tree community assembly in lowland tropical forests of New Caledonia (L. Duarte, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 30: 845–856.

Brando, P.M., Paolucci, L., Ummenhofer, C.C., Ordway, E.M., Hartmann, H., Cattau, M.E., Rattis, L., Medjibe, V., Coe, M.T., & Balch, J. 2019. Droughts, Wildfires, and Forest Carbon

Cycling: A Pantropical Synthesis. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 47: 555–581.

Brodribb, T.J. 2009. Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* 177: 245–251.

Burnham, K.P., & Anderson, D.R. 2002. *A practical information-theoretic approach*. Springer, New York.

Cao, K.F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Canadian Journal of Botany* 78: 1245–1253.

Chartzoulakis, K., Bosabalidis, A., Patakas, A., & Vemmos, S. 2000. Effects of water stress on water relations, gas exchange and leaf structure of olive tree. *Acta Horticulturae* 537: 241–247.

Durand, M., Brendel, O., Buré, C., & Le Thiec, D. 2019. Altered stomatal dynamics induced by changes in irradiance and vapour-pressure deficit under drought: impacts on the whole plant transpiration efficiency of poplar genotypes. *New Phytologist*.

Esquivel-Muelbert, A., Baker, T.R., Dexter, K.G., Lewis, S.L., Brienen, R.J.W., Feldpausch, T.R., Lloyd, J., Monteagudo-Mendoza, A., Arroyo, L., Álvarez-Dávila, E., Higuchi, N., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Silveira, M., Vilanova, E., Gloor, E., Malhi, Y., Chave, J., Barlow, J., Bonal, D., Davila Cardozo, N., Erwin, T., Fauset, S., Hérault, B., Laurance, S., Poorter, L., Qie, L., Stahl, C., Sullivan, M.J.P., ter Steege, H., Vos, V.A., Zuidema, P.A., Almeida, E., Almeida de Oliveira, E., Andrade, A., Vieira, S.A., Aragão, L., Araujo-Murakami, A., Arets, E., Aymard C, G.A., Baraloto, C., Camargo, P.B., Barroso, J.G., Bongers, F., Boot, R., Camargo, J.L., Castro, W., Chama Moscoso, V., Comiskey, J., Cornejo Valverde, F., Lola da Costa, A.C., del Aguila Pasquel, J., Di Fiore, A., Fernanda Duque, L., Elias, F., Engel, J., Flores Llampazo, G., Galbraith, D., Herrera Fernández, R., Honorio Coronado, E., Hubau, W., Jimenez-Rojas, E., Lima, A.J.N., Umetsu, R.K., Laurance, W., Lopez-Gonzalez, G., Lovejoy, T., Aurelio Melo Cruz, O., Morandi, P.S., Neill, D., Núñez Vargas, P., Pallqui Camacho, N.C., Parada Gutierrez, A., Pardo, G., Peacock, J., Peña-Claros, M., Peñuela-Mora, M.C., Petronelli, P., Pickavance, G.C., Pitman, N., Prieto, A., Quesada, C., Ramírez-Angulo, H., Réjou-Méchain, M., Restrepo Correa, Z., Roopsind, A., Rudas, A., Salomão, R., Silva, N., Silva Espejo, J., Singh, J., Stropp, J., Terborgh, J., Thomas, R., Toledo, M., Torres-Lezama, A., Valenzuela Gamarra, L., van de Meer, P.J., van der Heijden, G., van der Hout, P., Vasquez Martinez, R., Vela, C., Vieira, I.C.G., & Phillips, O.L. 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. Global Change Biology 25: 39–56.

Fahn, A., & Cutler, D.F. 1992. Xerophytes. G. Borntraeger.

Falcão, H.M., Medeiros, C.D., Silva, B.L.R., Sampaio, E.V.S.B., Almeida-Cortez, J.S., & Santos, M.G. 2015. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with Poincianella pyramidalis. *Forest Ecology and Management* 340: 62–69.

Fidalgo, O., & Bonini, V.L.R. 1989. *Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico*. Secretaria do Meio Ambiente.

Fortunel, C., Stahl, C., Heuret, P., Nicolini, E., & Baraloto, C. 2020. Disentangling the effects of environment and ontogeny on tree functional dimensions for congeneric species in tropical forests. *New Phytologist* 226: 385–395.

Franklin, G.L. 1945. Preparation of Thin Sections of Synthetic Resins and Wood-Resin Composites, and a New Macerating Method for Wood. *Nature* 155: 51–51.

Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D., & McCulloh, K.A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457–461.

Harrell Jr, F.E. 2019. rms: Regression Modeling Strategies.

He, N., Liu, C., Tian, M., Li, M., Yang, H., Yu, G., Guo, D., Smith, M.D., Yu, Q., & Hou, J. 2018. Variation in leaf anatomical traits from tropical to cold-temperate forests and linkage to ecosystem functions (S. Niu, Ed.). *Functional Ecology* 32: 10–19.

IBGE, P.R. 1982. *Fitogeografia brasileira*: classificação fisionômico - ecológica da vegetação neotropical (L. Góes Filho & H. P. Veloso, Eds.). Ministério das Minas e Energia, Salvador.

Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., Pratt, R.B., Paddock, W.A., & Davis, S.D. 2005. Do Xylem Fibers Affect Vessel Cavitation Resistance? *Plant Physiology* 139: 546–556.

Janssen, T., Fleischer, K., Luyssaert, S., Naudts, K., & Dolman, H. 2020. Drought resistance increases from the individual to the ecosystem level in highly diverse neotropical rain forest: a meta-analysis of leaf, tree and ecosystem responses to drought. *Biogeosciences Discussions*. doi: 10.5194/bg-2019-497

Jupa, R., Plavcová, L., Flamiková, B., & Gloser, V. 2016. Effects of limited water availability on xylem transport in liana Humulus lupulus L. *Environmental and Experimental Botany* 130: 22–32.

Kassambara, A., & Mundt, F. 2017. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses.

Klein, T., Zeppel, M.J.B., Anderegg, W.R.L., Bloemen, J., De Kauwe, M.G., Hudson, P.,
Ruehr, N.K., Powell, T.L., von Arx, G., & Nardini, A. 2018. Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecological Research* 33: 839–855.

Kraus, J.E., de Sousa, H.C., Rezende, M.H., Castro, N.M., Vecchi, C., & Luque, R. 1998. Astra Blue and Basic Fuchsin Double Staining of Plant Materials. *Biotechnic & Histochemistry* 73: 235–243.

Landsberg, J., Waring, R., & Ryan, M. 2017. Water relations in tree physiology: where to from here? *Tree Physiology* 37: 18–32.

Le, S., Josse, J., Husson, F., Lê, S., Josse, J., Husson, F., Lê, S., Josse, J., & Husson, F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 025: 1–18.

Levine, N.M., Zhang, K., Longo, M., Baccini, A., Phillips, O.L., Lewis, S.L., Alvarez-Dávila, E., De Andrade, A.C.S., Brienen, R.J.W., Erwin, T.L., Feldpausch, T.R., Mendoza, A.L.M., Vargas, P.N., Prieto, A., Silva-Espejo, J.E., Malhi, Y., & Moorcroft, P.R. 2016. Ecosystem heterogeneity determines the ecological resilience of the Amazon to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113: 793–797.

Li, L., McCormack, M.L., Ma, C., Kong, D., Zhang, Q., Chen, X., Zeng, H., Niinemets, Ü., & Guo, D. 2015. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests (J. Peñuelas, Ed.). *Ecology Letters* 18: 899–906.

Lüdecke, D. 2020. sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science.

Maréchaux, I., Saint-André, L., Bartlett, M.K., Sack, L., & Chave, J. 2020. Leaf drought tolerance cannot be inferred from classic leaf traits in a tropical rainforest (P. Mariotte, Ed.). *Journal of Ecology* 108: 1030–1045.

Oliveira, R.S., Costa, F.R.C., van Baalen, E., de Jonge, A., Bittencourt, P.R., Almanza, Y., Barros, F. de V., Cordoba, E.C., Fagundes, M. V., Garcia, S., Guimaraes, Z.T.T.M., Hertel, M., Schietti, J., Rodrigues-Souza, J., & Poorter, L. 2018. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.15463

Paiva, J.G.A. de, Fank-de-carvalho, S. uzane M., Magalhães, M.P., & Graciano-Ribeiro, D. 2006. Verniz vitral incolor 500â: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica* 20: 257–264.

Pérez-Ramos, I.M., Matías, L., Gómez-Aparicio, L., & Godoy, Ó. 2019. Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. Nature Communications 10: 2555.

Pireda, S., da Silva Oliveira, D., Borges, N.L., do Amaral Ferreira, G., Barroso, L.M., Simioni, P., Vitória, A.P., & Da Cunha, M. 2019. Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. *Environmental and Experimental Botany* 164: 190–202.

Pivovaroff, A.L., Pasquini, S.C., De Guzman, M.E., Alstad, K.P., Stemke, J.S., & Santiago,L.S. 2016. Multiple strategies for drought survival among woody plant species (K. Field,Ed.). *Functional Ecology* 30: 517–526.

Polle, A., Chen, S.L., Eckert, C., & Harfouche, A. 2019. Engineering drought resistance in forest trees. *Frontiers in Plant Science* 9: 1875.

Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.-C.C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z., & Sass-Klaassen, U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481–492.

Powers, J.S., Vargas-G, G., Brodribb, T.J., Schwartz, N.B., Perez-Aviles, D., Smith-Martin, C.M., Becknell, J.M., Aureli, F., Blanco, R., Calderón-Morales, E., Calvo-Alvarado, J.C., Calvo-Obando, A.J., Chavarría, M.M., Carvajal-Vanegas, D., Dionisio Jiménez-Rodríguez, C., Murillo Chacon, E., Schaffner, C.M., Werden, L.K., Xu, X., & Medvigy, D. 2020. A catastrophic tropical drought kills hydraulically vulnerable tree species. *Global Change Biology*. doi: 10.1111/gcb.15037

R Core Team. 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing.

Roeser, K.R. 1972. Die nadel der schwarzkiefer-massenprodukt und kunstwerk der natur. *Mikrokosmos* 61: 33–36.

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: 605–612.

Santiago, L.S., De Guzman, M.E., Baraloto, C., Vogenberg, J.E., Brodie, M., Hérault, B., Fortunel, C., & Bonal, D. 2018. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. *New Phytologist* 218: 1015–1024.

Schneider, C.A., Rasband, W.S., & Eliceiri, K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9: 671–675.

Silvertown, J., Araya, Y., & Gowing, D. 2015. Hydrological niches in terrestrial plant communities: A review. *Journal of Ecology* 103: 93–108.

Simioni, P.F., Eisenlohr, P. V., Pessoa, M.J.G., & Silva, I.V. da. 2017. Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: Do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? *Flora* 226: 38–46.

Smith, F.H., & Smith, E.C. 1942. Anatomy of the inferior ovary of Darbya. *American Journal of Botany* 29: 464–471.

Sperry, J.S., Hacke, U.G., & Wheeler, J.K. 2005. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant, Cell and Environment* 28: 456–465.

Turner, I.M. 1994. Sclerophylly: Primarily Protective? Functional Ecology 8: 669.

Väänänen, P.J., Osem, Y., Cohen, S., & Grünzweig, J.M. 2020. Differential drought resistance strategies of co-existing woodland species enduring the long rainless Eastern Mediterranean summer. *Tree Physiology* 40: 305–320.

Wickham, H. 2018. scales: Scale Functions for Visualization.

Ziegler, C., Coste, S., Stahl, C., Delzon, S., Levionnois, S., Cazal, J., Cochard, H., Esquivel-Muelbert, A., Goret, J.Y., Heuret, P., Jaouen, G., Santiago, L.S., & Bonal, D. 2019. Large hydraulic safety margins protect Neotropical canopy rainforest tree species against hydraulic failure during drought. *Annals of Forest Science* 76: 1–18.

São coautores deste paper: Ben Hur Marimon Junior, Ivone Vieira da Silva, Oliver Phillips, Beatriz Schwantes Marimon

7. APÊNDICES

Apêndice 1

Descrição dos métodos para a coleta dos dados climáticos

Obtivemos dados climáticos de 2005 à 2017 através da plataforma Google Earth Engine (https://code.earthengine.google.com/) e selecionamos os dados da década 2006-2015 excluindo o ano de 2010 devido a elevada anomalia climática (Stropp et al., 2017); os dados de *precipitação mensal* foram coletados junto da Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM) – 3B43 disponíveis em <u>https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets/TRMM_3B43_7/summary</u>. Além disso, obtivemos a partir de dados de grade de 1 × 1 km² taxas mensais de *evapotranspiração* a partir do MODIS Global Evapotranspiration Project – MOD16 disponíveis em <u>http://ntsg.umt.edu/</u>e de *espessura equivalente da água* (desvios de massa em termos de extensão vertical da água em centímetros) coletadas pelos satélites da Gravity Recovery and Climate Experiment (GRACE) disponíveis em <u>http://grace.jpl.nasa.gov/data/getdata/monthly-mass-grids-land/</u>.

A partir da triagem dos dados identificamos meses com grande variação da precipitação e da evapotranspiração entre os anos para as áreas; com base em Alvares et al. (2013) delimitamos o período seco da região entre junho-setembro e, com base em uma maior regularidade de chuvas mensais, delimitamos o período chuvoso entre os meses de novembro-março. Essa delimitação foi importante para identificar varições reais na sazonalidade e intensidade da sazonalidade para cada um dos sítios de coleta. Com estes meses definidos, realizamos os cálculos das variáveis preditoras na tabela 1.

Índice de Sazonalidade (IS) – calculamos as médias de cada período (seco e chuvoso) por ano em seguida dividimos as médias do período chuvoso pela média do período seco:

$$IS = \frac{\sum_{nov:mar} \overline{m}}{\sum_{jun:set} \overline{m}}$$

Obtendo o IS por ano calculamos a média de cada sítio para a década.

Déficit Hídrico Climatológico Máximo (MCWD) – seguindo dados da literatura de que florestas tropicais úmidas apresentam evapotranspiração mensal de aproximadamente 100 milímetros (Aragão et al., 2007; Caioni et al., 2019), adotamos esse valor para todos os meses em que as leituras de satélite nos forneceram valores inferiores. Calculamos então o déficit hídrico mensal (CWD) através de:

$CWD_{mensal} = Pluvi_{mensal} - EVP_{mensal}$

Depois filtramos o valor mais negativo para o ano e o definimos como seu MCWD,

em seguida calculamos a média para a década para cada sítio. Se a precipitação mensal sobre o sítio no mês for superior a 100, seu déficit hídrico é definido como zero.

Referências

Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., De Moraes Gonçalves, J.L., & Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–728.

Aragão, L.E.O.C.C., Malhi, Y., Roman-Cuesta, R.M., Saatchi, S., Anderson, L.O., & Shimabukuro, Y.E. 2007. Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. *Geophysical Research Letters* 34: 1–5.

Caioni, C., Silvério, D.V., Macedo, M.N., Coe, M.T., & Brando, P.M. 2020. Droughts amplify differences between the energy balance components of Amazon forests and croplands. *Remote Sensing* 12: 525.

Stropp, J., dos Santos, I.M., Correia, R.A., dos Santos, J.G., Silva, T.L.P., dos Santos, J.W., Ladle, R.J., & Malhado, A.C.M. 2017. Drier climate shifts leaf morphology in Amazonian trees. *Oecologia* 185: 525–531.

Apêndice 2

Tabela A1. Coeficientes de correlação de Pearson para relações lineares entre variáveis preditoras e variáveis resposta numéricas utilizadas nas análises multivariadas desse estudo.

	IS	MCWD	EVPminS	ASminS	EVPC	EAD	EAB	PP	PL	PP/PL	FNC	ТЕ	DE	AV	DV	Kh	CF	EF	PF	LF
Pluvi	-0,7	-0,16	-0,04	-0,88	-0,22	-0,06	0,36	-0,11	0,01	-0,1	0,09	0,18	-0,05	-0,1	0,09	-0,05	0,06	-0,16	-0,19	-0,03
IS		-0,24	0,22	0,45	-0,13	0,16	-0,34	0,03	0,04	0,03	-0,09	-0,35	-0,05	0,03	-0,13	-0,06	-0,12	0,09	0,15	-0,01
MCWD			-0,83	0,44	0,68	-0,23	-0,03	0,23	-0,16	0,27	0,09	0,23	0,12	0,08	-0,14	0,02	0,04	0,06	0,02	0,05
EVPminS				-0,19	-0,56	0,26	0,06	-0,04	0,14	-0,11	-0,05	-0,18	-0,06	-0,13	0,2	-0,07	-0,05	-0,07	0,01	-0,09
ASminS					0,5	-0,1	-0,31	0,13	-0,12	0,2	-0,03	-0,11	0,13	0,09	-0,1	0,04	-0,1	0,06	0,08	0
EVPC						-0,27	-0,12	0,18	-0,26	0,3	0,03	-0,08	0,05	0	-0,02	0,03	-0,11	-0,17	-0,21	-0,03
EAD							0,24	0,22	0,29	-0,06	0,01	0,02	-0,13	-0,01	-0,03	-0,05	0,11	0,23	0,17	0,12
EAB								0,18	0,24	-0,08	0,08	0,26	-0,26	-0,04	0,04	0,02	0,16	0,02	0,07	-0,02
PP								1	0,07	0,59	0,02	0,14	-0,02	-0,05	0,02	-0,04	-0,03	0,08	0,02	0,07
PL										-0,68	-0,04	0,22	-0,24	-0,05	0,01	-0,07	0,19	0,18	0,23	0,03
PP/PL											0,05	-0,05	0,16	0	0,02	0,03	-0,16	-0,04	-0,11	0,03
FNC												0,04	0,04	0,02	0,02	0,01	0,04	-0,03	-0,01	-0,02
TE													-0,21	-0,03	0	-0,03	0,16	0,16	0,11	0,1
DE														0,03	0,01	0,04	-0,19	-0,1	-0,12	-0,03
AV															-0,44	0,72	0,04	0,08	0,03	0,05
DV																0,07	-0,07	-0,08	0	-0,06
Kh																	0,01	-0,01	-0,02	0
CF																		0,25	0,25	0,08
EF																			0,4	0,78
PF																				-0,25

Valores em negrito ($\geq |0,7|$) indicam correlação forte. Consulte a Tabela 2 para definições de abreviações.