

VÍTOR HUGO MELO DE ALMEIDA

Características foliares associadas à resistência à seca em um gradiente de perturbação antrópica na Mata Atlântica-SP

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

SÃO PAULO

2017

VÍTOR HUGO MELO DE ALMEIDA

Características foliares associadas à resistência à seca em um gradiente de perturbação
antrópica na Mata Atlântica-SP

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da
Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos
exigidos para a obtenção do título de MESTRE em
BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na
Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises
Ambientais.

ORIENTADOR: DR. MARCOS PEREIRA MARINHO AIDAR

SÃO PAULO

2017

Almeida, Vitor Hugo Melo de

A447c Características foliares associadas à resistência à seca em um gradiente de perturbação antrópica na Mata Atlântica, SP/Vitor Hugo Melo de Almeida – São Paulo, 2017.

86p. il.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2017.

Bibliografia.

1. Relações hídricas foliares. 2. Características funcionais. 3. Mata Atlântica.

I. Título.

CDU: 581.526.422.2

*À Bete e Gabi,
Mesmo que elas não entendam muito bem sobre*

“Existe uma teoria que diz que, se um dia alguém descobrir exatamente para que serve o Universo e por que ele está aqui, ele desaparecerá instantaneamente e será substituído por algo ainda mais estranho e inexplicável.

Existe uma segunda teoria que diz que isso já aconteceu.”

Douglas Adams, O Guia do Mochileiro das Galáxias

Agradecimentos

À CAPES pela concessão da bolsa de Mestrado por 2 meses, em especial à Fundação de Amparo e Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo tempo restante de bolsa e pela reserva técnica, sem a qual não seria possível realizar esse trabalho.

Agradeço ao Projeto Temático ECOFOR (FAPESP), do qual este está inserido, e ao PELD (CAPES), pelo apoio logístico, pelos recursos, pela oportunidade de conhecer e interagir com outros eixos de pesquisa alinhados à Biodiversidade e Mata Atlântica.

Agradeço ao Instituto de Botânica (IBt), em especial o Núcleo de Fisiologia e Bioquímica, pela infraestrutura e espaço de convivência, do qual faço parte desde minha primeira iniciação científica e onde pude amadurecer pessoal e cientificamente.

Ao meu orientador, Dr. Marcos Aidar, que me deu mais essa oportunidade, onde pude amadurecer – no âmbito profissional e acadêmico - que me apoiou a tentar a bolsa FAPESP, que deu condições a mim e a meus colegas de terem recursos para trabalhar no campo e desenvolvermos nossos projetos.

Ao Dr. Mauro Marabesi (Maraba), por todos os ensinamentos e discussões, que foram desde Ecofisiologia de árvores e Estatística Multivariada até músicas cafonas, e a quem devo grande parte da minha formação científica.

Aos amigos e também colegas de campo, de trabalho, de perrengue, de frustrações e conquistas: Cabelo, Deroila, Heloisa, Josiane, Leonardo, Lucas, Maraba e Nidia. Obrigado pela ajuda, pelo apoio, por me ouvir, por me ajudar nas coletas de campo e pelas piadas repetitivas (em especial as ruins). Também agradeço ao Renato (Pezão), pelo transporte de todos os campos, pela imensa experiência de trabalho de campo, apoio logístico e risadas.

A todos os amigos e colegas do IBt, em especial Débora, Giovanna, Gisele, Tio, Vanessa, Ricardo, Rick, Higor, Verinha, Michele, Lais e Diego (obrigado pela paginação!). Tudo ficou mais leve tendo vocês do meu lado, mesmo que nem sempre fisicamente.

Ao Núcleo Santa Virgínia (NSV), lugar especial demais, onde tive a satisfação de fazer os campos e conhecer esse reduto tão importante e belo da nossa Mata Atlântica. Aos funcionários do NSV, sempre amigos e dispostos a ajudar e, em especial ao Vagner, que coletou praticamente todos nossos ramos, tendo sido indispensável para meu projeto.

Agradeço, por fim, a minha família (Bete e Gabi), que são o alicerce, o apoio, com quem divido meus sonhos e minhas falhas, e quando não há nenhum dos dois também. Eu nunca teria chego aqui se não fosse vocês.

RESUMO

A exuberante Mata Atlântica possui uma das maiores biodiversidades do mundo, onde vive mais da metade da população brasileira, e uma das florestas tropicais mais ameaçadas do mundo. Isso se deve, sobretudo, à conversão de florestas em terras agrícolas e pastagem, levando a intensa fragmentação de florestas que, entre outros efeitos, altera sua composição de espécies e funcionamento. Assim, esse cenário representa um laboratório natural de investigação das consequências do uso da terra na estrutura e função de florestas modificadas pelo homem, em múltiplas escalas ecológicas. As estratégias de uso de recursos ao longo de gradientes ambientais são componentes fundamentais no estabelecimento das florestas em diferentes níveis de perturbação. Nesse contexto, uma abordagem de características funcionais - preditiva e com poder de generalidade – que relacione o papel da estrutura foliar com resistência à seca - pode ajudar a compreender as estratégias das espécies ligadas a diferentes níveis de perturbação. Dessa forma, foi testado se (1) resistência à seca – i.e., menor ponto de perda de turgor (ψ_{ppt}), alto módulo de elasticidade (ϵ) e potencial osmótico na hidratação máxima (π_0) estão ligadas a alto investimento estrutural – alta massa foliar específica (MFE) e densidade foliar (DF), e se a espessura foliar (EF) reflete uma alta capacitância foliar no turgor máximo (C_{TM}); (2) se fragmentos apresentam uma composição funcional de maior resistência à seca dessas características, e portanto apresentam diferentes estratégias do uso da água, na escala das espécies e comunidades. Foram amostradas espécies que compõem 70% da área basal de florestas contínuas (madura, FS e secundária, FS), na região do Parque Estadual Serra do Mar, e fragmentos de florestas distribuídos ao longo do transecto São Luis do Paraitinga-Taubaté. A ligação funcional entre estrutura e hidráulica foliar foi parcialmente confirmada pela correlação significativa entre ψ_{ppt} e DF, diferentemente do esperado para C_{TM} e EF. Entre as características hidráulicas, alta elasticidade foi associada com alto

estoque de água, mas baixa resistência à seca. Os resultados refletiram potenciais duas estratégias do uso da água: uma associada a resistência, e outra voltada para evitação à seca. Na escala das espécies, essas estratégias são independentes do eixo de escleromorfismo (definido pela DF), que foi mais eficiente em distinguir florestas contínuas de fragmentos. Na escala da comunidade, não houve dominância de nenhum tipo funcional contrastante na FM em relação ao uso da água. Nos fragmentos, houve uma separação entre resistência e evitação à seca – sendo o último possivelmente explicado pelo estágio sucessional inicial, com dominância de alta capacitância, baixa MFE, potencialmente mais vulneráveis a períodos de secas anormalmente maiores. Há uma aparente similaridade em relação ao uso da água entre floresta madura e fragmentos diversos, e entre floresta secundária e fragmentos com alta dominância. Por fim, estudos que enderecem a resposta ecofisiológica, em especial sob a ótica da hidráulica foliar e seus determinantes, em um contexto de uso da terra, são essenciais para o desenvolvimento de ferramentas para conservação das florestas tropicais, como a Mata Atlântica.

Palavras-chave: relações hídricas foliares; características funcionais; Mata Atlântica; fragmentação.

ABSTRACT

The luxurious Atlantic Forest has one of the world's largest biodiversity, where lives more than half of the Brazilian's population. Also, it is one of the most threatened tropical forests. This is mainly due to forest conversion into crop and pasture, leading to an intense forest fragmentation, which, among other effects, changes their species composition and functioning. Thus, this scenario represents a natural laboratory for investigating the consequences of land use on the structure and function of human-modified tropical forest on multiple ecological scales. The resource strategies along environmental gradients are fundamental components in forest establishment at different disturbance levels. In this context, a functional trait, predictive and general, approach, relating the role of leaf structure with drought tolerance can improve understanding on species strategies associated with different disturbance levels. Thus, it was tested if (1) drought resistance – i.e., lower turgor loss point (ψ_{ppt}), high elasticity modulus (ϵ) and osmotic potential at full turgor (π_0) are linked with high leaf mass area (LMA) and leaf density (LD), and if leaf thickness (LT) reflects a high leaf capacitance at full turgor (C_{FT}); (2) if the fragments have a functional trait composition of greater drought tolerance, and also show different water use strategies, in species and community scales. Species that make up 70% of basal area in continuous (old-growth and secondary, Serra do Mar State Park) and fragmented forests along São Luis do Paraitinga-Taubaté transect were sampled. A functional link between leaf structure and hydraulics was partially confirmed by a significant correlation between ψ_{ppt} and LD, differently from that expected for C_{TM} and LT. Among the hydraulic traits, high elasticity was associated with high water storage, but low drought tolerance. The results reflected potential two water use strategies: one association with tolerance, and another one related to drought survival. In the species scale, these strategies are independent of the scleromorphism axis (defined by LD), which was more efficient in

distinguish continuous forest to fragmentes. At the community scale, there was no dominance of any contrasting functional type in old-growth forest, related to water use. In the fragments, there was a separation between drought tolerance and drought survival - the latter being possibly explained by the initial successional stage, with high capacitance dominance and low LMA, potentially more vulnerable to periods of abnormally greater dry period. There is an apparent similarity related to water use between old-growth forest and diverse fragments, and secondary forest and fragments with high dominance. Finally, studies addressing the ecophysiological response, especially from the leaf hydraulics and their determinants, in a land-use context, are essential for the development of tools for tropical forest, such as the Atlantic Forest.

Key words: leaf water relations; functional traits; Atlantic Forest; fragmentation.

LISTA DE ABREVIACÕES

ABT – Área basal total

ACP – Análise de componentes principais

C_{TM} – Capacitância foliar no turgor máximo

CO₂ – Dióxido de carbono

CP – Componente principal (1 ou 2)

CRA – Conteúdo relativo de água

CRA_{PPT} – Conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgor

CWM – Média ponderada para comunidade (do inglês, *community weighted mean*)

DF – Densidade foliar

EEF – Espectro da economia foliar

EF – Espessura foliar

FM – Floresta Madura

FS – Floresta Secundária

FODM – Floresta Ombrófila Densa Montana

K_f – Condutividade hidráulica foliar

MFE – Massa foliar específica

N70 – Número de espécies que compõem 70% da área basal

PESM – Parque Estadual Serra do Mar

PV – (curva) Pressão-Volume

Ψ_h – Potencial hídrico foliar

Ψ_p – Potencial de pressão

Ψ_{ppt} – Ponto de perda de turgor foliar

π₀ – Potencial osmótico na hidratação máxima

ε – Módulo de elasticidade foliar

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Distribuição espacial do domínio Mata Atlântica (a), as principais fisionomias das vegetações que o compõem (b) e a cobertura de floresta restante (Ribeiro *et al.*, 2009), representadas em células de 256 ha (c). Abreviações dos estados brasileiros em (b): MA, Maranhão; PI, Piauí; CE, Ceará; RN, Rio Grande do Norte; PB, Paraíba; PE, Pernambuco; AL, Alagoas; SE, Sergipe; BA, Bahia; GO, Goiás; DF, Distrito Federal; MG, Minas Gerais; ES, Espírito Santo; RJ, Rio de Janeiro; SP, São Paulo; MS, Mato Grosso do Sul; PR, Paraná; SC, Santa Catarina; RS, Rio Grande do Sul. Adaptado de Joly *et al.* (2014).....19
- Figura 2.** Localização da área de trabalho no nordeste do Estado de São Paulo e o transecto ECOFOR (Joly 2013). Áreas de floresta contínua estão localizadas no Parque Estadual Serra do Mar (PESM), na extrema direita do transecto (Floresta) e áreas de fragmentos florestais se distribuem ao longo do Vale do Paraíba (especificamente, da região de São Luis do Paraitinga até Taubaté).....33
- Figura 3.** Flutuações anuais do balanço hídrico no estado de São Paulo. Caixa preta representa o contínuo climático que vai do PESH (azul escuro, área sem período seco com excedentes de chuvas ao longo do ano) até as proximidades de Taubaté (amarelo, área com período crítico associada a maior sazonalidade). Adaptado de Monteiro (1971).
.....34
- Figura 4.** Média da precipitação (mm) e temperatura ($^{\circ}\text{C}$) mensal para os municípios da região de estudo: PESH (Ubatuba/São Luis do Paraitinga) e fragmentos (distribuídos ao longo de São Luis do Paraitinga, Lagoinha e Taubaté). Dados em relação à média para 15 anos (XXX, 2015).....35

Figura 5. Temperatura média e precipitação média mensal no Núcleo Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, município de São Luis do Paraitinga (Joly <i>et al.</i> , 2012). Dados em relação à média para 5 anos (Joly <i>et al.</i> , 2012).....	36
Figura 6. Parcelas do Projeto ECOFOR, indicando as parcelas selecionadas de florestas madura e secundária (FM e FS. 1 ha cada) no Núcleo Santa Virginia (PESM) e parcelas dos fragmentos (1-5; subdivididos em borda e interior, 0,25 ha cada) distribuídos ao longo do Vale do Paraíba, São Paulo.....	38
Figura 7. Curva Pressão-Volume hipotética ilustrando a relação entre os parâmetros abordados ponto de perda de turgor, conteúdo relativo de água correspondente (fração de água simplástica) e potencial osmótico no turgor (ou hidratação) máximo. Adaptado de Lenz et al., 2006.....	41
Figura 8. Modelo linear significativo ($F(1,109)=84$, $p < 0,001$) entre a variável dependente Capacitância foliar no turgor máximo (C_{TM} , $\text{mol m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$), transformado em $\log_{10}$, e o efeito fixo Módulo de elasticidade (ϵ , MPa), transformado a 0,34 potência.....	55
Figura 9. Interpretação das relações e correlações (observadas na Tabela 6) entre as características funcionais. Sinais representam correlações significativas encontradas: + correlação positiva; - correlação negativa. Triângulo indica uma ligação forte entre resistência à seca e baixa elasticidade. Sob déficit hídrico (representado por queda no potencial hídrico do solo (ψ_{solo}), a principal resposta da planta é diminuir seu π_0 , que garante um menor ψ_{ppt} , mantendo sua funcionalidade sob potencial hídrico mais negativos. Esse mecanismo tende a perda da quantidade de água na folha, que pode ser perigoso abaixo de certos níveis. Essa perda é minimizada por um alto ϵ e CRA_{PPT} (Hipótese da conservação de Água Celular), associados a paredes mais espessas, com	

maior quantidade de lignina e menor *shrinkage* (Scoffoni *et al.*, 2013). Alternativamente, a quantidade de água pode ser despendida se a folha tem uma alta capacidade de estocar/fornecer água (no turgor máximo) de seus tecidos para a corrente de transpiração (alto C_{TM} , baixo CRA_{PPT}), que tampona flutuações no potencial hídrico e atrasa seus efeitos nocivos.....57

Figura 10. Ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais, relacionadas à estrutura e hidráulica foliar, ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que somam 70,9 % da variabilidade dos dados. Círculos pretos, espécies de fragmentos; círculos brancos, espécies de floresta secundária (FS); triângulos, espécies de floresta madura (FM). A abreviação das características corresponde à Tabela 2.....58

Figura 11. Ordenação das comunidades no espaço das características funcionais (escalonadas para comunidade, em negrito), ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que explicam 76,3 % da variabilidade dos dados. Círculos pretos, comunidades de fragmentos (b, borda; i, interior); círculo branco, floresta secundária (FS); triângulo, floresta madura (FM). A abreviação das características corresponde à Tabela 2.....61

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. . Informações sobre as parcelas de estudo e abreviaturas adotadas. ABT, área basal total ($DAP \geq 10$ cm). N70, número de espécies que compõem 70% da área basal total. Levantamento de florística e fitosociologia: FM (Joly <i>et al</i> , 2012); FS (Marchiori <i>et al.</i> , 2015) e fragmentos (Gomes & Rochelle, dados não publicados).....	39
Tabela 2. Características funcionais, abreviação, unidades e transformações adotadas tanto para distribuição dos dados por espécie, quanto para média ponderada para comunidade.....	43
Tabela 3. Relação das funções utilizadas no software livre R para cada tipo de análise e suas referências.....	45
Tabela 4. Média, desvio padrão (DP) e amplitude do ponto de perda de turgor nos diferentes tipos de parcela e comparação com a literatura. * dados da floresta amazônica durante o período mais seco (Setembro); ** dados compilados para florestas tropicais úmidas durante o período chuvoso. As comparações com as duas referências são significantes (teste t, $p < 0,001$).....	48
Tabela 5. Média e Desvio padrão (DP) das características das espécies para todas as parcelas estudadas. Abreviatura das características segue como na Tabela 2. Letras diferentes indicam grupos significativos para teste <i>post hoc</i> Tukey ($p < 0,05$).....	45
Tabela 6. Coeficientes de correlação de Person (r_p) entre as características funcionais das espécies. * $p < 0,01$; ** $p < 0,001$. Correlações não significativas foram omitidas (-). EF, espessura foliar; MFE, massa foliar específica; DF, densidade foliar; ψ_{ppt} , ponto de perda de turgor; π_0 , potencial osmótico no turgor máximo; ϵ , módulo de elasticidade; C_{TM} , capacitância no turgor máximo; CRA_{PPT} , conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgor.....	51

SUMÁRIO

RESUMO.....	VII
ABSTRACT	IX
Lista de Abreviações.....	XI
Lista de Figuras.....	XII
Lista de Tabelas.....	XV
1. Introdução	18
1.1. Florestas tropicais e a Mata Atlântica.....	18
1.2. Fragmentação de paisagens.....	21
1.3. Características funcionais em um cenário de mudanças.....	23
<i>a. A relevância das características funcionais.....</i>	<i>23</i>
<i>b. O espectro da economia foliar.....</i>	<i>24</i>
<i>c. Mudanças ambientais e o papel da água.....</i>	<i>25</i>
1.4. Relações Hídricas foliares.....	26
2. Objetivos e Hipóteses.....	30
2.1. Objetivos Gerais.....	30
2.2. Objetivos Específicos.....	30
2.3. Objetivos do Projeto Temático.....	31
3. Material e Métodos.....	32
3.1. Áreas estudadas.....	32
<i>a. Áreas contínuas.....</i>	<i>35</i>
<i>b. Fragmentos florestais.....</i>	<i>37</i>
3.2. Seleção e coleta dos indivíduos.....	39
3.3. Determinação das características funcionais.....	40
<i>a. Parâmetros obtidos das curvas Pressão-Volume (PV).....</i>	<i>40</i>
<i>b. Características estruturais.....</i>	<i>42</i>
3.4. Análise dos dados.....	42
4. Resultados e Discussão.....	46
4.1. Amplitude dos dados.....	46
4.2. Características funcionais das espécies.....	48

<i>a. Análise de Variância entre tipos de parcela.....</i>	46
<i>b. Correlações e Regressão.....</i>	51
<i>c. Análise de Componentes Principais.....</i>	58
4.3. Características funcionais escalonadas para comunidade (CWM).....	60
<i>a. Análise de Componentes Principais das comunidades.....</i>	60
5. Considerações Finais.....	66
6. Referências Bibliográficas.....	69

1. Introdução

1.1. Florestas tropicais e a Mata Atlântica

Sobre solos inférteis, as florestas tropicais acomodam a maior produtividade e biodiversidade do planeta (Malhi, 2012) e, por meio das trocas de água, carbono e nutrientes ao longo do contínuo solo-planta-atmosfera (SPA), apresentam um papel essencial na regulação do clima e dos ciclos biogeoquímicos. Nos últimos cem anos, muitas das florestas tropicais do mundo vem sendo transformadas, gradativamente, em paisagens modificadas pelo homem. Esse cenário é uma das principais marcas do Antropoceno – época geológica que tem início na Revolução Industrial (sec. XIX) em que as atividades do homem começam a mudar substancialmente o funcionamento dos biomas terrestres (Steffen *et al*, 2011) - e está ligado a fatores chave como corte de madeira, mineiração, fragmentação das paisagens, expansão da agricultura e pasto (Malhi, 2014; para mais informações sobre Antropoceno, veja Anexo A). Muito frequente, esses fatores estão aliados à políticas de conservação ineficientes ou inexistentes: menos de 10% dos biomas de floresta tropical reside em áreas estritamente protegidas (Schmitt *et al*, 2009). Uma das grandes preocupações dessas modificações é a perda de habitat, que leva a perda de biodiversidade e, potencialmente, extinções em massa (Laurence *et al.*, 2012; Daisy & Wright, 2009).

No Brasil, a Mata Atlântica é uma grande representante do paradigma das florestas tropicais modificadas pelo homem. A segunda maior floresta do continente americano e mais antiga floresta brasileira, no passado chegou a cobrir cerca de 150 milhões de ha (Tabarelli *et al*, 2005), distribuídos ao longo de amplas faixas de longitude, latitude (3-30°) e altitude (Figura 1). Por conta dessa heterogeneidade ambiental, a Mata Atlântica possui uma diversidade de fisionomias, que incluem florestas perúmidas e decíduas

(Florestas Ombrófila e Semidecídua/Decídua, respectivamente), caracterizadas por um elevado grau de endemismo e alta diversidade de espécies por área, possivelmente maior que a floresta Amazônica (Joly *et al.*, 2014).

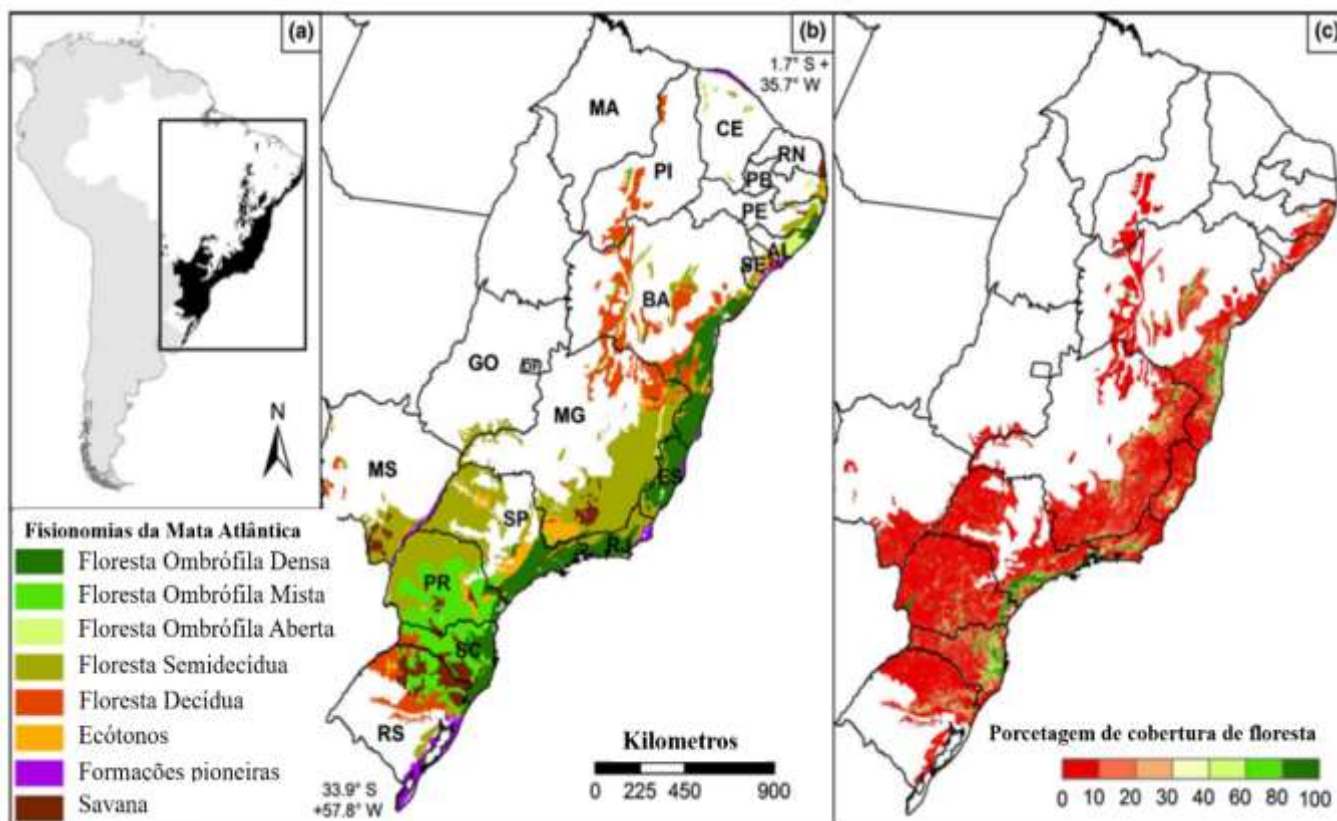


Figura 1. Distribuição espacial do domínio Mata Atlântica (a), as principais fisionomias das vegetações que o compõem (b) e a cobertura de floresta restante (Ribeiro *et al.*, 2009), representadas em células de 256 ha (c). Abreviações dos estados brasileiros em (b): MA, Maranhão; PI, Piauí; CE, Ceará; RN, Rio Grande do Norte; PB, Paraíba; PE, Pernambuco; AL, Alagoas; SE, Sergipe; BA, Bahia; GO, Goiás; DF, Distrito Federal; MG, Minas Gerais; ES, Espírito Santo; RJ, Rio de Janeiro; SP, São Paulo; MS, Mato Grosso do Sul; PR, Paraná; SC, Santa Catarina; RS, Rio Grande do Sul. Adaptado de Joly *et al.* (2014)

A alta riqueza de espécies, associada a alto endemismo e ínfima fração de cobertura original (de 8 a 16%, dependendo se fragmentos remanescentes e florestas secundárias estão incluídos), coloca a Mata Atlântica entre os cinco maiores *hotspots* mundiais de biodiversidade (Myers *et al.*, 2000), atribuindo-lhe enorme valor de conservação.

Assim, a apreciação da importância, não apenas biológica, mas também social e cultural da Mata Atlântica passa pelo seu histórico desmatamento, associado a importantes ciclos econômicos do país, como da cana de açúcar no Nordeste (sec. XVII), do café no Sudeste (sec. XVIII e XIX), do cacau na Bahia (séc. XIX e XX) e também pelas ocupações urbanas - onde vivem 70% da população brasileira - e sua expansão nas últimas décadas (Tabarelli *et al.* 2005). Como resultado, a MA é um mosaico heterogêneo de habitats modificados, composto por monoculturas de espécies exóticas, como as de *Pinus* e *Eucalyptus* (Fonseca *et al.* 2009); muitos fragmentos pequenos, com efeito de borda e níveis de perturbação variáveis (Ribeiro *et al.*, 2009); florestas secundárias formadas a partir da regeneração de terras agrícolas e pastos abandonados; e poucas áreas remanescentes de florestas mais desenvolvidas/maduras, que configuram habitats cruciais para conservação da biodiversidade (Joly *et al.* 2014).

Nesse sentido, a maior porção contínua preservada de Mata Atlântica do Brasil está localizada no Parque Estadual Serra do Mar (PESM), que possui 315 mil ha distribuídos ao longo da costa do estado de São Paulo. O PESM é composto pela fisionomia de Mata Atlântica denominada Floresta Ombrófila Densa (Joly *et al.*, 1999, Figura 1), subdividida de acordo com a topografia e diferenças na composição de espécies (Velooso *et al.*, 1991). As regiões serranas do PESM foram poupadas de degradação e perturbação por serem impróprias para práticas agrícolas (Joly *et al.*, 2012). Em

contraposição, terras com elevações mais baixas sofrem uma massiva conversão de florestas em terras agrícolas, pastos abandonados e áreas urbanas, o que resulta em < 10% da extensão original das florestas situadas a 200-800 metros acima do nível do mar (Tabarelli *et al.*, 2005). No todo, > 80% da área de remanescentes florestais possuem menor que 50 ha (Ribeiro *et al.*, 2009). Adicionalmente, este cenário ameaça importantes serviços ecossistêmicos, como o fornecimento de água para aproximadamente 75% da população brasileira (Joly *et al.*, 2014).

Assim, a Mata Atlântica, em especial as áreas de Floresta Ombrófila Densa remonta um cenário de floresta altamente diversa, tanto em riqueza de espécies, quanto diversidade funcional, com pequenas áreas preservadas e muitas outras altamente fragmentadas - sobretudo pelo uso da terra. Este laboratório natural pode ser objeto de pesquisas que endereçam como a estrutura e funcionamento da floresta – em diferentes escalas biológicas e espaciais – respondem a essas mudanças. Com um sólido conhecimento das respostas ecofisiológicas das espécies frente a modificações antrópicas, e sua consequência para a estrutura da comunidade, modelos de vegetação terão maior capacidade de compreender e prever cenários futuros, assim como embasar políticas de conservação eficazes.

1.2. Fragmentação de paisagens

A conversão de florestas contínuas em fragmentos florestais trazem mudanças biológicas e microclimáticas – em grande parte devido ao efeito de borda - como dessecação, turbulência pelo vento, aumento da incidência de luz e da temperatura, diminuição da umidade do ar, alto déficit de pressão de vapor e baixa capacidade de

retenção de água no solo, o que tem potencial de reduzir expressivamente o número total de espécies arbóreas na área (Camargo e Kapos 1995, Oliveira *et al.*, 2004, Cotler & Ortega-Larrocea 2006). Como resultado, espécies especialistas, por serem sensíveis a perturbações, são tipicamente substituídas por espécies generalistas, levando a perda de riqueza, mudança na estrutura das comunidades e intensa degeneração dos remanescentes florestais (Lopes *et al.* 2009, Tabarelli *et al.* 2010). Espécies arbóreas que possuem sementes ou frutos robustos, polinizadas por vetores bióticos especializados, assim como árvores emergentes, se tornam raras em habitats afetados pelo efeito de borda, ao passo que táxons pioneiros tendem a se proliferar (Farah *et al.*, 2014). Esse processo denominado “secundarização” leva a homogeneização biótica e diminuição da diversidade funcional, isso é, dominância de espécies ecologicamente redundantes (Joly *et al.* 2014). O gradiente de condições e recursos associados a diferentes estágios de sucessão secundária oferece uma grande oportunidade para entender os mecanismos ecofisiológicos associados à substituição das espécies e suas adaptações (Pineda-García *et al.* 2013), o que pode fornecer orientações para manejo e regeneração de florestas (McGill *et al.* 2006).

Em relação às florestas secundárias (i.e., que foram regeneradas a partir de uma área removida parcial ou totalmente para algum tipo de uso), alguns atributos como riqueza de espécies, abundância e biomassa, podem chegar a padrões similares/comparáveis aos de uma floresta madura em poucos anos (décadas), no entanto, a existência de grupos como árvores de copa e fauna associada, interações tróficas e dispersão de sementes, características de floresta antiga, podem demorar centenas de anos (Dunn, 2014), mostrando que a diversidade funcional se mantém atrás da diversidade taxonômica por muito mais tempo.

1.3. Características funcionais em um cenário de mudanças

a. A relevância das características funcionais

Em meio à crise de biodiversidade, nos anos 1990, se intensificaram temas de pesquisas vinculados à biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas, tão recorrentes na Ecologia Contemporânea (Nunes-Net *et al.*, 2013). É um pouco claro que essa conjuntura ambiental implica uma série de modificações na estrutura e funcionamento de florestas e esforços para criar ferramentas de predição, afim de entender como elas funcionam na hierarquia ecológica, e como passarão a funcionar, compõem temas de suma importância para a pesquisa ecológica.

Para isso, a ecofisiologia é importante à medida em que liga causas associadas à funcionalidade (fisiologia, bioquímica, etc), à consequências ecológicas, que se extrapolam na hierarquia de comunidades a ecossistemas. Essa abordagem integrativa apresenta grande potencial para elucidar padrões gerais e traz grande poder de predição. Assim, o uso de características funcionais - isso é, uma propriedade mensurável e bem definida de um organismo, geralmente medida no indivíduo e comparada entre espécies, que influencia sua performance (McGill *et al.*, 2006) - ao longo de gradientes ambientais, tem sido uma abordagem amplamente utilizada recentemente, pois a ênfase em relações funcionais entre variáveis quantitativas contínuas resulta em padrões gerais e, como consequência, maior poder de predição (Westoby & Wright, 2006) e, além disso, são indicadores de estratégias ecológicas que se relacionam no âmbito de espectros econômicos multivariados (Wright *et al.* 2004). Adicionalmente, uma maior gama de análises estatísticas pode ser realizada por meio da abordagem das características funcionais, não se restringindo a testes categóricos (análises de variância, teste-t). O mapeamento de características morfologias e fisiológicas através da análise de

desempenho das comunidades permite uma conexão com uma visão mais fundamentada no ecossistema e uma maior extensão em relação à estruturação da comunidade, estrutura filogenética e evolução da característica (McGill *et al.*, 2006).

b. O espectro da economia foliar

Uma das características foliares centrais nessa abordagem é a massa foliar específica (MFE; massa seca por unidade de área foliar). Esse atributo tem papel chave na determinação da posição das espécies ao longo do espectro da economia foliar (EEF) (Lambers & Poorter 1992; Wright *et al.*, 2004), pois integra muitos aspectos da construção foliar, como a densidade foliar (DF) e espessura foliar (EF). O EEF pode ser entendido como um espectro multivariado de estratégias de utilização dos recursos, onde um dos extremos é representado pela estratégia de baixo investimento estrutural foliar (baixa MFE); alto investimento mineral associado a um retorno rápido deste investimento (alta taxa de assimilação de CO₂) e um alto custo de manutenção (alta respiração e transpiração) durante um tempo curto de vida desta folha (Poorter & Bongers, 2006). Esta estratégia permite o crescimento rápido, o que leva a uma rápida ocupação dos espaços disponíveis (e.g., espécies pioneiras). Porém devido à alta demanda minerais estas espécies geralmente estão associadas a locais ricos em nutrientes (Lavorel *et al.*, 2007). O outro extremo é representado pela estratégia de conservação de recursos, que apresenta alto investimento estrutural foliar, baixo investimento mineral, baixo retorno do investimento associado a um baixo custo de manutenção; este retorno baixo é compensado por um tempo longo de vida desta folha (e.g., espécies tardias). Esta estratégia de conservação dos recursos é bem sucedida em locais pobres em minerais (Wright *et al.* 2004, Zhu *et al.* 2013, Lohbeck *et al.* 2015). Assim, o EEF vai de plantas

com baixo custo de construção, com folhas aquisitivas e altas taxas fotossintéticas para uma estratégia relacionada a alto custo de construção, com folhas conservativas que toleram estresse e danos físicos, e melhor conservam os recursos captados. Uma vez que a MFE é o produto de EF e DF, esses parâmetros tem contribuições diferentes para a correlação da mesma com muitas características funcionais, como assimilação fotossintética e o módulo de elasticidade (Niinemets 1999, 2001). A MFE tem papel na quantidade de luz absorvida e na via de difusão do dióxido de carbono pelos tecidos, que dependem parcialmente da EF (Givnish, 1979; Agustí *et al.*, 1994; Syvertsen *et al.* 1995). Além disso, a MFE é comumente medida como um indicador da resistência hídrica (Barlett *et al.*, 2012).

c. Mudanças ambientais e o papel da água

De uma perspectiva de mudanças climáticas, os efeitos combinados do aumento na concentração de CO₂ e da temperatura são previstos para aumentar a evapotranspiração global e diminuir a disponibilidade de água no solo, o que pode resultar na diminuição na produtividade em muitas regiões (Allen *et al.*, 2010). Altas taxas de evapotranspiração decorrentes da previsão de aquecimento global podem aumentar a frequência de secas (Bernacchi e VanLoocke, 2015). Estudos apontam que ecossistemas florestais podem já estar respondendo às mudanças climáticas, o que fomenta a preocupação em relação ao aumento da vulnerabilidade dessas florestas em resposta ao aquecimento e seca (Allen *et al.*, 2010) que pode resultar em altas taxas de mortalidade arbórea (McDowell *et al.* 2008).

A disponibilidade de água tem forte correlação com a distribuição das espécies (Engelbrecht *et al.*, 2007), e sua quantidade e sazonalidade tem grande influência na

estrutura e produtividade das florestas (Clark et al. 2001). Assim, os mecanismos de resistência à seca que permitem plantas a se estabelecerem em diferentes condições de suprimento hídrico ainda são mal compreendidos, em parte pela necessidade de medidas ecofisiológicas que melhor integrem as respostas das árvores à seca, e sua sensibilidade num cenário de mudanças climáticas e uso da terra (Barlet *et al.*, 2012; Fischer *et al.*, 2006). Assim, entender melhor as diferenças interespecíficas nas estratégias hidráulicas e a determinação da suscetibilidade das espécies à mortalidade induzida por seca (Skelton et al. 2015), principalmente em florestas tropicais ameaçadas como a FOD Atlântica, são temas de suma importância para a Ecologia. Respostas à seca, na escala da comunidade incluem mudanças na composição de espécies e, onde há ocupação/atividades humanas, interações entre seca, fragmentação de floresta e até fogo (Corlett, 2016).

1.4. Relações hídricas foliares

A água exerce diversos papéis básicos na sobrevivência e crescimento das plantas, como o transporte e diluição de compostos, o equilíbrio térmico (transpiração), processos metabólicos (e.g., oxidação da água na fotossíntese), crescimento e suporte via turgidez das células, etc. Ao longo da evolução das plantas terrestres, a disponibilidade de água foi um dos principais limitantes a dirigir novidades evolutivas que permitiram a colonização de diversos habitats do ambiente terrestre. Essas novidades evolutivas representam, em grande parte, ajustes e aumento da eficiência do uso da água para as plantas (Bateman et al., 1998) Ao longo dessa evolução, o turgor – processo celular dirigido pelos solutos, em que a água entra e exerce pressão na parede celular – se estabeleceu como importante fator na aptidão das plantas ao ambiente terrestre. O turgor tem papel na sustentação da posição vertical das primeiras plantas terrestres e no processo

de divisão celular (Pritchard, 2001), essencial para manutenção do metabolismo, integridade celular e crescimento dos tecidos. Acredita-se que nas primeiras plantas vasculares (traqueófitas), os traqueídes não eram adequados para oferecer suporte contra forças mecânicas, mas sim para resistir pressões negativas internas, facilitando a manutenção da pressão de turgor. As pressões seletivas para manter a pressão de turgor alta, sob condições de estresse hídrico (mesmo que temporário), pode ter dirigido a evolução de sistemas radiculares mais complexos, aumento da cutinização da epiderme e espessamento da parede celular em tecidos hipodérmicos para redução de perda de água pela transpiração (Bateman et al., 1998).

Segundo Markesteijn (2010), a manutenção dos processos fisiológicos com baixa quantidade de água nas células é um mecanismo básico de resposta à seca, sendo a perda de turgor celular um importante indicador de resistência ao estresse hídrico nas plantas. A pressão de turgor parece desejável para vários processos fisiológicos, como alongação de partes jovens e manutenção da forma da folha que não possui muitos tecidos fibrosos (Cheung et al, 1975).

Assim, o ponto de perda de turgor (ψ_{ppt}) foliar consiste em um ponto em que a pressão de turgor média das células da folha é perdida, ou seja, é o valor de potencial hídrico (ψ_h) quando ocorre murchamento. Esse ponto é uma medida direta da resistência à seca, pois valores mais negativos de ψ_{ppt} significam aumento na amplitude de ψ_h em que a folha e, por extensão, a planta se mantém funcional. Plantas com baixos valores de ψ_{ppt} também tendem a manter a condutância estomática e hidráulica, trocas gasosas e crescimento em solos com baixo potencial hídrico (Sack et al. 2003), relacionados a ambientes com baixa disponibilidade de água. Tal característica tem sido utilizada por décadas para avaliar a resistência fisiológica à seca para programas de melhoramento

vegetal, seleção de espécies para reflorestamento (Sancho-Knapik *et al.* 2013) e está correlacionado com outros importantes parâmetros de tolerância à seca, como o potencial hídrico no ponto em que 50% da condutância hidráulica e estomática são perdidas e com o potencial hídrico letal (Villagra *et al.*, 2013) . No entanto, apesar da potencial importância ecológica a caracterização da resistência à seca por meio do ψ_{ppt} , praticamente não há estudos sobre a relação da disponibilidade hídrica nos biomas naturais, tampouco estudos que testem sua eficiência como um potencial indicador de resistência à seca em relação a outras características foliares (Bartlett *et al.*, 2012).

O ψ_{ppt} pode ser estimado por meio de uma curva Pressão-Volume, que mede o declínio do potencial hídrico foliar (ψ_h) e do conteúdo relativo da água (CRA) com a desidratação foliar (Turner, 1981). Nesse ponto, o potencial de pressão (ψ_p , ou de turgor) é zero, e o ψ_h se iguala ao potencial osmótico (π), pela expressão matemática $\psi_h = \pi + \psi_p$, sendo as mudanças subsequentes no ψ_h devido ao aumento na concentração osmótica (Barlett *et al.*, 2012). Cinco parâmetros adicionais sobre as relações hídricas dos tecidos, associados ao ψ_{ppt} , podem ser calculados a partir de curvas PV, como o potencial osmótico (simplástico) na hidratação máxima (π_o), módulo de elasticidade da parede celular (ε , rigidez da parede celular), conteúdo relativo de água no ψ_{ppt} (CRA_{ppt}), fração apoplástica (ie, proporção de água externa ao protoplasto celular) e a capacitância do tecido, todos associados à vários aspectos da resistência a seca (Barlett *et al.*, 2012). Estudos apontam que o π_o , ε e af são funcionalmente determinantes para o ψ_{ppt} (Niinemets 2001; Lenz *et al.*, 2006). Espera-se que as plantas apresentem variação nesses parâmetros relacionados a atingir valores de ψ_{ppt} suficientemente negativo em relação à disponibilidade de água (Lenz *et al.*, 2006), considerando que valores de ψ_{ppt} mais negativos favorecem a resistência à seca. O módulo de elasticidade pode ser definido com a expressão $\varepsilon = \Delta \psi_p$

Δ CRA foliar, determinando como o turgor celular médio diminui com a perda de água na folha (Saito & Terashima, 2004). c Além disso, altos valores de ϵ geralmente acompanham baixos valores de π_o e ψ_{ppt} , o que permite maiores ajustes do ψ_h foliar com pequenas mudanças no CRA e pode facilitar a aquisição de água do solo. Assim, mudanças na densidade foliar tendem em modificações na elasticidade foliar e permite maior resistência às limitações hídricas: um aumento na disponibilidade de água entre regiões e biomas resulta na dominância de espécies com folhas mais densas, associada a espessura da parede celular e alto módulo de elasticidade, no entanto a alto custo de construção e baixas taxas fotossintéticas (Niinemets, 2001).

Os compartimentos de uma árvore – raiz, tronco e folhas – possuem uma capacidade de estocar água, agindo brevemente como fontes intermediárias de água para as folhas transpirantes. Dessa perspectiva, tecidos (ou compartimentos) de fontes (ou dreno) de água, seja vivo ou morto (simplástico/apoplastico), são chamados de capacitores (Meinzer *et al.* 2001). Na folha, a capacidade de estoque de água – i.e., capacitância foliar - para o xilema está ligada a (1) amenizar ou tamponar flutuações (diurnas, sazonais) no potencial hídrico ou nas taxa de transpiração (determinadas pela seca atmosférica), atrasando seus efeitos e dando maior elasticidade ao circuito hidráulico (Scholz *et al.*, 2011), ou (2) estender a sobrevivência após fechamento dos estômatos (Sack *et al.*, 2003). Folhas com alta condutividade hidráulica (K_f) e transpiração máxima podem se beneficiar mais da água estocada, servindo como um tampão de flutuações no potencial hídrico. Dois papéis potenciais: evitação à seca e tampão de flutuações no potencial hídrico. De modo notável, um baixo módulo de elasticidade (alta elasticidade) contribui para o estoque de água e tempo de sobrevivência, por aumentar a capacitância após a perda de turgor (Barlett *et al.*, 2012).

Apesar do significado ecofisiológico dessas características, não há estudos da correlação entre parâmetros de curvas PV e MFE com a disponibilidade de água nos biomas (Barlett *et al.*, 2012) e a capacidade de explorar e compreender as implicações de como características hidráulicas estão coordenadas com a estrutura foliar é bastante limitada (Blackman & Brodribb, 2011).

2. Objetivos

2.1. Objetivos Gerais

A partir do distúrbio associado a fragmentação, e seu efeito na composição de espécies e mudança no microclima em termos hídricos, o trabalho buscou investigar as respostas ecofisiológicas, ligadas à estrutura e hidráulica foliar, das espécies arbóreas dominantes em ambientes com diferentes níveis de perturbação na Mata Atlântica do nordeste do Estado de São Paulo.

2.2. Objetivos Específicos

O trabalho relacionou parâmetros obtidos a partir de curvas Pressão-Volume e características da estrutura foliar, em parcelas de florestas contínuas e fragmentos, buscando distinguir estratégias em relação ao uso da água, e como estão coordenadas na escala das espécies e das comunidades. Espera-se que na escala das espécies, maior resistência à seca será acompanhada de maior custo de construção foliar, e, na escala da comunidade, os fragmentos terão dominância de espécies associadas a maior resistência à seca e maior incremento de estrutura foliar, em relação às áreas de floresta contínua. Os parâmetros da curva PV são: ponto de perda de turgor (ψ_{ppt}) e o conteúdo relativo de água

correspondente (CRA_{PPT}), módulo de elasticidade (ϵ), potencial osmótico na hidratação máxima (π_o) e capacitância no turgor máximo (C_{TM}). As características da estrutura foliar são: massa foliar específica (MFE), espessura e densidade foliar (EF, DF, respectivamente).

2.3. Objetivos do Projeto Temático

Cabe ressaltar que este projeto é parte integrante do Projeto Temático Biota/FAPESP em cooperação internacional NERC/RCUK “ECOFOR: Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas em áreas alteradas pelo homem nas Florestas Amazônica e Atlântica” (Processo 12/51872-5; Coordenador: Prof. Dr. Carlos A. Joly, UNICAMP e Dr. Jos Barlow, Lancaster University, UK; Coordenação de subprojeto “Leaf Traits”: Prof. Dr. Marcos P. M. Aïdar) cujos principais objetivos são: i) Avaliar os impactos das alterações humanas sobre o funcionamento do ecossistema, especialmente ciclagem de matéria orgânica, nutrientes e as relações entre os processos biofísicos, a biodiversidade, o solo e o clima; ii) caracterizar a conexão entre o funcionamento do ecossistema e seus caracteres biológicos, que podem fornecer pistas sobre a estabilidade e a resiliência das florestas degradadas; iii) compreender o impacto e as consequências das alterações humanas a nível de paisagem e tempo, multi escalas espaciais e temporais. O Projeto Temático visa proporcionar maior compreensão sobre as consequências da degradação florestal para a biodiversidade e os processos ecológicos associados e também serviços ambientais na Mata Atlântica.

3. Material e Métodos

3.1. Áreas estudadas

O local de estudo está circunscrito ao longo de uma transeção da Serra do Mar até parte do vale do Paraíba (Figura 2 e 6). Esta transeção representa um gradiente de atividade humana uma vez que engloba áreas com pouca interferência humana (Parque Estadual Serra do Mar, PESM) e áreas com diferentes graus de interferência humanas (áreas de florestas fragmentadas ao longo do transeção no Vale do Paraíba). As unidades amostrais foram parcelas permanentes do Projeto ECOFOR, que representam parcelas de florestas contínuas (2 parcelas, 1 ha cada) e parcelas de florestas fragmentadas. (5 parcelas, 0,5 ha cada, sendo F 1-5, sendo borda (b) e interior (i) para cada).

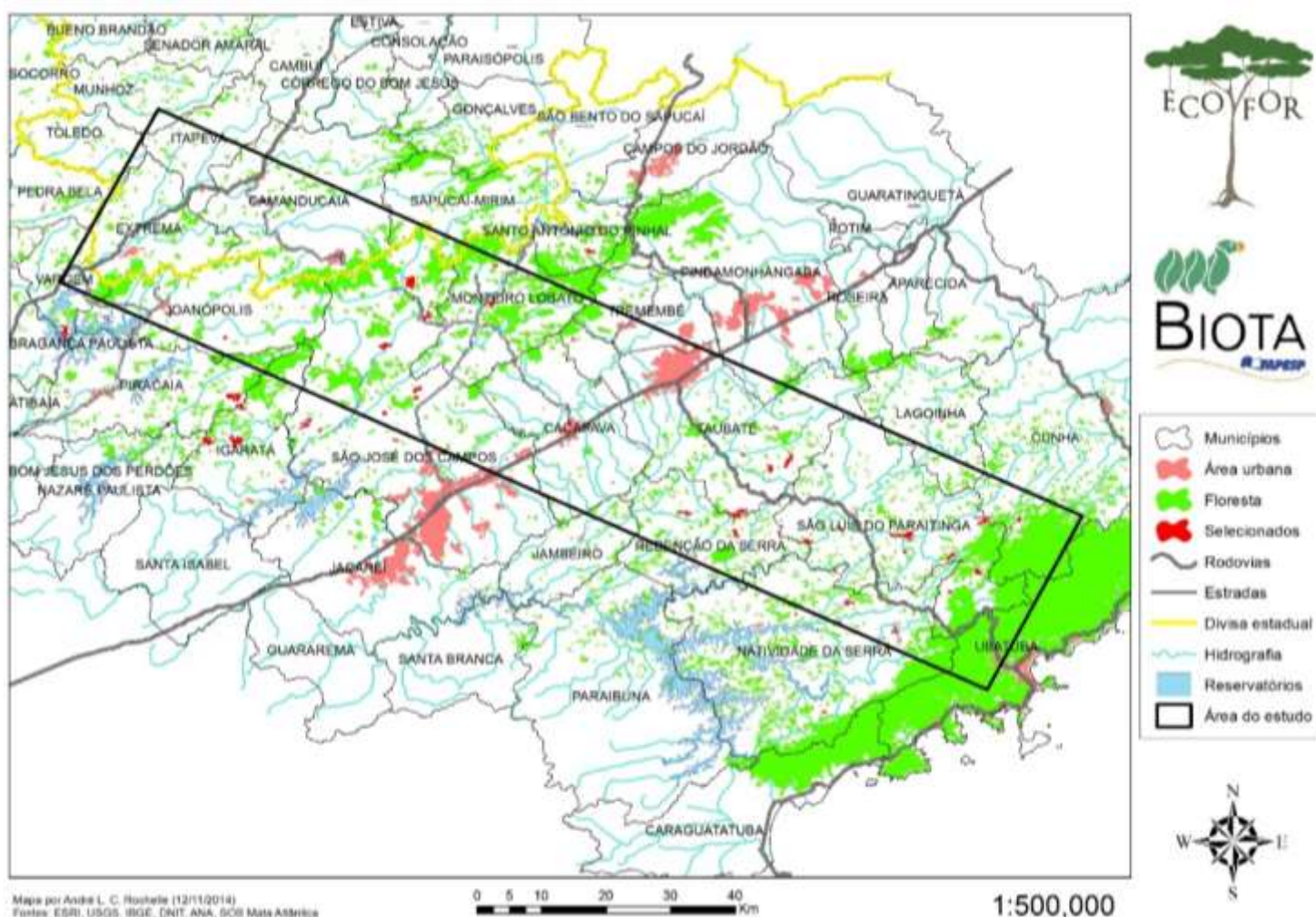


Figura 2. Localização da área de trabalho no nordeste do Estado de São Paulo e o transecto ECOFOR (July 2013). Áreas de floresta contínua estão localizadas no Parque Estadual Serra do Mar (PESM), na extrema direita do transecto (Floresta) e áreas de fragmentos florestais se distribuem ao longo do Vale do Paraíba (especificamente, da região de São Luis do Paraitinga até a região Taubaté).

Em relação às áreas de floresta contínua do PESH, os fragmentos estão em uma região mais seca (na forma de sazonalidade), associada a um período seco mais pronunciado. Isso pode ser verificado pelo balanço hídrico (Figura 3) e distribuição da chuva e temperatura ao longo do ano (Figura 4). De modo geral, o gradiente tem um

componente de fragmentação (perturbação) mas também climático, ambos associados ao aumento da temperatura e diminuição da disponibilidade de água.

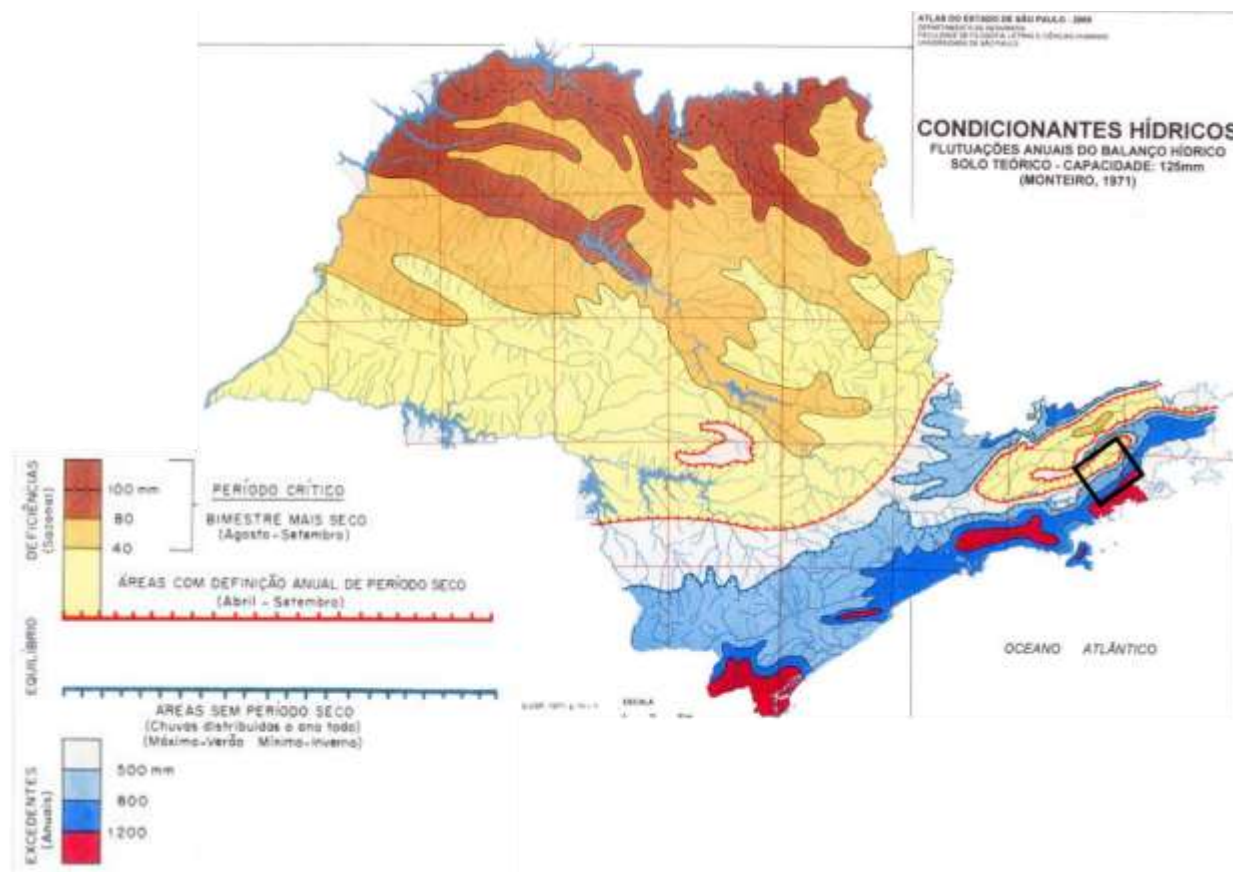


Figura 3. Flutuações anuais do balanço hídrico no estado de São Paulo. Caixa preta representa o contínuo climático que vai do PESH (azul escuro, área sem período seco com excedentes de chuvas ao longo do ano) até as proximidades de Taubaté (amarelo, área com período crítico associada a maior sazonalidade). Adaptado de Monteiro (1971).

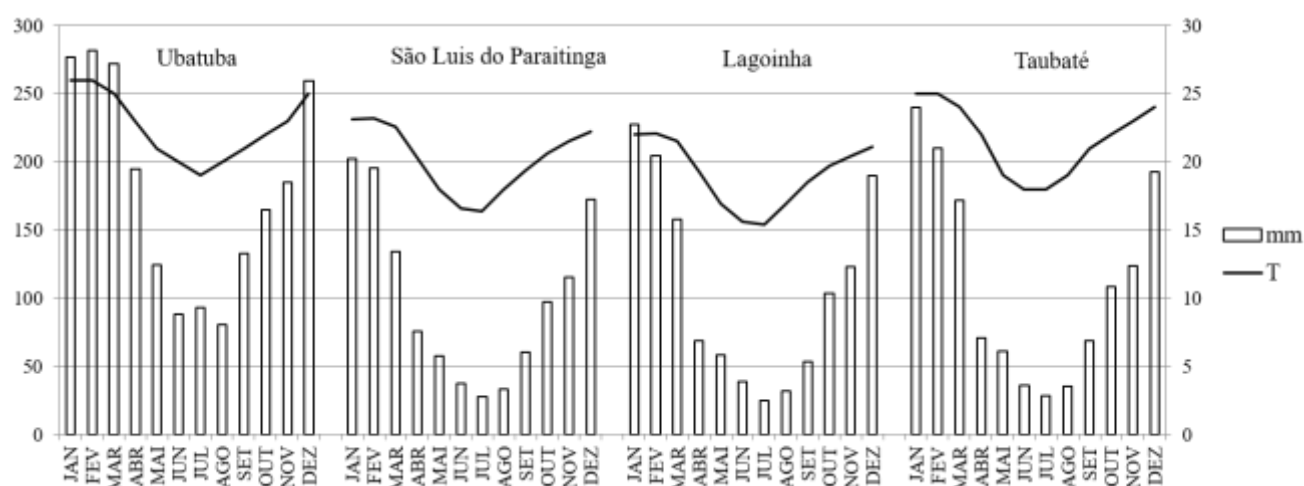


Figura 4. Média da precipitação (mm) e temperatura ($^{\circ}\text{C}$) mensal para os municípios da região de estudo: PESH (Ubatuba/São Luis do Paraitinga) e fragmentos (distribuídos nos municípios de São Luis do Paraitinga, Lagoinha e Taubaté). Dados em relação à média para 15 anos. Fonte: Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura (CEPAGRI).

a. Áreas contínuas

Com 315 mil ha, o PESH apresenta uma extensa área coberta por Floresta Ombrófila Densa Montana (FODM) e conta com oito núcleos administrativos, dentre os quais o Núcleo Santa Virgínia (NSV) congrega as parcelas de florestas contínuas. O NSV ($23^{\circ} 17' \text{ a } 23^{\circ} 24' \text{ S}$; $45^{\circ} 03' \text{ a } 45^{\circ} 11' \text{ O}$) tem sua maior área (7.557 ha/ 44,5 %) localizada no município de São Luiz do Paraitinga, Vale do Paraíba, São Paulo (Figura 2). O PESH apresenta relevo com fortes declividades ($24 \text{ a } 37^{\circ}$) (Tabarelli *et al.*, 1994), as altitudes variam entre 800 e 1.500 m e o clima regional é do tipo Cwa na classificação de Köppen (Alvares *et al.*, 2014), com inverno seco e verão quente e úmido. A precipitação média anual e mensal é de 2.180 mm e 60 mm, respectivamente, com máximas no período de

dezembro a fevereiro e mínimas de junho a agosto (Figura 5). O NSV forma um mosaico composto por florestas secundárias, pastagens, plantio de Eucalyptus e florestas maduras (Tabarelli *et al.*, 1993).

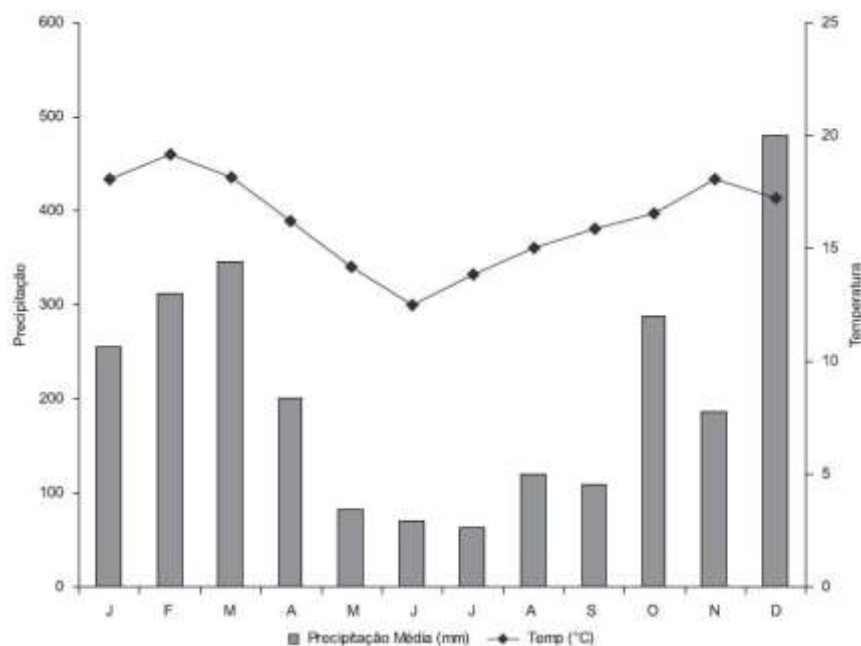


Figura 5. Temperatura média e precipitação média mensal no Núcleo Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, município de São Luis do Paraitinga. Dados em relação à média para 3 anos (Joly *et al.*, 2012).

Parcela de Floresta Madura (FM) - 1 ha; 23° 19' 31" S e 45°04' 07" O. Na Trilha do rio Itamambuca (NSV - PESM), é recoberta por Floresta Ombrófila Densa Montana em estágio de sucessão avançada. A topografia é fortemente inclinada (40°), com altitudes variando de 1.050 a 1.100 (Padgurschi *et al.*, 2011). O solo é classificado como Cambissolo háplico distrófico típico, argiloso, ácido (pH 3,5), pobre em nutrientes e saturado de alumínio (Martins, 2010).

Parcela de Floresta Secundária (FS) - 1 ha (23° 19.506' S e 45°05.678' O). Situada na microbacia do Ribeirão Casa de Pedra, (NSV - PESM). A altitude é de 1.020 m (Marchiori *et al.*, 2016) e o relevo apresenta-se fortemente escarpado (Tabarelli *et al.*, 1994). O solo predominante na região é classificado como Cambissolo Háplico Tb Distrófico típico (Martins, 2010). A parcela é constituída principalmente de Floresta Ombrofila Densa Montana em estagio secundário devido a corte raso a cerca de 40 anos (Marchiori *et al.*, 2016).

b. Fragmentos florestais

As parcelas de florestas fragmentadas estão localizadas ao longo do Vale do Paraíba, começando na região próxima ao PESM/São Luis do Paraitinga até o município de Taubaté. Nas regiões de Taubaté, o clima apresenta uma sazonalidade mais pronunciada em relação às regiões mais próximas do PESM (Figura 3 e 4), sendo o período chuvoso concentrado nos meses de Dezembro a Fevereiro (Figura 4), que acumulam uma precipitação de 1068 mm, em média (Fisch, 1995).

Os fragmentos formados por vegetação secundária e distribuídas ao longo da transecção no Vale do Paraíba foram selecionadas de maneira a representar a diversidade de tamanho (grandes > 50 ha; pequenos < 50 ha), conectividade e altitude. Foram selecionados 5 fragmentos (F1 a 5), localizados em propriedades particulares (Tabela 1; Figura 6), majoritariamente envoltos por matriz de pasto. Para cada fragmento, uma parcela de borda e uma de interior (250 x 10 m cada) foram consideradas.

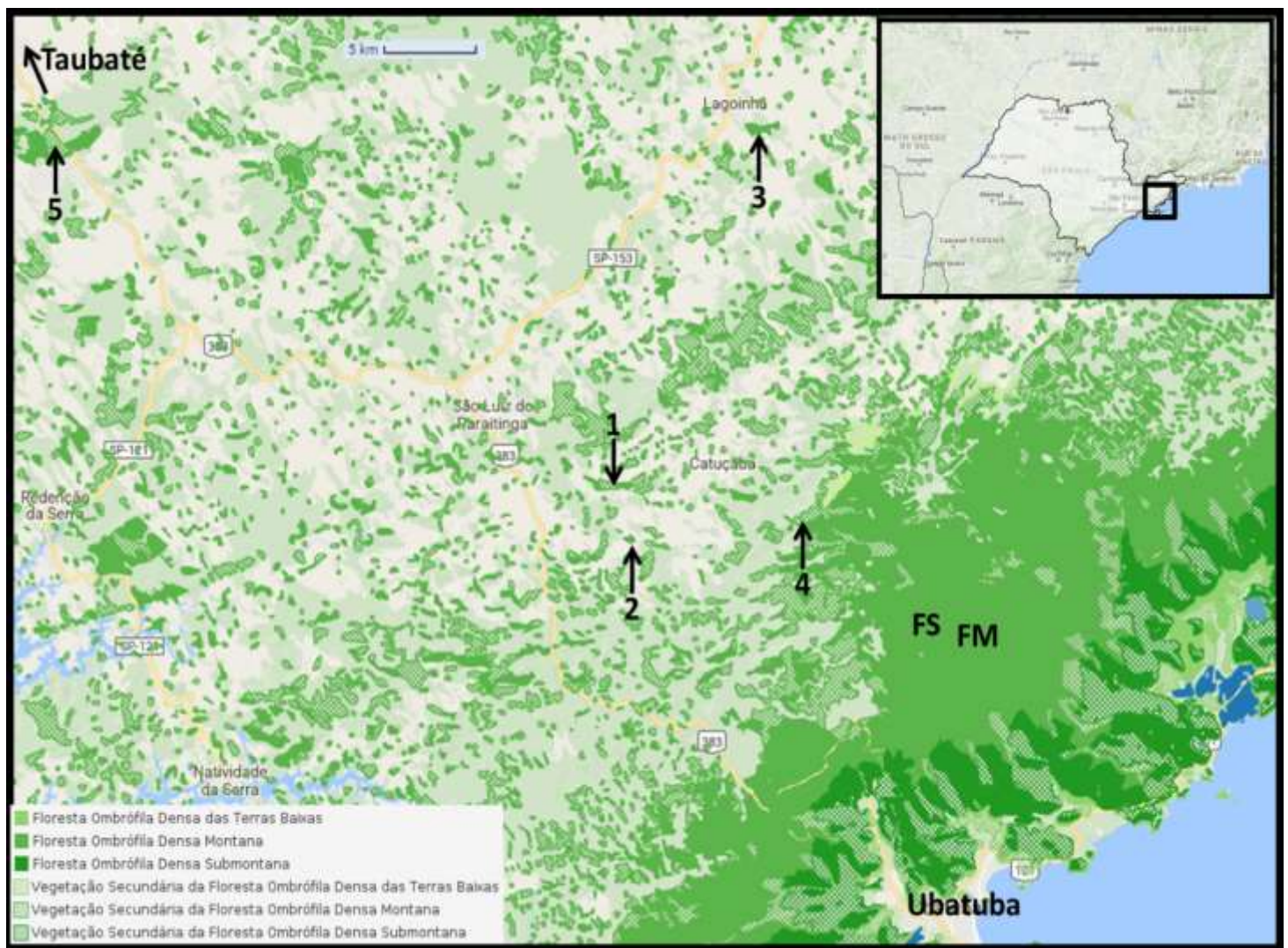


Figura 6. Parcelas do Projeto ECOFOR, indicando as parcelas selecionadas de florestas madura e secundária (FM e FS. 1 ha cada) no Núcleo Santa Virginia (PESM) e parcelas dos fragmentos (1-5; subdivididos em borda e interior, 0,25 ha cada) distribuídos ao longo do Vale do Paraíba, São Paulo.

Tabela 1. Informações sobre as parcelas de estudo e abreviaturas adotadas. ABT, área basal total (DAP $\geq$ 10 cm). N70, número de espécies que compõem 70% da área basal total. Levantamento de florística e fitosociologia: FM (Joly *et al.*, 2012); FS (Marchiori *et al.*, 2015) e fragmentos, sendo b, borda e i, interior (Gomes & Rochelle, dados não publicados).

Floresta	Localização	Abreviação	Área (ha)	Altitude (m)	N70	ABT (m ² ha ⁻¹)
Floresta Madura	Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Santa Virgínia	FM	1	1050-1110	22	41,7
Floresta Secundária	Parque Estadual da Serra do Mar - Núcleo Santa Virgínia	FS	1	740-1620	13	31,3
Fragmento 1 (Grande, Isolado)	Fazenda Donizete -São Luis do Paraitinga/ Catuçaba	F1b	0,25	600-900	4	10,0
		F1i			3	17,7
Fragmento 2 (Pequeno, Isolado)	Fazenda Ferreira-Brito -São Luis do Paraitinga/ Catuçaba	F2b	0,25	901-1200	12	18,1
		F2i			14	18,5
Fragmento 3 (Grande, Isolado)	Rosetal -São Luis do Paraitinga/ Lagoinha	F3b	0,25	901-1200	7	4,9
		F3i			9	13,6
Fragmento 4 (Pequeno, Conectado)	Fazenda Vitória -São Luis do Paraitinga/ Catuçaba	F4b	0,25	901-1200	2	24,6
		F4i			4	23,2
Fragmento 5 (Grande, Conectado)	Fazenda Marcilio -Taubaté	F5b	0,25	600-900	8	23,0
		F5i			13	32,2

3.2. Seleção e coleta dos indivíduos

Em cada área de estudo, serão determinadas os parâmetros descritos a seguir em três indivíduos das espécies que compõe 70% da área basal total (DAP > 10 cm), pois elas descrevem com acurácia a média ponderada para comunidade (CWM, Garnier *et al.*, 2004). As espécies (ou gêneros, em alguns casos) foram coletadas durante a estação de chuva/crescimento (Setembro-Março), utilizando-se poda alta ou escalador (uma relação completa das espécies e sua biomassa nas comunidades (área basal relativa) pode ser verificado no Anexo B). A coleta seguiu o critério de um ramo localizado no dossel, ou clareira, com folhas totalmente expandidas, não jovens. Após a coleta os ramos foram levados até a estação de campo, onde os ramos coletados foram postos em baldes e

recortados debaixo da água para restabelecer a coluna de água no xilema, onde permaneceram em reidratação por aproximadamente 24 horas. Adicionalmente, um saco preto foi envolvido em cima dos ramos para fechamento dos estômatos e maior garantia de uma hidratação eficiente. Somente foram consideradas para as medidas de características hidráulicas plantas que hidrataram com valores de ψ_h de 0,05 a 0,1 MPa.

3.3. Determinação das características funcionais

a. Parâmetros obtidos das curvas Pressão-Volume

Uma folha ou pequeno ramo com folhas (no caso de pecíolos muito pequenos) foi recortado de cada indivíduo hidratado, por meio de uma lâmina cortante. As curvas pressão-volume das folhas foram medidas seguindo a técnica de secagem em bancada (Turner, 1988). As folhas (ou pequenos ramos) foram dessecados na bancada, e o potencial hídrico (ψ_h) e massa foliar (g) correspondente foram medidos sucessivamente (usando uma câmara de pressão PMS 1000 e balança semi-analítica, respectivamente). Após obter medidas de 9 a 10 pontos da curva, a folha foi imersa em um saco de água e mantida durante aprox. 16 horas para avaliação da massa túrgida (MT) e seca à 60°C, em uma estufa (Tecnal TE-394/2), para avaliação da massa seca (MS). O conteúdo relativo de água (CRA) foi determinado por meio da Equação (1) (Turner, 1981).

$$CRA (\%) = MF - MS / MT - MS \times 100 \quad (1)$$

O ponto de perda de turgor (ψ_{ppt}) e conteúdo relativo de água correspondente (CRA_{ppt}), e potencial osmótico no turgor máximo (π_0) foram estimados a partir da curva $1/\psi_h \times CRA$, de acordo com o método de Schulte & Hinckley (1985). Basicamente, o ψ_{ppt} é o

ponto de transição entre as porções lineares e não lineares do gráfico (pressão de turgor, $\psi_p = 0$), tendo seu conteúdo relativo de água correspondente (CRA_{PPT}). O π_0 foi estimado por meio de uma regressão linear dos pontos da porção linear da curva, que representa o potencial osmótico (π), quando $CRA = 0$ (i.e. 100% hidratação), $\pi = \pi_0$ (Figura 7).

Para a estimativa do ε , foi utilizada a expressão $\varepsilon = \Delta \psi_p / \Delta CRA$, representando a variação do potencial de pressão (ou turgor) em relação à perda do conteúdo relativo de água correspondente, ambos até a perda de turgor. (Barlett *et al*, 2012). A capacitância foliar no turgor máximo foi estimada pela expressão $C_{TM} = \Delta CRA / (\Delta \psi_h AF)$, representando a variação do conteúdo relativo de água em relação ao potencial hídrico e área foliar (Blackman & Brobribb, 2011).

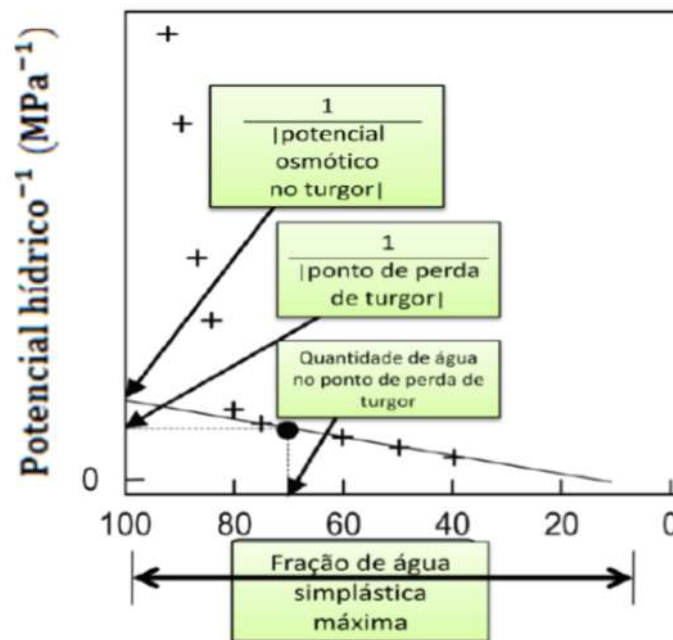


Figura 7. Curva Pressão-Volume hipotética ilustrando a relação entre os parâmetros abordados ponto de perda de turgor, conteúdo relativo de água correspondente (fração de água simplástica) e potencial osmótico no turgor (ou hidratação) máximo. Adaptado de Lenz *et al.*, 2006.

c. Características estruturais

Para as medidas das características estruturais (massa foliar específica, espessura e densidade foliar), foram amostradas três folhas por indivíduo, após o mesmo estar bem hidratado. Inicialmente, a espessura foliar (EF) da lâmina foi medida por meio de um paquímetro digital na porção médio central da folha, preferencialmente nas regiões mais distais para evitar influência das veias na medida (Rosado, 2011). Posteriormente, no laboratório, as folhas tiveram suas áreas foliares (AF) avaliadas por meio do medidor de área LiCor-3000. Por fim, essas folhas foram secas e pesadas, obtendo-se a massa foliar (MF). A partir destes dados foi calculada a MFE das folhas do ramo, conforme Equação 2.

$$MFE = MSF (g) / AF (cm^2) \quad (2)$$

A densidade foliar (DF) foi calculada como a razão entre a MFE e EF, conforme a Equação 3.

$$DF = MFE (g/cm^2) / EF(cm) \quad (3)$$

3.4. Análise dos dados

Os dados foram transformados para fins de normalidade e homoscedasticidade, requeridos para análises abaixo descritas. Para regressão linear, uma inspeção visual do gráfico de resíduos não revelou nenhum desvio óbvio da homoscedasticidade ou normalidade. As transformações monotônicas (ou seja, que alteram os valores, mas não o seu rank) foram baseadas na literatura de Legendre & Legendre (1998). O critério da

melhor transformação adotada foi com base no menor desvio possível da normalidade, segundo os parâmetros de distribuição *skewness* (obliquidade) e *kurtosis* (assimetria) da curva de distribuição das frequências, em relação a uma curva normal, calculados pelo pacote “moments” (R Core Team, 2015). A Tabela 2 sumariza os atributos funcionais medidos, suas unidades e transformações adotadas, sendo as logarítmicas e para arcoseno seguindo a literatura de Legendre & Legendre (1998), e para raiz cúbica ($Y^{0,34}$) a de Binks *et al.* (2016). Como os dados na escala da espécie e na escala da comunidade (CWM) possuem distribuições diferentes, diferentes transformações foram consideradas.

Tabela 2. Características funcionais, abreviação, unidades e transformações adotadas tanto para distribuição dos dados por espécie, quanto para média ponderada para comunidade.

Característica funcional	Abreviação	Unidade	Transformação (média por espécie)	Transformação (média ponderada)
Espessura foliar	EF	cm	$\log(Y)$	$\log(Y)$
Massa foliar específica	MFE	g/cm^2	$\log(Y)$	$\log(Y)$
Densidade foliar	DF	g/cm^3	$\log(Y)$	Nenhuma
Ponto de perda de turgor	Ψ_{ppt}	MPa	Nenhuma	Nenhuma
Conteúdo relativo de água na perda de turgor	CRA_{ppt}	%	$\arcseno(Y/100)$	Nenhuma
Potencial osmótico na hidratação máxima	π_0	MPa	Nenhuma	Nenhuma
Módulo de elasticidade	ε	MPa	$Y^{0,34}$	$Y^{0,34}$
Capacitância (turgor máximo)	C_{TM}	$\text{mol m}^{-2} \text{Mpa}^{-1}$	$\log(Y)$	Nenhuma

A análise dos dados foi dividida na escala das espécies e da comunidade. Para examinar diferenças significativas entre florestas de áreas contínuas e fragmentadas, foi efetuada uma Análise de Variância (ANOVA) de um fator (7 tratamentos ou parcelas), assumindo significância com p-valor $<0,05$. Para examinar como as características funcionais das espécies variam entre si, e se é possível distinguir estratégias em relação a

hidráulica e estrutura foliar, as características foram correlacionadas entre si para determinação do coeficiente de correlação Pearson (r_p). Para regressões lineares entre parâmetros da curva Pressão-Volume (CPV), os atributos intrinsicamente associados ao processo de turgor (ε e π_0) foram sistematizados como variáveis explicativas (efeitos fixos). Além disso, uma Análise de Componentes Principais (ACP, comumente descrita como PCA, do inglês *Principal Component Analysis*) foi aplicada para transformar as características em eixos de estratégias das espécies. Na condição de uma correlação maior que $r_p = 0,80$, foi escolhido o atributo mais informativo para a ACP, no sentido de evitar redundância.

Na escala da comunidade, as características funcionais foram escalonadas para a comunidade seguindo a média ponderada para comunidade (CWM, do inglês, *community weighted mean*, Garnier *et al.*, 2004). Este parâmetro representa um valor funcional médio para a comunidade, incorporando a área basal relativa das espécies em seu cálculo, que indica, por sua vez, a performance e adaptação da planta em condições locais (Lohbeck, 2014). O CWM para determinada característica, é calculado segundo a Equação (4).

$$CWM = \sum_{i=1}^S AB_i \cdot x_i \quad (4)$$

Onde S é o número total de espécies de uma parcela, AB_i é a área basal relativa da i -ésima espécie e x_i é o valor da característica funcional da i -ésima espécie.

Tabela 3. Relação das funções utilizadas no software livre R para cada tipo de análise e referências.

Análise	Função	Referência
Análise de Componentes Principais (ACP)	prcomp(x)	Becker, R. A., Chambers, J. M. and Wilks, A. R. (1988) The New S Language. Wadsworth & Brooks/Cole
Análise de Variância (ANOVA)	anova(x, y)	Chambers, J. M. and Hastie, T. J. (1992) Statistical Models in S, Wadsworth & Brooks/Cole.
Distribuição (skewness, kurtosis)	skewness(x); kurtosis(x); (pacote "moments")	D'Agostino, R.B. (1970). Transformation to Normality of the Null Distribution of G1. <i>Biometrika</i> , 57, 3, 679-681.
Correlação	cor.test(x,y, method = "Person")	D. J. Best & D. E. Roberts (1975), Algorithm AS 89: The Upper Tail Probabilities of Spearman's rho. <i>Applied Statistics</i> , 24, 377-379
Regressão linear	lm(Y~X)	D. J. Best & D. E. Roberts (1975), Algorithm AS 89: The Upper Tail Probabilities of Spearman's rho. <i>Applied Statistics</i> , 24, 377-379

Todas as análises foram realizadas por meio do software livre R (R *Core Team*, 2015; Tabela 3). Os valores de potencial hídrico (ψ_{ppt} e π_0) são sempre negativos, isso é, nas correlações, um baixo valor dos mesmos significa um valor mais negativo (mais alto, menos resistente). Na ACP, esses mesmos valores de potencial hídrico **foram convertidos para positivo**, para facilitar a visualização da ordenação em relação ao seu significado (isso é, valores mais alto são mais resistentes). Por fim, como a DF é calculada com base na MFE e EF (Equação 3), e pela tendência oposta entre DF e EF, nas ACP foram consideradas as características MFE e EF, ou, no lugar das mesmas, a DF, uma vez que nela estão embutidos os atributos EF e MFE, para evitar o efeito de correlações óbvias (DF x EF ou DF x MFE), que traria redundância e circularidade na estruturação dos eixos.

4. Resultados e Discussão

4.1. Amplitude dos dados

Considerando todas as parcelas (floresta madura, secundária e borda/interior dos cinco fragmentos), um total de 311 indivíduos de 87 espécies (sem considerar repetições de espécies entre parcelas; Anexo B para relação das espécies) foram amostrados para as medidas das características funcionais. Nesta amostragem, a maior amplitude de variação (na ordem de 13 vezes) foi encontrada para a C_{TM} , sendo maior valor encontrado para espécie *Anadenanthera colubrina* (F5b; $2,765 \pm 1,578 \text{ mol m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$), e menor para *Senegalia polyphylla* (F2i; $0,202 \pm 0,030 \text{ mol m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$), seguido de uma amplitude na ordem de 12 vezes de ϵ , onde o maior valor foi para *Piptadenia sp.* (F2i; $50,45 \pm 10,9 \text{ MPa}$), e menor para *Alchornea triplinervea* (FS; $4,00 \pm 4,12 \text{ MPa}$). Em contraposição, a menor amplitude (na ordem de 1,4 vezes) foi encontrada para o CRA_{PPT} , com maior valor para *Vochysia sp.* (F2i ; $93,9 \pm 0,8\%$), e menor valor para *Piptocarpha macropoda* (FS; $65,6 \pm 6,0\%$). Em relação ao ψ_{ppt} - principal indicador de resistência à seca – o maior valor (menos negativo) foi encontrado em *Coussapoa microcarpa* (FM; $-0,63 \pm 0,10 \text{ MPa}$) e menor em *Virola cf. gardneri* (F5b; $-2,64 \pm 0,15 \text{ MPa}$). De modo geral, houve baixa variação na faixa dos potenciais hídricos associado à resistência à seca (de 1,4 a 4,2), média variação nas características estruturais (4 a 8 vezes) e grande variação na elasticidade e capacitância (12 a 13 vezes). Um potencial papel da C_{TM} é tamponar flutuações no potencial hídrico, mantendo a transpiração (Sack & Tyree, 2005). Os valores máximo e mínimo desse atributo foram encontrados em fragmentos de florestas, e essa variedade de respostas pode indicar uma variabilidade nas condições ambientais desses ambientes, por exemplo, em relação à sazonalidade e/ou demanda evaporativa.

A relativa baixa amplitude dos potenciais hídricos, em especial o π_0 - que teve amplitude de variação na ordem de 3 vezes - representa a limitação do ajuste osmótico, uma vez que alta atividade iônica no simplasto pode ter efeitos nocivos em todos os processos celulares (Kaiser, 1987).

Apesar de baixa em relação as outras características, a amplitude do ψ_{ppt} indica que as florestas ombrófilas estudadas apresentam considerável diversidade neste indicador, sendo similar a encontrada para florestas tropicais úmidas do mundo, no período úmido (Barlett *et al.*, 2012; Tabela 4). Uma relativa alta diversidade do indicador de resistência à seca é potencialmente vantajoso quando se considera a grande heterogeneidade ambiental dessas florestas, impulsionada pela fragmentação de paisagens, e também por estarem sob maior variação climática (Figura 3 e 4).

Uma vez que o levantamento dos atributos associados à resistência hídrica abordados é inédito para florestas da Mata Atlântica, e que segue um esforço da literatura ecofisiológica dos últimos anos, fizemos uma breve comparação com dados de ψ_{ppt} da literatura para florestas tropicais. Tanto a amplitude (valores máximos e mínimos, acima mencionada) como a média de $-1,71 \pm 0,33$ MPa são mais negativas que os valores compilados do ψ_{ppt} para florestas tropicais úmidas do mundo durante período de chuvas ($p < 0,001$; Tabela 4, Barlett *et al.*, 2012), e menos negativos que os encontrados para floresta Amazônica, no período mais seco (Marecháu *et al.*, 2015), apontando uma maior capacidade ou plasticidade de manutenção de turgor sob déficits hídricos nas florestas tropicais úmidas brasileiras.

Tabela 4. Média, desvio padrão (DP) e amplitude do ponto de perda de turgor nos diferentes tipos de parcela e comparação com a literatura. * dados da floresta amazônica durante o período mais seco (Setembro); ** dados compilados para florestas tropicais úmidas durante o período chuvoso. As comparações com as duas referências são significantes (teste t, $p < 0,001$).

Local	Número de indivíduos	Média + DP (MPa)	Min. (MPa)	Max. (MPa)
Floresta Madura	63	$-1,56 \pm 0,07$	-2,09	-0,63
Floresta Secundária	38	$-1,48 \pm 0,05$	-1,94	-1,2
Fragmento – Interior	117	$-1,79 \pm 0,03$	-2,64	-1,19
Fragmento – Borda	93	$-1,79 \pm 0,03$	-2,64	-1,19
Total	311	$-1,71 \pm 0,33$	-2,64	-0,63
Marecháu et al. (2015)*	165	$-2,01 \pm 0,02$	-3,15	-1,41
Barlett et al. (2012b)**	50	$-1,48 \pm 0,06$	-2,56	-0,43

4.2. Características funcionais das espécies

a. Análise de Variância entre tipos de parcela

Considerando os diferentes tipos de parcelas (FM, FS e os 5 fragmentos, incluindo borda e interior para cada), a análise de variância (ANOVA de um fator) detectou efeitos significativos entre essas condições para o ψ_{ppt} ($F(3, 166) = 7.106$; $p < 0,001$), EF ($F(3, 166) = 7.28$; $p < 0,001$) e DF ($F(3, 166) = 13,85$; $p < 0,001$). Um teste de Tukey *a posteriori* mostrou que parcelas de florestas contínuas e fragmentadas se diferiram em grupos de maneira significativa ($p < 0,05$) para o ψ_{ppt} , DF e EF. A média dos fragmentos é caracterizada por menor espessura foliar (intimamente ligada a maior densidade) e menor (mais negativo) ponto de perda de turgor (Tabela 5). A diferença entre os

ambientes de borda e interior dos fragmentos, ou entre a floresta madura e secundária, não estão relacionadas com mudanças significativas na média em nenhuma das características funcionais medidas.

Tabela 5. Média e Desvio padrão (DP) das características das espécies para todas as parcelas estudadas. Abreviatura das características segue como na Tabela 2. Letras diferentes indicam grupos significativos para teste *post hoc* Tukey ($p < 0,05$).

Característica		FM	FS	F1	F2	F3	F4	F5	Total
EF (cm)	Média	0,018 ^a	0,019 ^a	0,014 ^b	0,014 ^b	0,016 ^b	0,012 ^b	0,015 ^b	0,016
	DP	0,004	0,006	0,006	0,004	0,005	0,004	0,004	0,005
MFE (g cm⁻²)	Média	0,0122	0,0110	0,0115	0,0129	0,0167	0,0104	0,0122	0,0127
	DP	0,003	0,003	0,004	0,003	0,009	0,003	0,003	0,005
DF (g cm⁻³)	Média	0,676 ^a	0,602 ^a	0,959 ^b	0,976 ^b	1,104 ^b	0,890 ^b	0,883 ^b	0,868
	DP	0,146	0,170	0,500	0,288	0,382	0,150	0,430	0,348
ψ_{ppt} (MPa)	Média	-1,56 ^a	-1,48 ^a	-1,73 ^b	-1,78 ^b	-1,91 ^b	-1,75 ^b	-1,75 ^b	-1,71
	DP	0,34	0,21	0,01	0,24	0,31	0,21	0,41	0,33
π_0 (MPa)	Média	-1,19	-0,92	-1,29	-1,31	-1,45	-1,34	-1,44	-1,28
	DP	0,33	0,19	0,37	0,29	0,37	0,28	0,40	0,36
CRA_{PPT} (%)	Média	86,3	80,3	79,0	83,1	83,8	81,7	84,9	83,5
	DP	3,6	6,0	5,0	6,3	5,4	4,1	4,1	5,4
ε (MPa)	Média	20,40	17,06	14,00	20,82	19,01	15,44	19,80	19,12
	DP	7,35	6,60	3,96	9,11	4,72	4,70	7,31	7,25
C_{TM} (mol m⁻² MPa⁻¹)	Média	0,745	0,882	1,392	0,667	0,660	0,932	0,801	0,792
	DP	0,421	0,343	0,588	0,505	0,336	0,405	0,590	0,491

A diferença significativa entre florestas contínuas e fragmentos nas médias por espécie do ψ_{ppt} (Tabela 5) indica que as áreas fragmentadas potencialmente selecionam composições de espécies mais aptas a resistir a seca, i.e., a manter condutância estomática, condutância hidráulica e trocas gasosas a menores valores de potencial hídrico do solo. Isso pode estar relacionado, na escala local, tanto com o microclima mais seco associado aos fragmentos, impulsionado pela matriz de pasto, que induz um microclima mais quente e com maior demanda evaporativa, quanto na escala regional, pelo clima mais sazonal da região dos fragmentos em relação às florestas contínuas do

PESM (Item 3), uma vez que regiões costeiras recebem maiores quantidades de chuva (no ano todo) em relação a florestas de regiões mais interiores (Cartes, 2003). Somado a isso, a média para FS não teve diferenças significativas para a FM, indicando que o ψ_{ppt} pode não responder de maneira sólida a dinâmicas sucessionais em estágios médio-tardios. Zhu *et al.* (2013) também não encontrou diferenças significativas entre florestas secundárias e tardias para o ponto de perda de turgor, em espécies de uma floresta subtropical.

É interessante notar que, em média, a MFE - característica-chave que, globalmente, reflete custo de construção e a estratégia de uso do carbono (Wright *et al.*, 2004) - não é significantemente diferente entre florestas contínuas e fragmentos (em toda sua diversidade de tamanho e conectividade), mas seus componentes DF e EF apresentam diferenças significativas nesses ambientes, sendo mais responsivos às condições ambientais consideradas.

A diferença significativa de DF entre regiões de florestas contínuas e fragmentos reflete a diminuição na EF e pode estar associada com alguns trabalhos que confirmam um decréscimo significativo na densidade foliar em função da disponibilidade de água, em regiões e biomas diferentes (Niinemets, 2001; Witkowski & Lamont, 1991), atrelando seu valor adaptativo a paredes celulares mais espessas e menores espaços intercelulares, que poderiam atuar mantendo o fluxo de água do solo seco, e aumentando a resistência das células foliares ao colapso (Oertli *et al.*, 1990).

b. Correlações e Regressão

As correlações (de Pearson) entre as características funcionais das espécies, considerando todo o conjunto de dados, estão listadas na Tabela 6. As correlações negativas mais fortes foram entre o ϵ x C_{TM} ($r_p = -0,66$; $p < 0,001$) e EF x DF ($r_p = -0,58$; $p < 0,001$). As correlações positivas mais fortes foram entre ψ_{ppt} x π_0 ($r_p = 0,89$; $p < 0,001$) e MFE x DF ($r_p = 0,55$; $p < 0,001$). As correlações mais fracas foram entre MFE x ψ_{ppt} ($r_p = -0,27$; $p < 0,01$) e EF x π_0 ($r_p = 0,26$; $p < 0,01$). É importante reiterar que os valores de potencial hídrico (ψ_{ppt} e π_0) são negativos, portanto, um baixo valor dos mesmos significa um valor mais negativo.

Tabela 6. Coeficientes de correlação de Person (r_p) entre as características funcionais das espécies. * $p < 0,01$; ** $p < 0,001$. Correlações não significativas foram omitidas (-). EF, espessura foliar; MFE, massa foliar específica; DF, densidade foliar; ψ_{ppt} , ponto de perda de turgor; π_0 , potencial osmótico no turgor máximo; ϵ , módulo de elasticidade; C_{TM} , capacitância no turgor máximo; CRA_{ppt} , conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgor.

r_p	EF	MFE	DF	ψ_{ppt}	π_0	ϵ	C_{TM}
MFE	0,35**						
DF	-0,58**	0,55**					
ψ_{ppt}	-	-0,27*	-0,33**				
π_0	0,26*	-	-0,34**	0,89**			
ϵ	-	-	-	-0,42**	-0,38**		
C_{TM}	-	-	-	0,53**	0,49**	-0,66**	
CRA_{ppt}	-	-	-	-	-0,42**	0,36**	-0,36**

A alta correlação positiva encontrada ($\pi_0 \times \psi_{ppt}$; 0,89) já é bem descrita na literatura sobre o assunto (item 1.4), sendo um o ajuste osmótico do outro, e ambos são indicadores confiáveis de resistência à seca entre e nos biomas. As variações na DF são resultado das variações na MFE e/ou na EF, tendo comumente uma tendência oposta com a última (correlação -0,58, Tabela 6). O MFE correlacionou positivamente com ambas DF e EF, sendo a correlação mais forte com a primeira por conta da Equação 3. Assim, um incremento de densidade dos tecidos parece estar mais ligado à diminuição da espessura foliar, do que aumento da massa por unidade de área foliar nas espécies. Folhas densas costumam possuir células menores, em maior quantidade e mais compactadas e/ou com paredes mais espessas, em contraposição à folhas espessas, que podem ter maior número de camadas do mesofilo e/ou células maiores (Cutler *et al.*, 1997; Niinemets, 1999). Embora todas as características estruturais (MFE, EF e DF) das espécies tenham se correlacionado entre si, o que era esperado pela dependência dimensional desses atributos, houveram poucas correlações significativas com os parâmetros PV em relação às previstas nas hipóteses. De modo geral, a MFE e seus determinantes são parcialmente independentes das características hidráulicas da folha e planta, como também observado por Sack *et al.*, 2003, com exceção da DF com ψ_{ppt} e π_0 . Essa observação vai parcialmente em oposição ao hipotetizado (item 2.4.a), que estrutura e hidráulica estariam melhor coordenados nas espécies (e.g., alta C_{TM} teria associação com alta EF). Na floresta Amazônica, Marecháux *et al.* (2015) encontrou que espécies sensíveis à seca também podem apresentar tanto alto quanto baixa MFE, o que explica parcialmente a fraca correlação significativa de -0,26 entre MFE e ψ_{ppt} . A alta correlação entre ψ_{ppt} e π_0 corresponde a ligação direta entre aumento na concentração de íons/osmólitos e a

manutenção da pressão de turgor a potenciais hídricos mais negativos, referido na literatura como ajuste osmótico (Barlett *et al.*, 2012; Lenz *et al.*, 2006; Niinemets, 2001).

Uma das correlações esperadas entre as espécies, e também observada na literatura, era da DF com o ε , uma vez que o último representa condições das paredes celulares: um alto ε significa paredes celulares, em média, mais rígidas (i.e., menos elásticas). Em alguns estudos essa correlação pode ser observada, como em Niinemets (2001), mas não foi significativa na abordagem das espécies do trabalho. Aparentemente, existem fatores que não afetam a densidade dos tecidos foliares, mas que afetam a variação do potencial de pressão (ou de turgor). A correlação negativa do ε com ψ_{ppt} e π_0 , em consonância com outros (Niinemets, 2001; Scoffoni *et al.*, 2014), aponta que baixa elasticidade (ou alta rigidez) é importante para pressão de turgor, pois permite que o potencial hídrico mude em uma amplitude maior, para uma dada mudança na quantidade de água. Possivelmente, a elasticidade atua de maneira coordenada com o ajuste osmótico para garantir maiores gradientes de potencial hídrico entre o solo e a folha ($\Delta\psi_n$), com maior captação de água (Bowman & Roberts, 1985) e menor encolhimento/deformação das células e tecidos (Niinemets, 2001). Frequentemente, há um aumento simultâneo no ε e diminuição no potencial osmótico no tecido em resposta ao estresse (Bowman & Roberts, 1985), não existindo um determinante, mas sim uma atuação coordenada.

Valores altos de ε são descritos como pouco influentes ou insensíveis ao ψ_{ppt} (Barlett *et al.*, 2012; Niinemets, 2001) e estão mais associados a quantidade de água e suas flutuações. Assim, a correlação encontrada entre ε e CRA_{ppt} vai de acordo com a “Hipótese da Conservação da Água Celular” (Jones, 1992), que foi a mais significativa para explicar o papel do ε na adaptação à seca na meta análise global de Barlett *et al.* (2012). A hipótese implica que o ε tem influência limitada ou negligível na manutenção

da pressão de turgor (ψ_{ppt}), mas sim na manutenção da quantidade de água nesse processo. Isso é, para tornar o ψ_{ppt} mais negativo, a folha diminui seu π_0 e consegue manter a pressão de turgor a déficits hídricos mais intensos, que está relacionado com manutenção da condutância estomática e condutividade hidráulica na lâmina foliar (Brodribb & Holbrook, 2003). No entanto, nesse processo, a tendência é perder uma maior quantidade de água até o momento da perda de pressão de turgor (ψ_{ppt}), e o ε teria um papel suporte de estabilizar/manter o conteúdo relativo de água na célula (i.e., CRA_{ppt}), prevenindo a desidratação abaixo de um limiar nocivo, o que vai no sentido da correlação entre ε e CRA_{ppt} (Figura 5). A manutenção da hidratação (volume ou quantidade de água) nos tecidos é importante para o funcionamento de enzimas e manutenção da estrutura dos tecidos foliares (Barlet *et al.*, 2012).

Um ψ_{ppt} mais negativo permite a célula manter sua integridade estrutural (Blackman *et al.*, 2010), e isso vai de acordo com a correlação significativa de uma alta DF com ψ_{ppt} e π_0 mais negativos (mesmo que não tenha tido com ε), parcialmente confirmando o hipotetizado (item 2.4.b), sobretudo porque ψ_{ppt} e π_0 são os mais relevantes/confiáveis indicadores de resistência à seca. Binks *et al.* (2016) encontrou correlações significativas (Pearson: 0,45) entre o ψ_{ppt} e a espessura do parênquima lacunoso, i.e., onde há mais espaços intercelulares pode haver menor capacidade de manutenção da integridade estrutural durante a desidratação, em que ocorre o encolhimento/deformação (na literatura referido como *shrinkage*) da espessura (principalmente dos espaços intercelulares) e área foliar. Em especial, o *shrinkage* é determinado por propriedades celulares, como os parâmetros das curvas pressão-volume (Scoffoni *et al.*, 2014): um alto *shrinkage* representa um alto encolhimento/deformação dos tecidos foliares com a desidratação e, como consequência, um maior incremento na

resistencia da passagem de água fora do xilema – onde o gargalo é mais pronunciado para a condutividade hidráulica. No trabalho de Scoffoni *et al.* (2014), uma menor porcentagem de perda de espessura foliar (PPE) – i.e., menor *shrinkage* associado a vulnerabilidade hidráulica - foi encontrada nas espécies com π_0 mais negativo e maiores ϵ .

Dos trabalhos que endereçam a ecofisiologia dos parâmetros de curvas Pressão-Volume, poucos abordam relação dos mesmos com a C_{TM} , i.e., a capacidade de estoque de água foliar, o que poderia trazer uma melhor compreensão não apenas do seu papel no uso da água e sua relação com aspectos estruturais da folha. Assim, um modelo linear foi construído para prever a C_{TM} (variável dependente) baseada no efeito fixo ϵ ($C_{TM} \sim \epsilon$). Posteriormente, um novo modelo foi construído somando o π_0 como efeito fixo ($C_{TM} \sim \epsilon + \pi_0$), por ser, junto com o ϵ , os componentes elástico e osmótico determinantes das relações hídricas abordadas. O modelo $C_{TM} \sim \epsilon$ foi significativo ($F(1,109)=84$, $p < 0,001$), com $R^2 = 0,43$ (Figura 8).

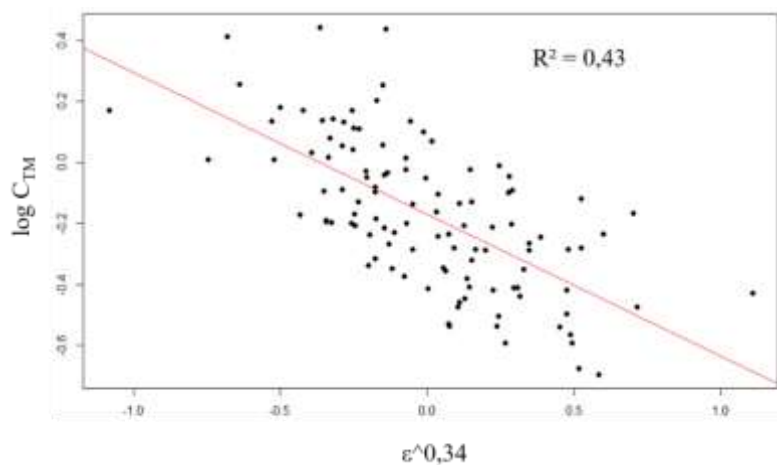


Figura 8. Modelo linear significativo ($F(1,109)=84$, $p < 0,001$) entre a variável dependente Capacitância foliar no turgor máximo (C_{TM} , $\text{mol m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$), transformado em log10, e o efeito fixo Módulo de elasticidade (ϵ , MPa), transformado a 0,34 potência.

O segundo modelo $C_{TM} \sim \varepsilon + \pi_0$ foi igualmente significativo no todo ($F(2,108)=54.59$, $p < 0,001$) e apresentou maior poder de explicação ($R^2 = 0,50$), demonstrando que a elasticidade e o potencial osmótico no turgor máximo são preditores de 50% da variação de capacidade de estocar água na folha. O ε explicou 43% da variância da C_{TM} (Figura 8), em parte porque a associação da C_{TM} com os outros parâmetros PV pode ser compreendida também pelo conceito de *shrinkage*. Usando tanto o ε quanto o π_0 , o poder de predição do modelo aumenta para 50%, e isso possivelmente está associado a relação entre minimizar ou despendar o volume de água.

Nas espécies abordadas, a C_{TM} teve correlações positivas com uma menor resistência à seca (i.e., ψ_{ppt} e π_0 menos negativos) e negativa com o ε , ou seja, com a rigidez/espessura das paredes celulares (Tabela 6), que também é determinada pela quantidade de lignina nos tecidos foliares (Hacke *et al.*, 2001). De modo geral, uma maior porcentagem de lignina foliar (associado a um alto ε) está associada a uma arquitetura hidráulica mais compartimentalizada, uma vez que tecidos lignificados podem estar isolados, num sentido hidráulico, de todos outros tecidos, reduzindo a proporção de tecidos foliares que contribuem ativamente para a corrente de transpiração (Blackman & Brodribb, 2011). Complementar a isso, possivelmente um tecido com maior elasticidade acomoda maior quantidade relativa de água em momentos de maior suprimento hídrico, e pode fornecer mais da mesma para o circuito hidráulico. Isso reforça o papel da capacitância foliar em manter a corrente de transpiração (descarregando a carga hidráulica dos tecidos para a mesma) frente a oscilações no suprimento hídrico e, em especial, seu papel, que pode estar muito mais atrelado a evitar a seca (Lamont & Lamon, 2000) do que a resisti-la (minimizar a perda de água; correlações da Tabela 6). Sack *et al.* (2003) observou uma correlação positiva (coeficiente Pearson: 0,68) da capacitância no turgor

máximo com a condutividade hidráulica da lâmina foliar e correlação negativa (coeficiente Pearson: -0,81) com a resistência (da passagem de água na lâmina foliar), mas não encontrou nenhuma correlação com características associadas a resistência a seca, incluindo o ψ_{ppt} , π_0 e ϵ . Assim, a adição das correlações que envolvem a C_{TM} permite uma melhor compreensão das estratégias das espécies para lidar com a seca em termos de resistência e evitação. A interpretação das correlações entre as características funcionais pode ser sintetizada na Figura 9.

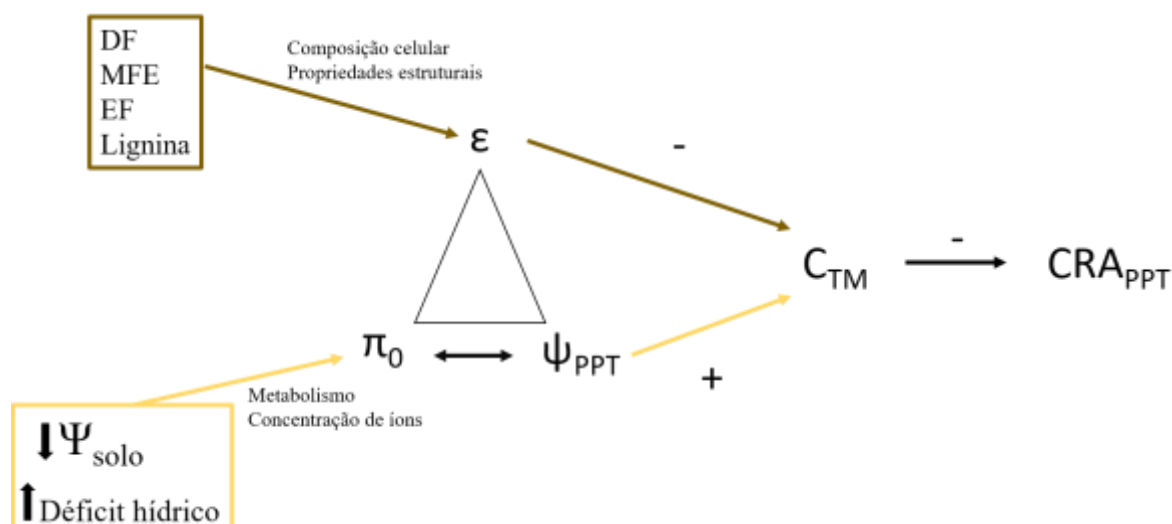


Figura 9. Interpretação das relações e correlações (Tabela 6) entre as características funcionais. Sinais representam correlações significativas encontradas: + correlação positiva; - correlação negativa. Triângulo indica uma ligação forte entre resistência à seca e baixa elasticidade. Sob déficit hídrico (representado por queda no potencial hídrico do solo (ψ_{solo}), a principal resposta da planta é diminuir seu π_0 , que garante um menor ψ_{ppt} , mantendo sua funcionalidade sob potencial hídrico mais negativos. Esse mecanismo tende a perda da quantidade de água na folha, que pode ser perigoso abaixo de certos níveis. Essa perda é minimizada por um alto ϵ e CRA_{PPT} (Hipótese da conservação de Água Celular), associados a paredes mais espessas, com maior quantidade de lignina e

menor *shrinkage* (Scoffoni *et al.*, 2014). Alternativamente, a quantidade de água pode ser despendida se a folha tem uma alta capacidade de estocar/fornecer água (no turgor máximo) de seus tecidos para a corrente de transpiração (alto C_{TM} , baixo CRA_{PPT}), que tampona flutuações no potencial hídrico e atrasa seus efeitos nocivos.

c. Análise de Componentes Principais

A ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais (ou descritores, para efeito da análise de ACP) somou 70,9% de explicação da variabilidade dos dados em seus dois eixos dos componentes principais (CP1: 47,121%; CP 2: 23,804%, Figura 5). O CP1 teve a maior contribuição positiva de π_0 (0,49), ϵ (0,52) e CRA_{PPT} (0,44); e negativa de C_{TM} (-0,54). Para o CP2, a maior contribuição positiva foi de DF (0,85), que basicamente explicou sozinho este eixo.

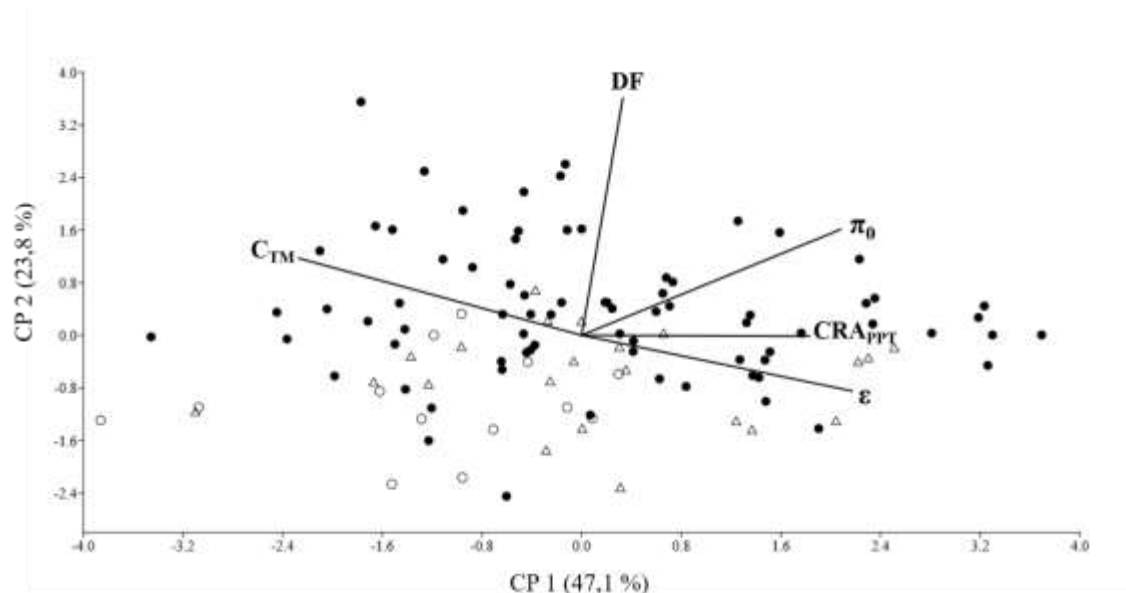


Figura 10. Ordenação das espécies no espaço reduzido das características funcionais, relacionadas à estrutura e hidráulica foliar, ao longo dos dois primeiros eixos de

componentes principais (CPs), que somam 70,9 % da variabilidade dos dados. Círculos pretos, espécies de fragmentos; círculos brancos, espécies de floresta secundária (FS); triângulos, espécies de floresta madura (FM). A abreviação das características corresponde à Tabela 2.

Com base na ACP por espécies, o eixo principal 1 vai de uma região com alto (i.e., mais negativo) potencial osmótico no turgor máximo (e ponto de perda de turgor, omitido pela alta correlação de 0,89 com o primeiro) - indicadores de resistência à seca - alta rigidez (baixa elasticidade da parede celular), associada a alta retenção de água no ponto de perda de turgor (Tabela 6 para correlações), até uma região de alta capacitância foliar. É importante lembrar que os valores de potencial hídrico são negativos, mas foram transformados em valores positivos para facilitar a visualização na ACP.

As espécies provindas de fragmentos florestais se distribuem ao longo de todo o CP1, mostrando que nesses ambientes existem tanto espécies com estratégias de resistência quanto evitação, em relação ao uso da água, e isso possivelmente é determinado por variações ambientais e/ou estágio sucessional - particulares de cada fragmento. Em relação ao CP 2, as espécies dos fragmentos tem distribuição mais acentuada na região escleromórfica (alta DF), o que também vai de acordo com a diferença significativa na DF entre áreas de florestas contínuas e fragmentadas (Tabela 5). O escleromorfismo pode ser compreendido como a quantidade de energia, nutrientes e matéria seca na estruturação de cada unidade de área foliar (Rizzini, 1976).

Por outro lado, as espécies de florestas contínuas tiveram uma distribuição mais restrita em relação aos fragmentos, majoritariamente distribuídas na porção negativa do CP 2, sendo a distribuição de espécies da FM relativamente espaçada ao longo do CP 1 (Figura 10), mostrando que a diversidade das espécies na FM implica na ocorrência de

diferentes estratégias de uso da água, mas quanto à alocação de carbono na folha, se distribui majoritariamente em uma região definida por baixa DF (por conta das dimensões estruturais discutidas anteriormente, esta região pode ser definida, alternativamente, como alta EF). As espécies da FS tiveram a distribuição mais limitada, ocorrendo basicamente em uma região de baixa resistência à seca e baixa DF, o que ressalta uma potencial vulnerabilidade das espécies dessa parcela frente a um evento de seca anômalo, considerando o clima úmido e estável do PESM.

4.3. Características funcionais escalonadas para comunidade (CWM)

a. Análise de Componentes Principais das comunidades

A ACP realizada com as médias das características funcionais escalonadas para comunidade explicou 78,2 % da variabilidade dos dados em seus dois primeiros eixos (CP 1: 44,1%; CP 2: 34,1 %; Figura 11). O CP 1 tem sua porção positiva explicada pela MFE (0,50), ϵ (0,50) e CRA_{ppt} (0,48), e negativa por C_{TM} (-0,44). O CP 2 é explicado, na porção positiva, por ψ_{ppt} (0,75), e negativa, por EF (-0,66). Os valores negativos de potencial hídrico, como na escala das espécies, foi transformado em valores positivos para melhor visualização/interpretação.

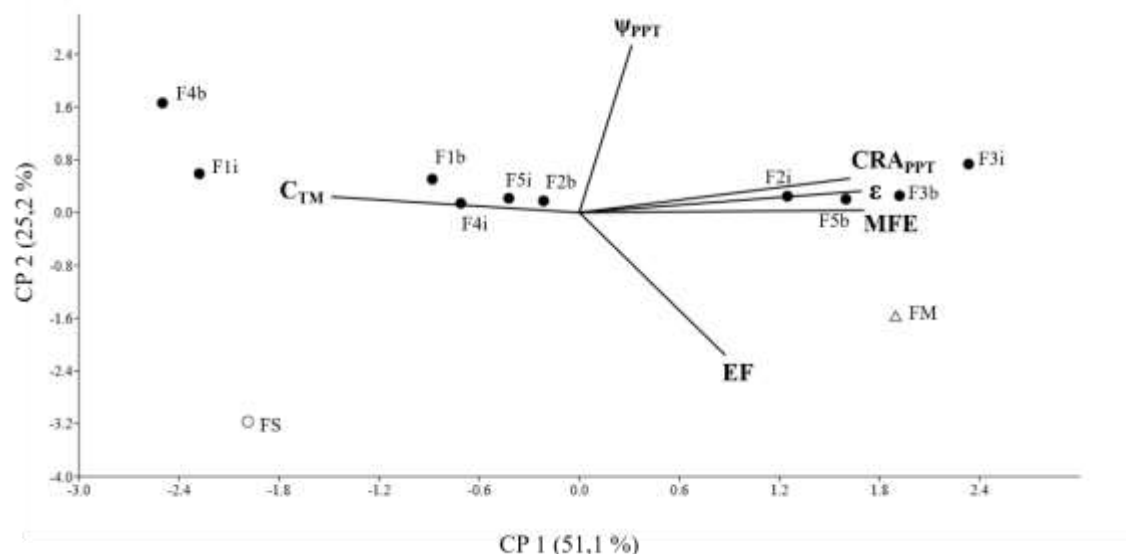


Figura 11. Ordenação das comunidades no espaço das características funcionais (escalonadas para comunidade, em negrito), ao longo dos dois primeiros eixos de componentes principais (CPs), que explicam 76,3 % da variabilidade dos dados. Círculos pretos, comunidades de fragmentos (b, borda; i, interior); círculo branco, floresta secundária (FS); triângulo, floresta madura (FM). A abreviação das características corresponde à Tabela 2.

A estrutura dos componentes principais (CPs) se manteve relativamente conservada na escala da comunidade. A porção positiva do CP 1 mostra que, embora nas folhas das espécies um alto módulo de elasticidade (ϵ) não corresponda a alta MFE, quando a estrutura da comunidade tem dominância de ϵ (e dos outros indicadores de resistência à seca), isso é acompanhado por alta MFE (com a tendência de uma alta densidade de tecidos, Figura 10), indicando uma coordenação entre custo de construção foliar e resistência à seca, na escala da comunidade. Isso é, embora características não tenham uma dependência/ligação funcional na escala da folha-planta, elas são co-selecionadas na escala da comunidade nos fragmentos. Isso também pode ser observado

pelo fato que, C_{TM} e EF não tem correlação nas espécies, mas a FS possui uma coordenação entre altos valores dos dois).

Embora as espécies da FM se distribuíssem ao longo de todo eixo, mesmo que de uma forma não homogênea (Figura 9), na escala da comunidade, a FM se ordenou em uma região do CP 1 definida por dominância de espécies com alto investimento estrutural e conservação de água, acompanhado de baixa elasticidade, muito embora não acompanhada por uma dominância de um ψ_{ppt} mais negativo. Assim, é menos evidente a dominância de uma estratégia de resistência ou evitação à seca na floresta de estágio tardio, em relação aos fragmentos e à FS, que se isolou na região de menor resistência à seca e dominância de alta C_{TM} (evitação). No entanto, para o CP 2, tanto a FS como a FM estão na porção mais negativa (Figura 10). A manutenção do turgor é menos expressiva na FM, muito embora as outras características associadas à conservação de água na folha o sejam. Somado com a posição de alta EF, indica que nessa comunidade, aspectos de investimento estrutural e alocação de carbono na folha são mais determinantes para a adaptação nas condições ambientais.

Lochbeck (2011) encontrou um aumento na espessura foliar significativo ao longo da sucessão de florestas úmidas e secas. Considerando que as espécies dominantes da FM e FS são de dossel e estão em local com baixa disponibilidade de nutrientes, a dominância de EF pode estar associada a um incremento na capacidade fotossintética, ligado a maior número de camadas de células e compostos fotossintéticos por unidade de área (Nobel, 1977; Witkowski & Lamont, 1991), maior superfície de área de mesófilo por área foliar para fixação de CO_2 , associado com um incremento nas taxas fotossintéticas e condutividade hidráulica (Sack & Tyree, 2005; Sack *et al.*, 2003), sem grande aumento de área foliar, o que evita o sombreamento próprio e aumenta o potencial fotossintético

das folhas (Niinemets, 2001), particularmente desejável em ambientes com alta área basal total, como são a FM e FS (Tabela 1). Além disso, a dominância de EF também está associada a manutenção de uma maior longevidade, importante para espécies de crescimento lento e a características associadas a conservação de recursos, como carbono e nutrientes (Lohbeck *et al.*, 2015; Wright *et al.*, 2004).

Por outro lado, comunidades de paisagem fragmentada tendem a se distribuírem em uma região do CP 1 dominada por resistência à seca/conservação de água e estrutura foliar até uma região dominada por alta capacitância (i.e., capacidade de manutenção das taxas de transpiração) e baixa MFE (Figura 11; ver também as médias de MFE para F1 e F4 na Tabela 5). Esse agrupamento de características na última região mencionada estão ordenadas as comunidades de fragmentos com baixa diversidade e alta dominância de espécies (F1 e F4, dominados basicamente por *Piptadenia gonoacantha* e *Tibouchina pulcra*, respectivamente; Anexo B), que são características de ambientes de estágios sucessionais iniciais, onde há menor riqueza de espécies (van Breugel *et al.*, 2006), maior disponibilidade de recursos como luz e nutrientes e predominância de uma estratégia aquisitiva dos recursos, na forma de uma baixa massa foliar específica (Lohbeck, 2014; Lavorel *et al.*, 2007), que corrobora a baixa MFE encontrada nessa região. Além disso, a região de alta capacitância do F1 e F4 são acompanhadas por alto (menos negativo) ψ_{ppt} , padrão encontrado por Zhu *et al.* (2013) em estágios iniciais de uma floresta subtropical.

Embora não haja uma correlação entre MFE e C_{TM} (Tabela 6), as comunidades que tem alta C_{TM} também selecionam por baixa MFE, indicando uma certa coordenação, na escala da comunidade, entre baixo custo de construção foliar e manutenção da transpiração (ganho de carbono, estratégia aquisitiva; Wright *et al.*, 2004; Lohbeck *et al.*, 2015), mesmo que seja por um tempo limitado. Uma vez que a capacitância permite a

sobrevivência por períodos curtos e/ou flutuações de seca, um aumento anômalo do período seco nessa região é potencialmente perigoso para comunidades alinhadas nessa porção do contínuo.

Seguindo essa linha, uma vez que em fragmentos com maior diversidade de árvores (ligados a estágios sucessionais mais avançados) não representam ambientes ricos em recursos (mais ligados a estratégia aquisitiva de recursos, como alta fotossíntese, condutância hidráulica e capacitância foliar), prevalece um uso mais conservativo da água, na forma de uma alta resistência hidráulica (porção positiva do eixo 1), alta DF e alta MFE, sendo a última uma característica crucial para sucessão secundária (Garnier *et al.*, 2004). A ocupação de uma região conservativa, no caso dos fragmentos, é diferente da FM e FS (mais associada a EF), provavelmente por conta de fatores associados a paisagem fragmentada.

Na ACP, não houve uma clara distinção na distribuição dos fragmentos no espaço dos eixos em relação a sua proximidade com Taubaté ou PESM, que representam climas com sazonalidade mais e menos acentuadas, respectivamente (item 3.2) e, na Análise de variância/teste Tukey (Tabela 5), nenhum agrupamento em relação à distância do PESM foi observado. No todo, os fragmentos estão alinhados, em sua estrutura, com características que permitem lidar com déficit hídrico (seja resistindo ou suportando/se mantendo) e por isso não há comunidades de fragmentos ordenadas na região de, estritamente, alto (menos negativo) ψ_{ppt} e π_0 . Esse contínuo de estratégias (chamado aqui de resistência: evitação) do uso da água distinguiu diferentes fragmentos, uma vez que os mesmos se distribuíram ao longo desse contínuo, o que possivelmente está ligado com sua dinâmica sucessional e/ou características ambientais, mas não distinguiu claramente

entre florestas fragmentadas e contínuas, e, portanto, não está diretamente ligado com a fragmentação da paisagem em si (Figura 10).

Ainda em relação ao eixo de uso da água, a FM se assemelha mais a alguns fragmentos (provavelmente em estágios mais avançados da sucessão, como discutido anteriormente), que juntos se distribuem na região mais conservativa da água, com alta MFE. Embora a FM represente uma floresta ombrófila com disponibilidade de água ampla e estável ao longo do ano, o alto custo de construção e longevidade foliar - associado a estratégia conservativa de recursos, dominante nos estágios tardios (Diaz, 2007) – pode ter levado a dominância de atributos voltados para conservação de água, na forma de um alto módulo de elasticidade e CRA_{PPT} , que não necessariamente representam uma adaptação às condições de limitação hídrica desse ambiente, mas uma consequência da economia do carbono. Alternativamente, a ordenação da FM nesta região pode refletir a alta diversidade funcional encontrada em um estágio sucessional tardio (Lohbeck et al, 2014; Joly et al, 2014). Adicionalmente, a FS se assemelha mais ao grupo de fragmentos com alta dominância de espécies, em relação ao CP 1, associados a baixo custo de construção foliar, baixa resistência à seca e alta capacitância foliar, que provavelmente é explicado pela menor ABT e estágio sucessional, que reflete a dominância de árvores com crescimento rápido.

Em boa parte das comunidades de fragmentos, por outro lado, apesar de possuírem estruturas variadas (em termos de estágio sucessional, ABT, N70, tamanho e conectividade), selecionam pela dominância de fenótipos capazes de lidar com a seca, seja pela dominância de conservação de água/resistência à seca, ou pela dominância da alta capacidade de estoque de água e manutenção do circuito hidráulico (evitação à seca),

mostrando uma tendência de diferentes comunidades fragmentadas em tipos funcionais contrastantes, uma provável atuação de um filtro ambiental associado a maior seca.

Assim, as florestas contínuas e os fragmentos, distintos em relação à fragmentação da paisagem, altitude e pronúncia da sazonalidade, podem ser distinguidos pela capacidade de resistir à seca (isto é, se manter funcional à potenciais hídricos mais negativos).

5. Considerações Finais

O trabalho mostrou que nas florestas da Mata Atlântica há, potencialmente, uma grande diversidade de respostas à seca, tanto pela amplitude do mais importante indicador de resistência à seca – o ponto de perda de turgor – como pela estrutura dos eixos de estratégias multivariadas. A amplitude do ponto de perda de turgor é similar a encontrada para a média de florestas tropicais úmidas ao redor do mundo, provavelmente devido a grande heterogeneidade ambiental e paisagens fragmentadas, que caracterizam as florestas desse bioma - tão cruciais para conservação.

Na escala das espécies, a hipótese de que uma folha com maior investimento estrutural - mais densa, e com maior massa por unidade de área – seria acompanhada por características ligadas à resistência à seca e conservação de água, como alta manutenção de turgor e rigidez das paredes celulares, foi parcialmente contemplada. Apesar da confirmação da correlação entre a densidade dos tecidos e resistência à seca, demais correlações entre estrutura e hidráulica foram fracas ou inexistentes. Adicionalmente, as correlações entre características hidráulicas permitiram a compreensão da coordenação entre manutenção do turgor e rigidez nas paredes celulares, associada a alta conservação

da quantidade de água, de um lado, e alta elasticidade e capacitância, associada a maior evitação de água, do outro. Essas relações podem ser interpretadas, em parte, pelo processo de contração ou *shrinkage*, que está ligado à capacidade da folha em manter a estrutura do mesofilo no processo de desidratação. Embora hidráulica e estrutura se distingam em eixos multivariados diferentes, na escala das espécies, quando as comunidades são consideradas há incorporação desses dois aspectos em ambos os eixos.

. Quando espécies são consideradas, o eixo de escleromorfismo é mais eficiente em distinguir espécies de floresta contínuas e fragmentadas, respectivamente, do que o eixo de uso da água (i.e., resistência até evitação à seca). Quando a escala da comunidade é considerada, as florestas contínuas se posicionam em uma região definida por menor resistência à seca (em termos do ψ_{ppt}), em relação aos fragmentos. No entanto, a floresta madura se assemelha mais a fragmentos mais diversos e com dominância de alto investimento estrutural da folha, com alta conservação de água, e a floresta secundária se assemelha a fragmentos com menor diversidade de espécies e alta capacitância foliar (evitação à seca). Isso confirma, em parte, a hipótese da dominância de espécies tolerantes à seca nos fragmentos, e também a complementa em termos das estratégias observadas, com potencial papel da capacitância. Curiosamente, as comunidades de fragmentos e a floresta secundária, que estão nas regiões de evitação à seca, possuem baixa diversidade e baixa massa foliar por área, indicando um potencial papel da capacitância em estágios sucessionais iniciais e/ou no design aquisitivo de recursos.

Por fim, o trabalho representa um levantamento inédito de como características estruturais e ligadas às relações hídricas foliares estão distribuídas na Mata Atlântica. Estudos futuros que enderecem como tipos distintos de fragmentos – e.g., em relação à tamanho, conectividade, histórico de distúrbio - estão ligados à distribuição dessas

estratégias são essenciais para o desenvolvimento de ferramentas para conservação das florestas na Mata Atlântica.

6. Referências Bibliográficas

- Allen, C.D., Macalady, A., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kizberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., 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. *Forest Ecology and Management*. 259 (4): 660–684.
- Alvares C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M, Sparovek, G.** 2014. Köpen's climate classification map for Brazil. *Metereologische Zeitschrift*. 11 (6): 711-728.
- Bartlett, M.K., 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. *Ecol. Lett.* 15: 393–405.
- Bateman, R.M., Crane, P.R., Dimichele, W.A., Kenrick, P.R., Rowe, N.P., Speck, T., Stein, W.E.** 1998. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 29: 263–292.
- Bernacchi, C.J. & VanLoocke, A.** 2015. Changing Environment: A Dominant Role for Water. *Plant Biol.* 66: 599-622.
- Binks, O., Meir, P., Rowland, L., da Costa, A.C.L., Casconcelos, S.S., de Oliveira, A.A.R., Ferreira, L., Christoffersen, B., Nardini, A., Mencuccini, M.** 2016.

Plasticity in leaf-level water relations of tropical rainforest trees in response to experimental drought. *New Phytologist*. 211: 477-488.

Blackman, C.J., Brodribb, T.J., Jordan, G.J. 2010. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist*. 188: 1113–1123

Blackman, C.J. & Brodribb, T.J. 2011. Two measures of leaf capacitance: insights into the water transport pathway and hydraulic conductance in leaves. *Functional Plant Biology*. 38: 118-126.

Bowman, W. D. & Roberts, S.W. 1985. Seasonal changes in tissue elasticity in chaparral shrubs. *Physiologia Plantarum*. 65: 233–236.

Brodribb, T.J. & Holbrook, N.M. 2003. Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. *New Phytologist*. 158: 295-303.

Camargo, J.L.C., Kapos, V. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*. 11:205-221.

Cartes, J.L. 2003. Brief history of conservation in the interior Atlantic Forest. In: Galindo-Leal, C., Câmara, I.G. (Eds.), *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. Island Press, Washington, DC. 269–287.

CEPAGRI – Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura. Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP).
<http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html>

- Cheung, Y.N.S., Tyree, M.T., Dainty, J.** 1975. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Canadian Journal of Botany*. 53: 1342–1346
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Ni, J.** 2001. Measuring net primary production in forest: concepts field methods. *Ecological Applications*. 11 (2): 356-370.
- Corlett, R. T.** 2016. The Impacts of Droughts in Tropical Forests. Corlett. *TRENDS in Plant Science*. 21 (7): 584 - 593.
- Cotler, H., Ortega-Larrocea, M.P.** 2006. Effects of land use on soil erosion in a tropical dry forest ecosystem, Chamela watershed, Mexico. *Catena*. 65 (2): 107-117.
- Cutler, J. M., Rains, D.W., Loomis, R.S.** 1997. The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiologia Plantarum*. 40: 255–260.
- Daisy, D.H. & Wright, S.J.** 2009. The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation*. 142: 2833-2843.
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, III. F.S., Tecco, P.A., Gurvich, D.E., Grigulis, K.** 2007. Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In: Canadell J, Pitelka LF, Pataki D (eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Chapter 13. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Dunn, R.R.** 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conserv. Biol*. 18 (2): 302–9.
- Eamus, D., Huete, A., Yu, Q.** 2016. *Vegetation Dynamics: A synthesis of Plant Ecophysiology, Remote Sensing and Modelling*. Cambridge University Press. 43-36.

- Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L., Hubbell, S.P.** 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447: 80-83.
- Farah, F.T., Rodrigues, R.R., Santos, F.A.M., Tamashiro, J.Y., Shepherd, G.J., Siqueira, T., Batista, J.L.F., Manly, B.J.F.** 2014. Forest destructuring as revealed by the temporal dynamics of fundamental species – case study of Santa Genebra Forest in Brazil. *Ecological Indicators*. 37: 40–44.
- Fisch, G.** 1995. Caracterização climática e balanço hídrico de Taubaté (SP). *Revista Biociências, Taubaté*. 1 (1): 81-90.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., Manning, A.D.** 2006. Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 4: 80–86.
- Fonseca, C.R., Ganade, G., Baldissera, R., Becker, C.G., Boelter, C.R., Brescovit, A.D., Campos, L.M., Fleck, T., Fonseca, V.S., Hartz, S.M.** 2009. Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142: 1209–1219.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J-P.** 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*. 85: 2630–2637.
- Hacke, U.G., Stiller, V., Sperry, J.S., Pittermann, J., McCulloh, K.A.** 2001. Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiology*. 125: 779–786.

- Joly, C.A., Aïdar, M.P.M., Klink, C.A., McGrath, D.G., Moreira, A.G., Moutinho, P., Nepstad, D.C., Oliveira, A.A., Pott, A., Rodal, M.J.N., Sampaio, E.V.S.B.** 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Cien. Cult.* 51 (5-6): 331-348.
- Joly, C.A., Assis, M.A., Bernacci, L.C., Tamashiro, J.Y., Campos, M.C.R., Gomes, J.A.M.A., Lacerda, M.S., Santos, F.A.M., Pedroni, F., Pereira, L.S., Padgurschi, M.C.G., Prata, E.M.B., Ramos, E., Torres, R.B., Rochelle, A., Martins, F.R., Alves, L.F., Vieira, S.A., Martinelli, L.A., Camargo, P.B., Aïdar, M.P.M., Eisenlohr, P.V., Simões, E., Villani, J.P., Belinello, R.** 2012. Floristic and phytosociology in permanent plots of the Atlantic Rainforest along an altitudinal gradient in southeastern Brazil. *BiotaNeotrop.* 12 (1).
- Joly, C.A.** 2013. ECOFOR: Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas em áreas alteradas pelo homem nas Florestas Amazônica e Atlântica. Projeto Temático FAPESP 12/51872-5
- Joly, C.A., Metzger, J.L., Tabarelli, M.** 2014. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytol.* 204 (3): 459-473.
- Jones, H.G.** 1992. *Plants and Microclimate.* Cambridge University Press, Cambridge. 2 ed.
- Kaiser, W. M.** 1987. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiologia Plantarum* 71:142–149.

- Lambers, H. & Poorter, H.** 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*. 23: 187-261.
- Lamont, B.B., Lamont, H.C.** 2000. Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure–volume curves and chlorophyll fluorescence. *Physiologia Plantarum*. 110: 64–71.
- Laurance, S.G., Campbell, M., Abernethy, K., Alvarez, P. et al.** 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* 489: 290–294.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., Urcelay, C.** 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? In: Canadell J, Pitelka LF, Pataki D (eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Chapter 13. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Legendre, P. & Legendre, L.** 1998. *Numerical ecology*. Elsevier. 2 ed.
- Lenz T.I., Wright, I.J., Westoby, M.** 2006. Interrelations among pressure–volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiologia Plantarum*. 127: 423–433.
- Lohbeck, M.** 2014. *Functional ecology of tropical forest recovery*. Thesis, Wageningen University, Wageningen, NL. ISBN 978-94-6257-161-7. 224 pgs.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, E., Meave, J.A., Poorter, L., Bongers, F.** 2015. Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. *PLoS ONE* 10 (4): e0123741.

- Lopes, A.V., Girão, L.C., Santos, B.A., Peres, C.A., Tabarelli, M.** 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 142: 1154–1165.
- Malhi, Y.** 2012. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*. 100: 65-75.
- Malhi, Y., Gardner, T.A., Goldsmith, G.R., Silman M.R., Zelazowski P.** 2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*. 39: 125-159.
- Marchiori, N. M., Rocha, H. R.; Tamashiro, J.Y., Aidar, M.P.M.** 2016. Composição da comunidade arbórea e biomassa aérea emu ma Floresta Atlântica secundária, Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil. *CERNE*. 22(4): 501-514.
- Maréchaux, I., Barlett, M. K., Sack, L., Baraloto, C., Engel, J., Joetzjer, E., Chave J.** 2015. Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Functional Ecology*. doi: 10.1111/1365-2435.12452
- Markesteijn L.** 2010. Drought tolerance of tropical tree species; functional traits, trade-offs and species distribution. Thesis, Wageningen University, Wageningen, NL. ISBN 978-90-8585-534-7. 204 pgs.
- Markesteijn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L., Bongers, F.** 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment*. 34: 137–148.

- Martins, S.C.** 2010. Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo. Tese de Doutorado, Centro de Energia São Paulo, Piracicaba.
- 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 (4): 719–739.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M.** 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution.* 21 (4): 178-185.
- Meinzer, F.C., Clearwater, M.J., Goldstein, G.** 2001. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environ Exp Bot* 45: 239–262.
- Monteiro, C.A.** 1971. Análise rítmica em climatologia. São Paulo, IGEOG/USP.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature.* 403: 853-85.
- Niinemets, U.** 1999. Research review: Components of leaf dry mass – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytol.* 144: 35–47.
- Niinemets, U.** 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology.* 82: 453–469.
- Nobel, P. S.** 1977. Internal leaf area and cellular CO₂ resistance: photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species. *Physiologia Plantarum.* 40:137–144.

- Nunes-Neto, N. F., do Carmo, R. S., El-Hanil, C. N.** 2013. O conceito de função na ecologia contemporânea. *Rev. Filos.* 25 (36): 43–73.
- Oertli, J. J., Lips, S.H., Agami, M.** 1990. The strength of sclerophyllous cells to resist collapse due to negative turgor pressure. *Acta Oecologica*. 11:281–289.
- Oliveira, M.A., Grillo, A.S., Tabarelli, M.** 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx*. 38: 389–393.
- Padgurschi M. De C.G., Pereira L. De S., Tamashiro J. Y., Joly, C.A.** 2011. Composição e similaridade florística entre duas áreas de Floresta Atlântica Montana, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica*. 11 (2): 139-152.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F.C.** 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant Cell Environment*. 36 (2): 405-18.
- Poorter, L. & Bongers, F.** 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rainforest species. *Ecology*. 87: 1733–1743.
- Pritchard, J.** 2001. Turgor pressure. *Encyclopedia of Life Sciences*. pg. 1-3.
- R Core Team.** 2015. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rizzini, C.T.** 1976. Tratado da Fitogeografia do Brasil: Aspectos ecológicos, sociológicos e florísticas. *Âmbito Cultural*, 2.

- Roberts, S.W., Strain, B.R., Knorr, K.R.** 1980. Seasonal patterns of leaf water relations in four co-occurring forest tree species: parameters from pressure–volume curves. *Oecologia*. 46: 330–337
- Rosado, B.** 2011. Ecologia funcional de árvores na mata atlântica: o papel de atributos morfológicos, grau de exposição da copa e altitude sobre o uso de água das espécies. Dissertação de mestrado, programa de pós de graduação em Ecologia da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP).
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F., Hirota, M.** 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141–1153.
- Sack, L., Cowan, P.D., Jaikumar, N., Holbrook, N.M.** 2003. The “hydrology” of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell and Environment*. 26: 1343– 1356.
- Sack, L. & Tyree, M.** 2005. Leaf hydraulics and its implications in plant structure and function. *Vascular Transport in Plants*. 93-114.
- Saito, T. & Terashima, I.** 2004. Reversible decreases in the bulk elastic modulus of mature leaves of deciduous *Quercus* species subjected to two drought treatments. *Plant Cell Environ.* 27: 863–875.
- Scholz, F.G., Philips, N.G., Bucci, S.J., Meinzer, F.C., Goldstein, G.** 2011. Hydraulic Capacitance: Biophysics and Functional Significance of Internal Water Sources in Relation to Tree Size. (eds.) *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function, Tree Physiology*. 4: 341-361.

- Schulte, P.J., Hinckley, T.M.** 1985. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. *Journal of Experimental Botany*. 36: 590–602.
- Scoffoni, C., Vuong, C., Diep, S., Cochard, H., Sack, L.** 2014. Leaf shrinkage with dehydration: coordination with hydraulic vulnerability and drought tolerance. *Plant Physiology*. 164: 1772–1788.
- Skelton, R.P., West, A.G., Dawson, T.E.** 2015. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *PNAS*. 112 (18): 5744-5749.
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., McNeill, J.** 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. A*. 369: 842-867.
- Schmitt C.B., Burgess N.D., Coad L., Belokurov A., Besanaçon C., Boisrobert L., Campbell, A., Fish, L., Gliddon, D., Humphries, K., Kapos, V., Loucks, C., Lysenko, I., Milles, L., Mills, C., Minnemeyer, S., Pistorius, T., Ravilious, C., Steininger, M., Winkel, G.** 2009. Global analysis of the protection status of the world's forests. *Biological Conservation* 142: 2122– 2130.
- Tabarelli, M., Villani, J.P., Mantovani, W.** 1993. Aspectos da sucessão secundária em trecho da floresta atlântica no parque Estadual da Serra do Mar, SP. *Rev. IF*. 5(1): 99-112.
- Tabarelli, M., Villani, J.P., Mantovani, W.** 1994. Estudo comparativo da vegetação de dois trechos de floresta secundária no Núcleo Santa Virgínia/SP. *Rev. IF*. 6(1): 1-11.
- Tabarelli, M., Pinto, L.P., Silva, J.M.C., Hirota, M.M., Bedê, L.C.** 2005. Desafios e oportunidades para conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade*. 1 (1): 132-138.

- Turner, N.C.** 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*. 58: 339-366.
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F.** 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*. 22: 663-674.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., & Lima, J.C.A.** 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal, Rio de Janeiro. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE. 123 p.
- Villagra, M., Campanello, P.I., Bucci, S.J., Goldstein, G.** 2013. Functional relationships between leaf hydraulics and leaf economic traits in response to nutrient addition in subtropical tree species. *Tree Physiol*. 00: 1-11.
- Westoby, M. & Wright, I. J.** 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 21 (5): 261-268.
- Witkowski, E.T.F. & Lamont, B.B.** 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*. 88: 486-493.
- Wright, I.J., Peter, B.R., Mark, W., David, D.A., Zdravko, B., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Comelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexaas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R.** 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*. 2403: 1-6.

Zhu, S.D., Song, J.J., Li, R.H., Ye, Q. 2013. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests. *Plant, Cell & Environment*. 36: 879– 891.

7. Anexos

Anexo A. Mudanças climáticas associadas ao Antropoceno.

Para além da conversão de florestas e fragmentação, adicionais modificações associadas ao Antropoceno, em escalas local e global, são o aumento da temperatura e mudanças na precipitação. As modificações associadas a composição atmosférica incluem gases de efeito estufa – CO₂ e vapor da água - que aquecem a atmosfera e aerossóis antropogênicos, partículas e poeira, que diminuem o tamanho mínimo e duração das nuvens e alteram a intensidade de precipitação (Malhi et al., 2014; Rosenfeld et al., 2008). Adicionalmente, a remoção da cobertura vegetal, além de provocar um aumento de temperatura, altera a quantidade de água que retorna para atmosfera via transpiração e diminui a evapotranspiração solo-atmosfera, mudando a formação, persistência e refletância das nuvens e distribuição de chuvas. Além de consequências para o ciclo da água, os ciclos biogeoquímicos também são afetados, uma vez que o aquecimento e seca da superfície terrestre alteram a ciclagem de nutrientes acima do solo e diminuem o dreno de carbono. O ciclo hidrológico nos trópicos tem se tornado, em média, mais sazonais e menos previsíveis em seus padrões de chuva (Feng et al., 2013)

Anexo B. Relação das espécies ou gêneros que compuseram 70% da área basal das parcelas de Floresta Madura, Secundária e borda e interior de cada um dos 5 fragmentos.

Levantamento de florística e fitosociologia: FM (Joly *et al*, 2012); FS (Marchiori *et al.*, 2015) e fragmentos (Gomes & Rochelle, dados não publicados).

Espécie	Área Basal Relativa (%)	Espécie	Área Basal Relativa (%)	Espécie	Área Basal Relativa (%)
Floresta Madura (FM)		Floresta Secundária (FS)		Fragmento 2 (borda)	
<i>Rapanea hermogenesii</i>		1,4 <i>Alchornea triplinervia</i>	48,6	<i>Croton floribundus</i>	11,3
<i>Mollinedia argyrogyna</i>		2,1 <i>Calyptanthus strigipes</i>	2,9	<i>Anadenanthera colubrina</i>	6,5
<i>Ocotea dispersa</i>		1,4 <i>Chrysophyllum viride</i>	4,4	<i>Casearia gossypiosperma</i>	3,1
<i>Chrysophyllum viride</i>	28,6	<i>Guapira opposita</i>	2,9	<i>Cordia sellowiana</i>	4,4
<i>Licania hoehnei</i>	9,9	<i>Inga marginata</i>	4,1	<i>Cupania tenuivalvis</i>	6,1
<i>Calyptanthus lucida</i>	2,0	<i>Licania hoehnei</i>	6,3	<i>Cupania vernalis</i>	14,7
<i>Cabralea canjerana</i> subsp. <i>canjerana</i>	2,2	<i>Miconia cabussu</i>	4,2	<i>Eugenia</i> sp. 3	3,3
<i>Cryptocarya saligna</i>	1,4	<i>Mollinedia argyrogyna</i>	2,8	<i>Gymnanthes klotzschiana</i>	9,6
<i>Coussapoa microcarpa</i>	1,9	<i>Piptocarpha macropoda</i>	5,7	<i>Luehea grandiflora</i>	15,2
<i>Ocotea catharinensis</i>	9,1	<i>Schefflera angustissima</i>	3,6	<i>Machaerium nyctitans</i>	10,4
<i>Amaioua intermedia</i>	1,6	<i>Sloanea monosperma</i>	3,4	<i>Maytenus</i> sp. 1	3,6
<i>Miconia cabussu</i>	2,3	<i>Solanum cinnamomeum</i>	4,3	<i>Piptadenia gonoacantha</i>	11,7
<i>Aiouea acarodomatifera</i>	2,8	<i>Tibouchina pulchra</i>	6,7	Fragmento 2 (interior)	
<i>Alchornea glandulosa</i>	5,5	Fragmento 1 (borda)		<i>Guapira opposita</i>	5,8
<i>Pouteria caimito</i>	2,2	<i>Cordia trichotoma</i>	6,5	<i>Gymnanthes klotzschiana</i>	4,6
<i>Schefflera angustissima</i>	3,0	<i>Croton floribundus</i>	23,2	<i>Anadenanthera colubrina</i>	11,4
<i>Myrtaceae</i> sp. 2	2,0	<i>Cupania vernalis</i>	15,4	<i>Cupania tenuivalvis</i>	4,8
<i>Guapira opposita</i>	6,4	<i>Piptadenia gonoacantha</i>	54,9	<i>Cupania vernalis</i>	3,9
<i>Myrcia spectabilis</i>	4,0	Fragmento 1 (interior)		<i>Vochysia</i> sp. 1	18,1
<i>Bathysa australis</i>	3,3	<i>Actinostemon concolor</i>	7,4	<i>Piptadenia</i> sp. 1	4,8
<i>Cryptocarya mandiocana</i>	2,2	<i>Croton floribundus</i>	43,2	<i>Senegalia polyphylla</i>	5,9
<i>Coupeia venosa</i>	4,6	<i>Piptadenia gonoacantha</i>	49,5	<i>Humiriastrum dentatum</i>	5,6
Espécie	Área Basal Relativa (%)	Espécie	Área Basal Relativa (%)	Espécie	Área Basal Relativa (%)
<i>Maprounea guianensis</i>	7,4	Fragmento 4 (borda)		<i>Lamanonia ternata</i>	6,3
<i>Cassia ferruginea</i>	5,6	<i>Tibouchina pulchra</i>	90,0	<i>Anadenanthera colubrina</i>	22,0
<i>Fabaceae</i> sp.	4,2	<i>Myrsine coriacea</i>	10,0	<i>Brosimum guianense</i>	10,6
<i>Croton floribundus</i>	12,9	Fragmento 4 (interior)		<i>Viola</i> cf. <i>gardneri</i>	17,3
<i>Pseudopiptadenia leptostachya</i>	5,1	<i>Tibouchina pulchra</i>	65,2	<i>Fabaceae</i> sp.	3,3
Fragmento 3 (borda)		<i>Croton piptocalyx</i>	9,4	<i>Xylopia brasiliensis</i>	3,2
<i>Miconia</i> sp. 2	10,9	<i>Piptocarpa</i> sp.	8,8	<i>Savia dictyocarpa</i>	3,2
<i>Amaioua intermedia</i>	5,2	<i>Croton floribundus</i>	16,6	<i>Copaifera longsdorffii</i>	3,5
<i>Miconia</i> sp. 5	12,1	Fragmento 5 (borda)			
<i>Pera glabrata</i>	53,5	<i>Savia dictyocarpa</i>	10,6		
<i>Xylopia brasiliensis</i>	5,6	<i>Pera glabrata</i>	7,6		
<i>Guatteria australis</i>	4,4	<i>Viola</i> cf. <i>gardneri</i>	7,9		
<i>Andira</i> sp.	8,4	<i>Pseudopiptadenia leptostachya</i>	23,3		
Fragmento 3 (interior)		<i>Piptocarpha</i> sp. 2	8,8		
<i>Amaioua intermedia</i>	8,8	<i>Brosimum guianense</i>	10,9		
<i>Xylopia brasiliensis</i>	14,5	<i>Anadenanthera colubrina</i>	23,6		
<i>Lauraceae</i> sp. 2	28,2	<i>Cecropia hololeuca</i>	10,9		
<i>Lauraceae</i> sp. 4	7,2	Fragmento 5 (interior)			
<i>Andira</i> sp.	7,0	<i>Guapira opposita</i>	8,7		
<i>Matayba</i> sp. 2	7,2	<i>Maytenus</i> sp. 2	4,8		
<i>Cupania tenuivalvis</i>	8,4	<i>Ixora gardneriana</i>	3,6		
<i>Ocotea</i> sp. 3	9,2	<i>Cupania tenuivalvis</i>	5,7		
<i>Miconia dodecandra</i>	9,5	<i>Handroanthus</i> cf. <i>impetiginosus</i>	4,0		